

# **Efectos del control mecánico y manual de arbustos sobre la vegetación y el suelo en Los Llanos de La Rioja (Argentina)**

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

**Luis Miguel Guzmán**

Ingeniero de R.N.R.Z.A- UNLaR - 2015

Lugar de trabajo: INTA EEA La Rioja



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

## COMITÉ CONSEJERO

Director de tesis

**Pablo Eugenio Villagra**

Biólogo (Universidad Nacional de Córdoba)  
Doctor en Cs. Biológicas (Universidad Nacional de Cuyo)

Co-director

**Rodolfo Ángel Golluscio**

Ingeniero agrónomo (Universidad de Buenos Aires)  
Doctor en Cs. Agropecuarias (Universidad de Buenos Aires)

## JURADO DE TESIS

JURADO

**Ludmila La Manna**

Licenciada en Cs. Biológicas (Universidad de Buenos Aires)  
Doctora en Cs. Biológicas (Universidad de Buenos Aires)

JURADO

**Patricio N. Magliano**

Ingeniero Agrónomo (Universidad de Buenos Aires)  
Doctor en Cs. Agropecuarias (Universidad de Buenos Aires)

JURADO

**Alejandro J. Bisigato**

Ingeniero Agrónomo (Universidad de Buenos Aires)  
Doctor en Cs. Agropecuarias (Universidad de Buenos Aires)

Fecha de defensa de la tesis: 19 de noviembre de 2024

## DEDICATORIA

---

*Dedico esta tesis a la memoria de mi madre Laura Luna y mi gran amigo Rubén Arias.*

## AGRADECIMIENTOS

---

Quiero agradecer enormemente a todas aquellas personas que contribuyeron en este proceso de formación:

A Pablo Villagra y Emiliano Quiroga, por su enorme generosidad, paciencia y predisposición. Gracias por su capacidad para transmitir conocimientos e ideas y por alentarme siempre a mejorar.

A la memoria del Dr. Rodolfo Golluscio, por sus valiosas contribuciones y su predisposición para que esta tesis avanzara. Por sus comentarios, aportes y correcciones en las etapas iniciales de esta tesis.

Al Comité evaluador: Dra. La Manna, Dr. Bisigato y Dr. Magliano por sus contribuciones, correcciones y paciencia para revisar el manuscrito. Sus aportes fueron fundamentales para mejorar la calidad de la tesis.

A mi director de beca, Armando Ricarte, por confiar en mí desde que comencé como becario estudiantil en INTA La Rioja, y por su guía, aportes y amistad.

A Lisandro Blanco, por sus ideas, correcciones y sugerencias a lo largo de todo el proceso, y por su gran disposición para compartir sus conocimientos.

A Pedro Namur, mi amigo "Pedrito", por gestionar recursos y tiempo que me permitieron realizar cursos, pasantías y otras actividades formativas.

A Diego Pereyra y Ernesto Pelliza, por su enorme contribución en el diseño y la recolección de muestras de suelo. A Raúl Díaz y Celeste Fernández por sus contribuciones en la toma de muestras de vegetación y suelo. A todos ellos por su amistad y compromiso.

A los alumnos de la UNLaR, Sede Chamical: Maxi Cesar, Micaela Molina, Belén Caligaris, Micaela Silveyra y Jonathan Collante. Por su generosidad para colaborar en la toma de muestras de plantas y suelo. Por su tiempo y amistad.

A mis compañeros de INTA que colaboraron, de manera directa o indirecta, en esta tesis: Esther Brunello, Roxana Ávila, Walter Agüero, José Molina, Karina Leal, Jorge Vera, Rubén Nieto, Juan Agüero, Víctor Burghi, Luis Leal y Oscar Aguilera.

A la Dra. Natalia Pérez Harguindeguy y al Dr. Lucas Enrico, por su generosidad y por los valiosos aportes durante mi pasantía en el IMBIV.

A los propietarios y encargados de los campos ganaderos donde se realizaron los muestreos.

A mi familia: Juan, Marisel, Mateo, Julieta, Cruz y Josefa, por su apoyo incondicional.

## DECLARACIÓN

---

*Declaro que el material incluido en esta tesis es a mi mejor saber y entender, original producto de mi propio trabajo (salvo en la medida en que se identifiquen 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.*

---

PUBLICACIONES DERIVADAS DE LA TESIS

---

Guzmán, L. M., Villagra P.E., Quiroga, R.E., Pereyra, D.I., Pelliza, M. E., Ricarte, R.A., Blanco, J.L. (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

## ÍNDICE GENERAL

---

|                                                                                                                                        |        |
|----------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|--------|
| DEDICATORIA                                                                                                                            | iii    |
| AGRADECIMIENTOS                                                                                                                        | iv     |
| DECLARACIÓN                                                                                                                            | v      |
| PUBLICACIONES DERIVADAS DE LA TESIS                                                                                                    | vi     |
| ÍNDICE GENERAL                                                                                                                         | vii    |
| ÍNDICE DE CUADROS                                                                                                                      | x      |
| ÍNDICE DE FIGURAS                                                                                                                      | xi     |
| RESUMEN                                                                                                                                | xv     |
| ABSTRACT                                                                                                                               | xvii   |
| <br><b>Capítulo 1. Introducción general</b>                                                                                            | <br>1  |
| 1.1    Introducción                                                                                                                    | 1      |
| 1.1.1 El proceso de degradación de los bosques nativos y el aumento de arbustos a nivel mundial                                        | 1      |
| 1.1.2 Conflictos del aumento de la cobertura de arbustos en la producción ganadera: el caso del Chaco Seco argentino                   | 6      |
| 1.1.3 El control de la vegetación arbustiva como disturbio para incrementar la receptividad ganadera                                   | 7      |
| 1.2    Objetivo general                                                                                                                | 13     |
| 1.2.1 Objetivo específico 1                                                                                                            | 14     |
| 1.2.2 Objetivo específico 2                                                                                                            | 14     |
| 1.2.3 Objetivo específico 3                                                                                                            | 15     |
| 1.3    Planteo de la investigación                                                                                                     | 16     |
| 1.3.1 Área de estudio                                                                                                                  | 16     |
| 1.4    Aproximación general y estructura de la tesis                                                                                   | 18     |
| <br><b>Capítulo 2. Composición, estructura y funcionamiento de la vegetación en respuesta al control mecánico y manual de arbustos</b> | <br>24 |
| 2.1    Introducción                                                                                                                    | 24     |
| 2.2    Materiales y métodos                                                                                                            | 28     |

|                                                                                                                                                                    |                                                                                             |    |
|--------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|---------------------------------------------------------------------------------------------|----|
| 2.2.1                                                                                                                                                              | Área de estudio                                                                             | 28 |
| 2.2.2                                                                                                                                                              | Diseño de los muestreos                                                                     | 28 |
| 2.2.3                                                                                                                                                              | Mediciones de campo                                                                         | 29 |
| 2.2.4                                                                                                                                                              | Análisis de series temporales de índice verde                                               | 30 |
| 2.2.5                                                                                                                                                              | Análisis de datos                                                                           | 34 |
| 2.3                                                                                                                                                                | Resultados                                                                                  | 35 |
| 2.3.1                                                                                                                                                              | Composición botánica (cobertura, densidad, riqueza y diversidad de la vegetación)           | 35 |
| 2.3.2                                                                                                                                                              | Dinámica del IVN y parámetros estacionales                                                  | 42 |
| 2.4                                                                                                                                                                | Discusión                                                                                   | 48 |
| 2.4.1                                                                                                                                                              | Efectos de la remoción de arbustos en la composición, riqueza y diversidad de la vegetación | 48 |
| 2.4.2                                                                                                                                                              | Cambios en la dinámica del IVN y parámetros estacionales                                    | 50 |
| 2.5                                                                                                                                                                | Conclusiones                                                                                | 53 |
| <b>Capítulo 3. Influencia de los tratamientos de remoción de arbustos en las propiedades físico-químicas del suelo</b>                                             |                                                                                             | 55 |
| 3.1                                                                                                                                                                | Introducción                                                                                | 55 |
| 3.2                                                                                                                                                                | Materiales y métodos                                                                        | 58 |
| 3.2.1                                                                                                                                                              | Área de estudio                                                                             | 58 |
| 3.2.2                                                                                                                                                              | Diseño de los muestreos                                                                     | 58 |
| 3.2.3                                                                                                                                                              | Caracterización de los tratamientos: cobertura de suelo desnudo, mantillo y vegetación      | 58 |
| 3.2.4                                                                                                                                                              | Medición de las propiedades físico-químicas del suelo                                       | 59 |
| 3.2.5                                                                                                                                                              | Análisis de datos                                                                           | 61 |
| 3.3                                                                                                                                                                | Resultados                                                                                  | 61 |
| 3.3.1                                                                                                                                                              | Caracterización de los tratamientos                                                         | 61 |
| 3.3.2                                                                                                                                                              | Efectos de las prácticas de remoción de arbustos en las propiedades físicas del suelo       | 62 |
| 3.3.3                                                                                                                                                              | Efectos de la remoción de arbustos en las propiedades químicas del suelo                    | 65 |
| 3.4                                                                                                                                                                | Discusión                                                                                   | 66 |
| 3.5                                                                                                                                                                | Conclusiones                                                                                | 71 |
| <b>Capítulo 4. Efectos de las técnicas de desarbustado en las especies leñosas: espectro foliar, defensas físicas y estrategias de regeneración post-disturbio</b> |                                                                                             | 73 |
| 4.1                                                                                                                                                                | Introducción                                                                                | 73 |
| 4.2                                                                                                                                                                | Materiales y métodos                                                                        | 79 |
| 4.2.1                                                                                                                                                              | Área de estudio                                                                             | 79 |

|       |                                                                                                            |     |
|-------|------------------------------------------------------------------------------------------------------------|-----|
| 4.2.2 | Diseño de los muestreos                                                                                    | 81  |
| 4.3   | Selección de especies y muestreo de rasgos del espectro foliar y espinescencia                             | 82  |
| 4.3.1 | Muestreo para la determinación de la estrategia principal de regeneración de la biomasa aérea              | 84  |
| 4.3.2 | Análisis de datos                                                                                          | 86  |
| 4.4   | Resultados                                                                                                 | 89  |
| 4.4.1 | Medias ponderadas comunitarias de los rasgos del espectro foliar y defensa física                          | 89  |
| 4.4.2 | Contribución de la variabilidad intra e interespecífica a la variación de los rasgos                       | 93  |
| 4.4.3 | Efectos de la variabilidad intraespecífica en las especies leñosas                                         | 96  |
| 4.4.4 | Estrategias de regeneración de la biomasa área en especies leñosas (plantas rebrotadoras vs. semilladoras) | 100 |
| 4.5   | Discusión                                                                                                  | 105 |
| 4.5.1 | Cambios en los rasgos funcionales del espectro económico foliar y de defensa física de especies leñosas    | 106 |
| 4.5.2 | El papel de la variabilidad intra e inter-específica en la variación de los rasgos                         | 108 |
| 4.5.3 | Cambios en las estrategias de regeneración de la biomasa (rebrote vs. semilla)                             | 110 |
| 4.6   | Conclusiones                                                                                               | 114 |
|       | <b>Capítulo 5. Discusión y conclusiones generales</b>                                                      | 116 |
| 5.1   | Marco teórico                                                                                              | 116 |
| 5.2   | Principales resultados de la tesis                                                                         | 117 |
| 5.3   | Implicancias para el manejo ganadero y la gestión de la vegetación                                         | 122 |
| 5.4   | Futuras líneas de investigación                                                                            | 126 |
|       | <b>Bibliografía</b>                                                                                        | 128 |

## ÍNDICE DE CUADROS

---

Cuadro 1.1 Nombre y ubicación geográfica de los establecimientos ganaderos incluidos en la tesis. BC=bosque conservado, BD=bosque degradado, R=rolado y DM= desarbustado manual. 21

Cuadro 2.1 Cobertura media ( $\pm$  d.e.) (%) de las especies dominantes discriminadas por grupo funcional de la vegetación (árboles, arbustos, pastos y hierbas) en el bosque conservado (BC), bosque degradado (BD), rolado (R) y desarbustado manual (DM). Letras distintas representan diferencias significativas entre tratamientos ( $P < 0,05$ ) (prueba de Kruskal-Wallis). El bosque conservado no fue sometido al análisis estadístico. 37

Cuadro 2.2 Densidad media ( $\pm$  d.e.) (individuos.ha<sup>-1</sup>) de árboles (plántulas = <3 cm diámetro; juveniles = 3-7,5 cm diámetro; adultos >7,5 cm diámetro) y arbustos en el bosque conservado (BC), bosque degradado (BD), rolado (R) y desarbustado manual (DM). Letras distintas representan diferencias significativas entre tratamientos ( $P < 0,05$ ) (prueba de Kruskal-Wallis). El bosque conservado no fue sometido al análisis estadístico. 41

Cuadro 2.3 Valores medios ( $\pm$  d.e.) de los parámetros estacionales estimados a partir de series temporales del IVN (periodo 2013-2018) en el bosque conservado (BC), bosque degradado (BD), rolado (R) y desarbustado manual (DM). Letras distintas representan diferencias significativas entre tratamientos ( $P < 0,05$ ) (ANAVA con medidas repetidas en el tiempo). El bosque conservado no fue sometido al análisis estadístico. 44

Cuadro 2.4 Valores medios ( $\pm$  d.e.) de los parámetros estacionales estimados a partir del *componente herbáceo* de series temporales de IVN desagregados mediante el método de Lu et al (2003) (periodo 2013-2018) en el bosque conservado (BC), bosque degradado (BD), rolado (R) y desarbustado manual (DM). Letras distintas representan diferencias significativas entre tratamientos ( $P < 0,05$ ) (ANAVA con medidas repetidas en el tiempo). El bosque conservado no fue sometido al análisis estadístico. 47

Cuadro 3.1 Media  $\pm$  desvío estándar de la cobertura de suelo desnudo, mantillo y vegetación en el bosque conservado (BC), bosque degradado (BD), rolado (R) y desarbustado manual (DM). Letras distintas entre filas indican diferencias significativas ( $P < 0,05$ ), (LSD Fisher test post hoc). El bosque conservado no fue sometido a ANAVA. 62

Cuadro 4.1 Nombre científico, familia, forma de crecimiento de las especies leñosas evaluadas, y altura (media  $\pm$  d.e.), diámetro de copa mayor y menor (media  $\pm$  d.e.) de los individuos muestreados en parcelas (n=3) de bosque conservado, bosque degradado, rolado y desarbustado manual. 84

Cuadro 4.2 Valores medios de rasgos funcionales del espectro foliar de especies leñosas en el bosque conservado (BC), bosque degradado (BD), rolado (R), y desarbustado manual (DM) (n=3). El BC no fue sometido a ANAVA. 98

Cuadro 4.3 Valores medios de rasgos funcionales de defensa física de especies leñosas en el bosque conservado (BC), bosque degradado (BD), rolado (R), y desarbustado manual (DM) (n=3). El BC no fue sometido a ANAVA. 99

## ÍNDICE DE FIGURAS

---

Figura 1.1 Modelo conceptual generalizado del efecto del manejo (remoción) de arbustos en la producción herbácea (pastos). En la primera etapa, la aplicación de un determinado disturbio (t1) reduce drásticamente la cobertura de arbustos y permite el inicio de la recuperación de la producción de pastos (t3) hasta alcanzar su máximo (t3). A partir de t4, la producción de pastos disminuye a medida que se restablece la cobertura de arbustos (modificado de Archer et al. 2017). 6

Figura 1.2 A) Tractor y rolo utilizado para el control de la vegetación leñosa; B) detalle del implemento (rolo); C) detalle del cajón de siembra. 9

Figura 1.3 Imagen de un productor ganadero realizando la remoción de arbustos con herramienta manual (foto izquierda) y el estado de un bosque degradado después de 10 años de haber sido sometido a desarbustado manual y siembra de *Cenchrus ciliaris* (foto derecha) (Campo La Libertad, Dpto. Gral. Ocampo, La Rioja). 10

Figura 1.4 Área de estudio (círculo rojo) en el Chaco Seco argentino (A); Clases de cobertura de los bosques nativos de la región de Los Llanos de La Rioja, MAPBIOMAS-2022 (<https://chaco.mapbiomas.org/>) (B); Mapa de ordenamiento territorial de los bosques nativos de La Rioja, Secretaría de Ambiente de la provincia (C). 17

Figura 1.5 Localización del área de estudio (rectángulo rojo) en la provincia de La Rioja, Argentina. Las imágenes que se muestran dentro de círculos corresponden a los bosques evaluados. Se destacan con bordes con línea de trazos los tratamientos que fueron sometidos a análisis estadístico. En el caso del bosque conservado solo se presenta información descriptiva de las variables estudiadas. 20

Figura 2.1 Parámetros de estacionalidad calculados en el programa TIMESAT: (a) fecha de inicio de la estación de crecimiento, (b) fecha de fin de la estación de crecimiento, (c) longitud de la estación de crecimiento, (d) mínimo anual de IVN, (e) fecha de máximo anual de IVN, (f) máximo anual de IVN, (g) amplitud, (h) integral anual de IVN, (i). La línea azul muestra la dinámica temporal del IVN en un sitio específico, mientras que la línea roja representa el valor suavizado de esa curva (modificado de Jönsson y Eklundh 2004). Nótese que, en este ejemplo, los valores umbrales de la fecha de inicio (a) y fin (b) de la estación de crecimiento son diferentes. 31

Figura 2.2 Cobertura media (%) de grupos funcionales de la vegetación (árboles, arbustos, pastos y hierbas) en bosque conservado (BC), bosque degradado (BD), rolado (R) y desarbustado manual (DM). En el desarbustado manual, la cobertura de pastos corresponde en su totalidad a la especie *Cenchrus ciliaris*. Letras diferentes representan diferencias significativas entre tratamientos ( $P < 0,05$ ) (prueba de Kruskal-Wallis) ( $n=4$ ). El bosque conservado no fue sometido al análisis estadístico. Las barras indican los valores medios y las líneas indican la desviación estándar. 36

Figura 2.3 Análisis de ordenamiento multidimensional no métrico (NMDS, por sus siglas en inglés) a partir del índice de similitud de Bray-Curtis de la composición específica de la comunidad vegetal en el bosque conservado (BC), bosque degradado (BD), rolado (R) y desarbustado manual (DM). Los colores y las formas de los puntos indican las parcelas de cada tratamiento ( $n=4$ ). 38

Figura 2.4 Densidad media (individuos.ha<sup>-1</sup>) de árboles (A) y arbustos (B) en el bosque conservado (BC), bosque degradado (BD), rolado (R) y desarbustado manual (DM). Letras diferentes representan diferencias significativas entre tratamientos ( $P < 0,05$ ) (prueba de Kruskal-Wallis) ( $n=4$ ). El bosque conservado no fue sometido al análisis estadístico. Las barras indican los valores medios y las líneas indican la desviación estándar. Nótese la diferencia en las escalas de los gráficos. 40

Figura 2.5 Riqueza de especies y diversidad de la vegetación en el bosque conservado (BC), bosque degradado (DR), rolado (R) y desarbustado manual (DM). Las líneas continuas dentro del recuadro representan mediana, los triángulos representan el valor medio y el bigote superior es igual al valor máximo y el inferior es igual al valor mínimo. El borde superior de las cajas es igual al cuartil 95 y el borde inferior al 5° cuartil. Letras distintas representan diferencias significativas entre tratamientos ( $P < 0,05$ ) (prueba de Kruskal-Wallis) ( $n=4$ ). El bosque conservado no fue sometido al análisis estadístico. 42

Figura 2.6 (A) Dinámica del índice de vegetación de diferencia normalizada (IVN), valores medios en el bosque conservado (BC), bosque degradado (BD), rolado (R) y desarbustado manual (DM) (periodo 2011-2018). La flecha indica la fecha en la que se realizó el rolado y desarbustado manual. (B) Precipitación total mensual para el periodo 2011-2018. Los datos de precipitación fueron provistos por el área de Suelo, Agua y Clima del INTA EEA La Rioja y obtenidos del satélite TRMM de la plataforma Giovanni (<https://giovanni.gsfc.nasa.gov/giovanni/>). 43

Figura 2.7 Correlación entre la integral anual de IVN (IA-IVN, integrado desde septiembre a agosto) y la precipitación total anual (acumulada de septiembre a agosto) en el bosque conservado (BC), bosque degradado (BD), rolado (R) y desarbustado manual (DM) (periodo 2013/2018). Los colores y las formas de los puntos indican el valor de la IA-IVN y la precipitación en cada parcela ( $n=4$ ) a lo largo del tiempo. Se muestran los valores de  $r$  y  $P$  en los casos en que la correlación fue significativa. 45

Figura 2.8 Valores medios ( $\pm$  E.E.) del índice de vegetación de diferencia normalizada (IVN) total y desagregado en el componente herbáceo y leñoso en el bosque conservado (BC), bosque degradado (BD), rolado (R) y desarbustado manual (DM) (periodo 2013/2018) ( $n=4$ ). Se aplicó el método de descomposición de series temporales (MODIS) de Lu et al. (2003). 46

Figura 3.1 Esquema del muestreo de suelo para la determinación de las propiedades físico- químicas. Se detallan las estaciones de muestreo dispuestas a lo largo de una transecta con 10 puntos, separados por 25 m cada uno. 60

Figura 3.2 Propiedades físicas del suelo: A) resistencia mecánica; B) densidad aparente; y C) tasa de infiltración básica en el bosque conservado (BC), bosque degradado (BD), rolado (R) y desarbustado manual (DM). Letras diferentes representan diferencias significativas entre tratamientos ( $P < 0,05$ ), (LSD Fisher test post hoc) ( $n=4$ ). Los datos de resistencia mecánica y densidad aparente fueron transformados a  $\text{Ln}10$ , y la tasa de infiltración a raíz cuadrada. Esta última variable fue medida en tres parcelas ( $n=3$ ) El bosque conservado no fue sometido al análisis estadístico. Las líneas sólidas dentro

de las cajas representan la mediana, los triángulos la media, y el bigote superior el valor máximo y el inferior el valor mínimo.

64

Figura 3.3 Propiedades químicas del suelo: concentración de materia orgánica (%), carbono orgánico (%), nitrógeno total (%) y fósforo total (ppm) en el bosque conservado (BC), bosque degradado (BD), rolado (R) y desarbustado manual (DM). ( $P < 0,05$ ), (LSD Fisher test post hoc) ( $n=4$ ). El bosque conservado no fue sometido al análisis estadístico. Las barras indican valores medios y las líneas el desvío estándar.

65

Figura 4.1 Localización del área de estudio y distribución de las parcelas con distintos tratamientos en el centro de Argentina, sur de la provincia de La Rioja (A). Nótese que la distribución de las parcelas de los tratamientos en la imagen del mapa B (inferior) es igual a 3, en lugar de 4, como en el resto de los capítulos.

80

Figura 4.2 Representación de las sub-parcelas usadas en el muestreo. Los círculos de diferentes colores representan individuos de distintas especies. La sub-parcela 3 representa el caso donde el área de selección de individuos se extendió hasta 5 metros alrededor del borde. La sub-parcela 4 representa la situación en donde no encontramos individuos maduros de una determinada especie (círculos naranjas), incluso extendiendo el área alrededor del borde y por lo tanto seleccionamos dos individuos de la misma especie en la sub-parcela 5.

82

Figura 4.3 Rebrote de especies leñosas en parcelas roladas: A) *Strombocarpa torquata*; B) *Neltuma flexuosa*; C) *Aspidosperma quebracho-blanco*.

86

Figura 4.4 Medias ponderadas comunitarias (%) de los rasgos del espectro foliar (A) y defensa física (B) de plantas leñosas en el bosque conservado (BC), bosque degradado (BD), rolado (R) y desarbustado manual (DM). Letras diferentes representan diferencias significativas entre tratamientos ( $P < 0,05$ , prueba post hoc, LSD Fisher) ( $n=3$ ). Los datos de área foliar fueron transformados a raíz cuadrada. El bosque conservado no fue sometido a ANAVA. Las barras indican los valores medios y las líneas el desvío estándar.

91

Figura 4.5 Análisis de componentes principales de las medias ponderadas de la comunidad de los rasgos del espectro foliar y defensa física de plantas leñosas en el bosque conservado (BC), bosque degradado (BD), rolado (R) y desarbustado manual (DM) ( $n=3$ ). AF=área foliar; AFE=área foliar específica; CMSF=contenido de materia seca foliar; EF=espesor foliar; NE= número de espinas; LE=longitud de espinas; NR=número de ramificaciones; NTB=número de tallos basales. Los vectores en color rojo indican los rasgos asociados al espectro económico foliar, mientras que los vectores en color azul representan los rasgos relacionados con la defensa física.

93

Figura 4.6 Descomposición de la variación total de los rasgos ponderados del espectro foliar (A) y defensa física (B) de comunidades leñosas (bosque degradado, rolado, desarbustado manual,  $n=3$ ) en tres componentes (covariación= barras blancas; variabilidad interespecífica= barras negras; variabilidad intraespecífica= barras grises). Dependiendo de la relación entre los parámetros comunitarios (ej. correlación negativa o positiva), en ciertos casos las medias fijas pueden ser mayores

que las específicas, por lo que se supera el 100% de la variabilidad total real (para más detalle ver Lepš et al. 2011). Nótese la diferencia en la escala de los gráficos. 95

Figura 4.7 Porcentaje de individuos leñosos regenerados a partir de rebrotes y semillas en el bosque conservado (BC), bosque degradado (BD), rolado (R) y desarbustado manual (DM) (n=3). 100

Figura 4.8 Distribución de frecuencias de los diámetros basales de especies de árboles (A) y arbustos (B) en el bosque conservado (BC), bosque degradado (BD), rolado (R), y desarbustado manual (DM) (n=3). Las barras representan los valores medios de individuos por hectárea en cada clase de diámetro basal equivalente (DBE). El color verde indica que los individuos se originaron de rebrote, y el color celeste que provinieron de semillas (ver detalle en la metodología). Nótese la diferencia en la escala de los ejes en las diferentes especies. Los valores en el eje X indican la marca de clase. 104

## Resumen

---

Los bosques secos subtropicales están experimentando un retroceso y un aumento en la dominancia de arbustos debido a actividades humanas como la ganadería. Estudiamos los efectos a mediano plazo (5-10 años) de las prácticas de remoción de arbustos utilizadas para habilitar tierras para la ganadería en el Chaco Árido. El objetivo fue comprender su impacto en la composición, estructura y funcionalidad de la vegetación, así como en la calidad físico-química del suelo. Combinamos metodologías de evaluación de campo y sensores remotos en bosques degradados sin intervención (testigo), bosques degradados con remoción mecánica (“rolado”) y bosques degradados con remoción manual de arbustos (“desarbustado manual”). También incluimos información de los bosques menos disturbados (“bosque conservado”). Ambos tratamientos de remoción fueron sembrados con *Cenchrus ciliaris*. Cinco años después del rolado y ocho del desarbustado manual, observamos un aumento en la cobertura de pastos y una reducción en la de árboles. En el rolado, los arbustos se recuperaron hasta coberturas similares a la del bosque degradado, mientras que en el desarbustado manual se mantuvieron en niveles bajos. La densidad de árboles adultos disminuyó en ambos tratamientos, y la de arbustos juveniles y adultos solo en el desarbustado manual, que también mostró menor riqueza y diversidad de especies. Además, la integral anual del índice verde (IVN) y sus valores máximos y mínimos se redujeron en ambos tratamientos. En cuanto a las propiedades físico-químicas del suelo, se observó un aumento en la resistencia mecánica y la densidad aparente, y una disminución en la tasa de infiltración, sin cambios en la concentración de materia orgánica y nutrientes. El análisis de los rasgos funcionales de las plantas leñosas reveló un desplazamiento de las especies hacia estrategias más adquisitivas dentro del espectro foliar, así como una mayor expresión de estructuras

defensivas (espinescencia y arquitectura). Estos cambios también se reflejaron a nivel comunitario y se explicaron por una mayor contribución de la variabilidad intraespecífica. En el rolado, hubo un alto porcentaje de individuos leñosos rebrotados, mientras que en el desarbustado manual la mayoría de los individuos provenían de semillas. Estos hallazgos contribuyen al diseño de intervenciones selectivas que sean compatibles con la preservación de la composición botánica, la diversidad funcional, la calidad del suelo, el aumento de la producción forrajera y la restauración del bosque nativo.

**Palabras clave:** bosque nativo, ganadería, rolado, desarbustado manual, diversidad funcional, calidad de suelo, leñosas, Chaco seco.

## Abstract

---

Subtropical dry forests are experiencing a retreat and an increase in shrub dominance due to human activities such as livestock farming. We studied the medium-term effects (5-10 years) of shrub removal practices used to prepare land for livestock farming in the Arid Chaco. The aim was to understand their impact on the composition, structure, and functionality of the vegetation, as well as on the physicochemical quality of the soil. We combined field assessment methodologies and remote sensors in degraded woodland with no intervention (control), degraded woodland with mechanical removal ("roller chopping"), and degraded woodland with manual shrub removal ("hand cutting"). We also included information from less disturbed woodland ("conserved woodland"). Both removal treatments were sown with *Cenchrus ciliaris*. Five years after roller chopping and eight years after hand cutting, we observed an increase in grass cover and a reduction in tree cover. In the roller chopping, shrubs recovered to similar levels as in the degraded woodland, while in the hand cutting they remained at low levels. The density of adult trees decreased in both treatments, and the density of juvenile and adult shrubs only in the hand cutting, which also showed lower species richness and diversity. Furthermore, the annual integral of the Normalized Difference Vegetation Index (NDVI) and its maximum and minimum values decreased in both treatments. Regarding the physicochemical properties of the soil, an increase in mechanical resistance and bulk density, and a decrease in infiltration rate were observed, with no changes in the concentration of organic matter and nutrients. The analysis of the functional traits of woody plants revealed a shift towards more acquisitive strategies within the leaf economic spectrum, as well as a greater expression of defensive structures (spinescence and architecture). These changes were also reflected at the community level and

were explained by a higher contribution of intraspecific variability. In the roller chopping, there was a high percentage of resprouted woody individuals, while in the hand cutting most individuals were from seeds. These findings contribute to the design of selective interventions that are compatible with the preservation of botanical composition, functional diversity, soil quality, increased forage production, and restoration of native woodland.

**Keywords:** native forest, livestock farming, roller chopping, hand cutting, functional diversity, soil quality, woody plants, Dry Chaco

## Capítulo 1. Introducción general

### 1.1 Introducción

#### 1.1.1 El proceso de degradación de los bosques nativos y el aumento de arbustos a nivel mundial

Los bosques de todo el mundo están experimentando un proceso acelerado de cambio debido al efecto de factores naturales y antropogénicos (Miles et al. 2006; Hansen et al. 2013; Danneyrolles et al. 2019). Alrededor del 41 % de estos bosques se encuentran en zonas áridas y semiáridas, donde actualmente se observa la disminución y pérdida de servicios ecosistémicos (Bastin et al. 2017). En particular, los bosques secos tienen bajas tasas de regeneración y productividad forestal, lo que dificulta la integración de una gestión sostenible desde el punto de vista ambiental, social y económico (Villagra y Alvarez 2019). La pérdida de cobertura de estos bosques se debe a que muchos de los servicios ecosistémicos que brindan (ej. regulación del clima, control de la erosión, aspectos recreativos, belleza natural, formación de suelos y ciclo de nutrientes) no tienen un valor de mercado, como sí lo tienen por ejemplo los de aprovisionamiento (ej. alimentos, forraje para el ganado, madera, agua, etc.) (Martínez Pastur et al. 2020; Peri et al. 2021). En este contexto, los disturbios como la tala, el fuego o el pastoreo a menudo comprometen la regeneración de los bosques nativos y ejercen más presión sobre los servicios de regulación y soporte (Conti et al. 2018).

El aumento de la dominancia de arbustos registrado en los últimos 150 años es un proceso documentado en las regiones áridas y semiáridas de todo el mundo (Van Auken 2000; Barger et al. 2011; Sala y Maestre 2014). Conocido en la literatura inglesa como “shrub

encroachment”, este proceso avanzó sobre pastizales, sabanas, bosques abiertos y bosques secos (Adámoli et al. 1990; Zarovali et al. 2007; Barger et al. 2011; Peng et al. 2013; Stevens et al. 2017). Se caracteriza por el aumento, debido a cambios en el entorno biótico y abiótico, de la biomasa, densidad o cobertura de especies de arbustos que han permanecido en bajas densidades durante siglos (especies autóctonas) (Van Auken 2000). La tendencia global del aumento de arbustos comenzó antes de 1980 y actualmente se desarrolla con mayor rapidez en América del Sur (Adámoli et al. 1990; Stevens et al. 2017).

Durante las últimas dos décadas, los debates han intentado determinar las causas y consecuencias del aumento de la cobertura de especies leñosas (especialmente arbustos) en todo el mundo (Van Auken 2000; D’Odorico et al. 2012). Al respecto, diversos estudios reportan que el cambio climático, el sobrepastoreo, y los disturbios antrópicos podrían ser los principales impulsores (D’Odorico et al. 2012). Sin embargo, estos factores pueden combinarse y variar en importancia de una región a otra, por lo que sus efectos son difíciles de predecir. Por ejemplo, el incremento de la concentración de CO<sub>2</sub> es un factor asociado con el aumento de la cobertura de arbustos, pero parece ser una condición de fondo ya que el principal impulsor de estos cambios se debería a los altos niveles de herbivoría del ganado doméstico (Van Auken 2009; Archer et al. 2010). La reducción de la biomasa de combustible fino (lo que causa ausencia de incendios) y la menor competencia de pastos favorecen la proliferación de arbustos y conducen a estados estables de la vegetación dominados por ellos (Van Auken 2000; Asner et al. 2004; Hai Ying Peng et al. 2013; Bestelmeyer et al. 2015). Las consecuencias de este proceso están relacionadas a cambios en el suministro de alimentos, el ciclo de nutrientes, el balance de carbono y la ecohidrología en los ecosistemas (Huxman et al. 2005).

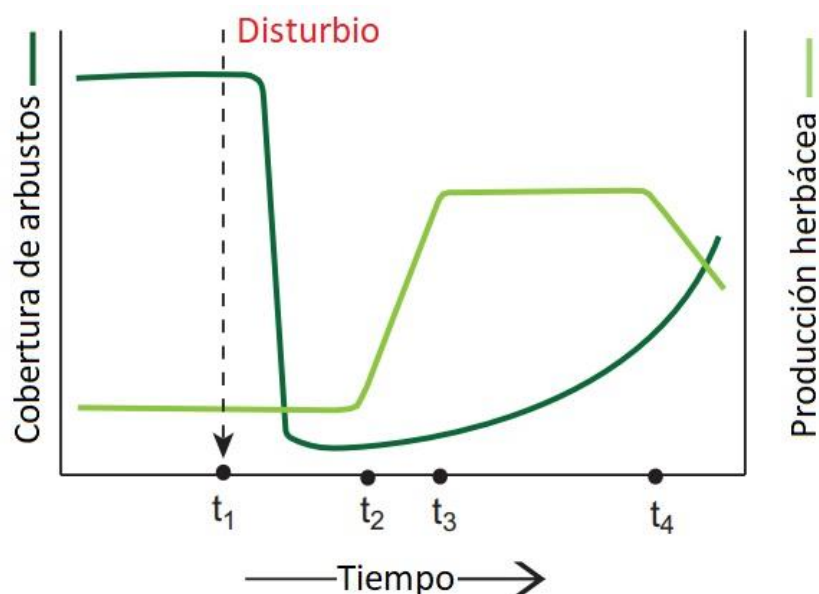
En América del Sur, los bosques del Chaco Seco son uno de los biomas más importantes por su distribución y uso, y se encuentran entre las áreas más deforestadas del mundo (Pennington et al. 2000; Hansen et al. 2013; Aide et al. 2013). En Argentina, estos bosques se encuentran distribuidos en la región norte y central y representan el 50 % de la superficie de bosque nativo del país (Gasparri et al. 2013). Históricamente, han sido sometidos a distintas presiones humanas y usos intensivos, que han generado gradientes de condiciones (Baldi 2011; Peri et al. 2021; Martínez Pastur et al. 2023), donde las transiciones entre los estados del bosque resultan de la combinación de factores antrópicos, como el sobrepastoreo con ganado doméstico y la tala intensiva (Adámoli et al. 1990). En el caso del Chaco Árido en Argentina, al menos dos factores han provocado cambios en la estructura y composición de los bosques nativos, contribuyendo a la dominancia de arbustos. Por un lado, la explotación forestal, realizada como una actividad minera no sostenible durante varias décadas, ha resultado en la pérdida de las poblaciones de árboles (Natenzon y Olivera 1994; Morello et al. 2005). Por otro lado, la alta presión ganadera ha disminuido la disponibilidad de plantas herbáceas en estos bosques, lo que ha liberado recursos que son aprovechados por especies de arbustos (Adámoli et al. 1990; Morello et al. 2005).

A nivel mundial, la eliminación de los arbustos se utiliza principalmente para restablecer la capacidad forrajera de los bosques abiertos y pastizales que sostienen actividades como la ganadería (Archer et al. 2010; Sala y Maestre 2014). En las zonas áridas, desde la perspectiva de la producción animal, la “arbustización” es considerada un proceso de degradación porque repercute negativamente en la receptividad ganadera (Zarovali et al. 2007; Ansley et al. 2018). Esto ha conducido al desarrollo de programas de “erradicación de arbustos” basados en la aplicación de métodos de control mecánico, manual, químico, ígneo,

etc., o muchas veces una combinación de ellos (Eldridge y Soliveres 2014; Bestelmeyer et al. 2015). Por ejemplo, desde 1940 amplias áreas de Norteamérica dedicadas a la ganadería han sido sometidas a disturbios agresivos de remoción mecánica de arbustos (Archer et al. 2017). En este sentido, las prácticas como el rolado han sido cuestionadas desde el punto de vista de la sostenibilidad y rentabilidad, ya que en general son métodos costosos y que, al solo controlar la parte aérea de las plantas, requieren de una alta frecuencia de aplicación para suprimir el rebrote (Archer et. al 2010; Ansley et al. 2018). Actualmente, existen controversias sobre la efectividad de los métodos de eliminación de arbustos y de sus efectos en los procesos ecosistémicos, por lo que resulta complejo proporcionar un asesoramiento integral acerca de cómo manejar la arbustización (Ding y Eldridge 2019).

Un aspecto clave de las nuevas tendencias en el manejo de los bosques es considerar la conservación de los árboles y de cierta proporción de arbustos en el ecosistema. En contra de los paradigmas de erradicación de arbustos, en Argentina los nuevos programas, como el manejo de bosques con ganadería integrada (MBGI), contemplan la recuperación de la estructura y función de los bosques nativos degradados. Cada vez son más los estudios que indican que las especies leñosas desempeñan un rol fundamental en los ambientes áridos, al modificar la partición de flujos de agua de lluvia (Huxman et al. 2005; Marchesini et al. 2015; Magliano et al. 2016), generar heterogeneidad espacial (Villagra 2000), aportar nutrientes al suelo (Anriquez et al. 2005; Pérez-Harguindeguy et al. 2022), preservar hábitat para la fauna silvestre (Szymański et al. 2021), secuestrar y almacenar carbono de mediano y largo plazo, entre otros (Navall 2011). Además, una proporción importante de estas especies representa un aporte forrajero significativo en la dieta del ganado doméstico (Ferrando et al. 2001).

El aumento excesivo de la cobertura de arbustos en comparación con la de pastos representa un desafío importante para los gestores de pastizales, praderas y bosques abiertos donde se realiza ganadería (Sala y Maestre 2014; Ding y Eldridge 2019). Algunos modelos conceptuales muestran la respuesta de la producción herbácea luego de la aplicación de un determinado disturbio de remoción de arbustos ( $t_1$ , Figura 1.1). En principio este manejo permite que la producción herbácea (pastos) aumente considerablemente por cierto tiempo hasta que alcanza su valor máximo, se estabiliza ( $t_2$  a  $t_3$ , Figura 1.1) y declina hasta niveles pre-disturbio ( $t_4$ , Figura 1.1). En este lapso la cobertura de arbustos se ha recuperado, haciendo necesario el repaso del disturbio (Archer et al. 2017). Particularmente en Sudamérica, los estudios se han centrado en evaluar esta dinámica entre pastos y arbustos a corto plazo (1-3 años,  $t_1$ ,  $t_2$  y  $t_3$  de la Figura 1.1), ignorando las respuestas a mediano y largo plazo (5-10 años, a partir de  $t_4$  en la Figura 1.1), así como también los cambios en otros aspectos de la composición, estructura y funcionamiento de la vegetación. En este contexto, los gestores deben tener precaución antes de tomar decisiones de intervenciones en la vegetación tendientes a remover la capa arbustiva y considerar las consecuencias en distintas escalas espaciales y temporales. Como se mencionó anteriormente, tanto las especies arbustivas que se intentan controlar como los árboles dañados como efecto colateral desempeñan un papel fundamental en la provisión de diversos servicios ecosistémicos (Ansley et al. 2018).



**Figura 1.1** Modelo conceptual generalizado del efecto del manejo (remoción) de arbustos en la producción herbácea (pastos). En la primera etapa, la aplicación de un determinado disturbio ( $t_1$ ) reduce drásticamente la cobertura de arbustos y permite el inicio de la recuperación de la producción de pastos ( $t_3$ ) hasta alcanzar su máximo ( $t_3$ ). A partir de  $t_4$ , la producción de pastos disminuye a medida que se restablece la cobertura de arbustos (modificado de Archer et al. 2017).

### 1.1.2 Conflictos del aumento de la cobertura de arbustos en la producción ganadera: el caso del Chaco Seco argentino

En el Chaco Seco argentino, sometido principalmente a uso ganadero, la dominancia de arbustos en la fisonomía de la vegetación y la baja apropiación de la productividad primaria neta aérea (PPNA) por el ganado incentivan al reemplazo de la vegetación nativa por especies de pastos exóticos (Marchesini 2011; Baldi y Jobbágy 2012; Rueda et al. 2013; Magliano 2016). En general, los arbustos compiten por recursos (luz y agua) con los pastos nativos (Fernández y Maseda 2006; Kunst et al. 2016; Ledesma 2020) que son de mayor preferencia para el ganado bovino (Ferrando et al. 2001). Dicha competencia puede ser una interacción altamente asimétrica, con una de las bioformas influenciando a la otra, pero no siendo afectada por ella (Fernández y Maseda 2006). En este contexto, la aplicación de

disturbios mecánicos o manuales de remoción de arbustos buscan facilitar la cosecha y mejorar la calidad forrajera de la PPNA (Rueda et al. 2013; Kunst et al. 2016).

En la porción oeste y más árida del Chaco Seco (Chaco Árido), la dominancia de arbustos y la consecuente disminución de la receptividad ganadera, hacen que este tipo funcional sea percibido como un problema para los productores bovinos (Kunst et al. 2012). En esta región, los bosques degradados tienen baja receptividad ganadera, que puede variar entre 10 y 30 hectáreas por unidad ganadera, dependiendo del sitio ecológico (Blanco et al. 2019). A pesar de que diversos estudios destacan la importancia de conservar arbustos en zonas áridas (Villagra 2000; Huxman et al. 2005; Magliano 2016), la visión ganadera alienta a su eliminación total. Los avances en el manejo de los bosques nativos proponen sistemas que tienen en cuenta la conservación de especies de árboles y arbustos, y, por ende, sus contribuciones al ecosistema. De esta manera, surge la dicotomía entre estrategias de manejo que buscan maximizar la producción ganadera a través de la eliminación total o parcial de los arbustos y aquellas que promueven la conservación de la vegetación nativa y la provisión de otros servicios ecosistémicos (Villagra y Alvarez 2019).

### 1.1.3 El control de la vegetación arbustiva como disturbio para incrementar la receptividad ganadera

El bosque degradado, también conocido como “arbustal”, se considera un estado alternativo estable que surge como resultado de la degradación del bosque nativo. Las transiciones hacia estados dominados por pastos sólo ocurren cuando se produce un disturbio externo que permite la recomposición de procesos que favorecen su establecimiento. En este sentido, el rolado de la vegetación se ha convertido en una de las prácticas más utilizadas

para reducir la abundancia de los arbustos y promover el crecimiento de los pastos (Blanco et al. 2005; Anriquez et al. 2005; Kunst et al. 2008; Rejžek et al. 2017). El rolado consiste en pasar, con la ayuda de un tractor, un implemento cilíndrico (rolo) provisto de cuchillas que realizan el corte y volteo de las plantas leñosas de menos de 2 m de altura (Figura 1.2). El rolo posee además un cajón sembrador que funciona en forma simultánea y se usa para la siembra de pasturas introducidas (Kunst et al. 2003; Blanco et al. 2005; Anriquez et al. 2005; Marchesini 2011). Estudios locales han demostrado que esta práctica permite triplicar la receptividad ganadera en comparación con bosques degradados o de bajo potencial forrajero (Blanco et al. 2005; Villagrán 2009). En relación a los efectos del rolado en los arbustos, en un estudio realizado en la provincia de La Rioja, Blanco et al. (2005) observaron una reducción significativa del 65% en su cobertura. Esto permitió, en el corto plazo (1 a 2 años post rolado), un aumento en la productividad de pastos de más del 300 %. Resultados similares fueron reportados por Marchesini (2011) en rolados realizados en la provincia de San Luis, donde se registró una reducción del 72% en la cobertura arbustiva.

Esta práctica mecánica, de amplia difusión en la región chaqueña, es cuestionada por no ser selectiva en cuanto a las especies leñosas que daña y por causar el desbalance de procesos ecológicos en el ecosistema (Kunst et al. 2008). Por ejemplo, la eliminación de especies leñosas puede provocar cambios en el balance hídrico, y en los ciclos de nutrientes (Huxman et al. 2005). La aplicación del rolado se suele recomendar únicamente en una fracción de la superficie de los campos ganaderos, aproximadamente alrededor del 10% del campo. Por lo general, se eligen áreas degradadas cercanas a las fuentes de agua (ej. represas o tajamares), lo que permite aumentar la cobertura de pastos en esos sectores y, al mismo

tiempo, reducir la presión de pastoreo sobre el pastizal natural en el resto del campo (Blanco et al. 2005; Guevara et al. 2009; Villagrán 2009).



**Figura 1.2** A) Tractor y rolo utilizado para el control de la vegetación leñosa; B) detalle del implemento (rolo); C) detalle del cajón de siembra.

Otro método de remoción de arbustos de amplia difusión en la región, aunque aplicado en superficies más pequeñas (<100 hectáreas), es el desarbustado manual (Figura 1.3). Esta práctica se realiza con herramientas de mano, como pico, pala, hacha, machete, etc., eliminando generalmente las plantas leñosas de raíz y dejando en pie solo los árboles adultos de gran porte (Bregaglio et al. 2001). Cabe mencionar que esta práctica puede constar de dos etapas: la primera, donde se realiza la remoción de la parte aérea (ej. con machete o hacha), y una segunda, donde se remueven tocones y raíces. La efectividad en cuanto a la eliminación completa de la planta dependerá de la especie en particular, debido a la forma y distribución de las raíces en el perfil del suelo, las herramientas utilizadas, y a otros factores como la disponibilidad de mano de obra y la superficie a trabajar (Bregaglio et al. 2001; Martínez Carretero y Dalmaso 2002). Los restos leñosos suelen ser quemados en el mismo lugar donde se aplicó la práctica o llevados a otro lugar para su uso como combustible.

Generalmente, con el fin de incrementar la productividad de los pastos, es común la siembra manual de pasturas megatérmicas como *Cenchrus ciliaris* (buffelgrass) luego de la remoción de arbustos. De manera similar al rolado, se observa la regeneración del estrato arbustivo después de 2-3 años, aunque suele ser más lenta. Esto hace necesario realizar prácticas frecuentes de "limpieza" del renoval, donde también puede que se eliminen plántulas y juveniles de especies arbóreas. Marchesini (2011) destaca que el rolado reduce drásticamente la cobertura de arbustos, pero no cambia su densidad, lo que genera un impacto menos agresivo que el desarbustado manual. Sin embargo, la práctica manual permite un mejor aprovechamiento de los subproductos del bosque, como madera, varillas y leña, y genera menos alteración en la capa superficial del suelo (Bregaglio et al. 2001).



**Figura 1.3** Imagen de un productor ganadero realizando la remoción de arbustos con herramienta manual (foto izquierda) y el estado de un bosque degradado después de 10 años de haber sido sometido a desarbustado manual y siembra de *Cenchrus ciliaris* (foto derecha) (Campo La Libertad, Dpto. Gral. Ocampo, La Rioja).

Los disturbios de remoción de biomasa modifican atributos de la biodiversidad, como la estructura, composición y función de la vegetación. Estos disturbios suelen provocar la pérdida o el reemplazo de especies o grupos funcionales, lo que puede alterar la dinámica de procesos como la productividad primaria neta aérea (PPNA), el secuestro de carbono y la

descomposición de la materia orgánica, entre otros (Villarino et al. 2017; Pérez Harguindeguy et al. 2022; Lizzi y Garbulsky 2023). Una de las variables que ha recibido mayor atención en la literatura es la PPNA, debido a que integra diversos aspectos del funcionamiento de los ecosistemas y se relaciona con la provisión de múltiples servicios ecosistémicos (Paruelo et al. 1997). En bosques secos, la proporción de especies leñosas y herbáceas (principalmente pastos), junto con la alta variabilidad interanual de las precipitaciones, ejerce una fuerte influencia sobre la PPNA y su variación estacional (Van Auken 2000). Esto se debe principalmente a la estrategia de captura y uso diferencial de los recursos entre leñosas y herbáceas (Walter 1939; Ledesma 2020). En general, en las comunidades dominadas por leñosas la PPNA varía menos entre años que en las dominadas por herbáceas, debido a que las primeras son más independientes de las precipitaciones (Blanco 2017). Por lo tanto, en los bosques donde un grupo funcional domina al otro, podría afectarse la PPNA y la duración de la temporada de crecimiento (Tilman 1997). Por ejemplo, esto ha sido demostrado en estudios realizados en rolados donde se encontró una reducción de la PPNA y de la temporada de crecimiento después de tres años del disturbio (Marchesini, 2011; Steinaker et al., 2016).

Los disturbios de remoción también pueden generar diversos cambios a nivel de planta. Incluso, una misma especie puede modificar sus rasgos en respuesta a disturbios, ya sea de manera plástica o por cambios genéticos mediados por la selección (Valladares et al. 2007; Albert et al. 2010). En este sentido, durante las últimas tres décadas, el surgimiento de la *diversidad funcional* (promedio, rango y abundancia relativa de los caracteres funcionales presentes en una comunidad) amplió el enfoque de los estudios florísticos (Calow 1987; Salgado Negret et al. 2015) y permitió describir a las especies por sus características

biológicas a través de la medición de *rasgos funcionales* (cualquier característica morfológica, fisiológica o fenológica, medible a nivel individual, desde el nivel celular hasta un organismo, que influyen en su crecimiento, reproducción y supervivencia y/o en los efectos de dicho organismo en el ecosistema) (Violle et al. 2007). Particularmente, los rasgos foliares se han utilizado como indicadores clave de las estrategias de uso de recursos de las plantas y de su respuesta a los disturbios (Díaz et al. 1999; Lavorel y Garnier 2002). Las correlaciones entre los rasgos del espectro foliar definen dos estrategias ecológicas contrastantes: las conservativas y adquisitivas (Díaz et al. 2016). Las plantas "adquisitivas" se caracterizan por tener un área foliar específica elevada, bajo contenido de materia seca foliar y alta concentración de nitrógeno foliar, mientras que ocurre lo contrario en las plantas "conservativas" (Wright et al. 2004; Salgado Negret et al. 2015). En regiones áridas, las plantas tienden a formar hojas pequeñas con alto contenido de materia seca, cutículas gruesas, estomas protegidos, etc. (Villagra et al. 2011). Sin embargo, la remoción de la biomasa aérea puede inducir la movilización de reservas de la raíz para la reconstrucción de la estructura fotosintética, la cual generalmente muestra un síndrome más adquisitivo que antes del disturbio (Chapin et al. 1990; Poorter et al. 2009). Por otra parte, la *arquitectura* (intensidad de ramificación en tallos basales o ramas) y *espinescencia* (cantidad y longitud de espinas) de las plantas también pueden ser modificadas como efecto de la remoción de la biomasa aérea (Schindler et al. 2004). En general, los cortes repetidos a una planta inducen la formación de numerosos tallos, ramas y espinas, que limitan el acceso de los herbívoros a las hojas (Tomlinson et al. 2016; Zhang et al. 2020). En el Chaco Seco, los escasos antecedentes muestran que, a corto plazo, las plantas leñosas de los rolados tienen más tallos basales, espinas más largas y numerosas, y rasgos foliares más adquisitivos en comparación con las de los bosques sin disturbar (Tálaro y Caziani 2003; Del Corro 2022; Guevara et al. 2024).

Estudios recientes evidencian que la remoción de arbustos y la siembra de especies de pastos exóticos han provocado cambios en la composición y dominancia de los grupos funcionales de la vegetación, en la distribución del agua de lluvia, en la dinámica estacional de la fijación de carbono, en las propiedades fisicoquímicas del suelo, etc. (Kunst et al. 2003; Marchesini et al. 2015; Steinaker et al. 2016; Magliano et al. 2017; Nosetto et al. 2020). Sin embargo, la mayoría de los estudios se ha centrado en etapas tempranas de la sucesión post-disturbio, donde hay una alta productividad de pastos y baja cobertura de arbustos. En general, las etapas más avanzadas donde los arbustos recuperan su cobertura han sido escasamente exploradas, al menos para el extremo más árido del Chaco Seco. En esta tesis aplicamos un enfoque integral que explora aspectos relevantes para el manejo ganadero, tales como los cambios a mediano plazo en la PPNA, la composición botánica de la vegetación, la calidad físico-química del suelo y los rasgos funcionales de especies leñosas asociados al espectro foliar, la defensa física y las estrategias de regeneración de la biomasa aérea. Esta información contribuye no solo al entendimiento de la relación entre las prácticas de remoción de arbustos, la vegetación y el suelo, sino también aporta datos esenciales para la toma de decisiones orientadas a la conservación y/o regeneración de los bosques con ganadería.

## 1.2 Objetivo general

El objetivo general de esta tesis fue evaluar a mediano plazo (5-10 años), los efectos del rolado y desarbustado manual en bosques degradados de Los Llanos de La Rioja, sobre la productividad primaria neta aérea, la diversidad de la vegetación, las propiedades físico-

químicas del suelo y los rasgos funcionales de especies leñosas asociados al espectro económico foliar y la defensa física contra la herbivoría.

#### 1.2.1 Objetivo específico 1

Evaluar los efectos del rolado y del desarbustado manual en la dinámica de la productividad primaria neta aérea, tomando como *proxy* el índice de vegetación de diferencia normalizada (IVN), y de la composición botánica de la vegetación, caracterizada a partir de la cobertura y densidad de especies, la riqueza y el índice de diversidad de Shannon.

Hipótesis 1: a mediano plazo, las prácticas de remoción de arbustos reducen la productividad primaria neta aérea y modifican la composición botánica de la vegetación, dependiendo la magnitud del tipo de disturbio aplicado (rolado o desarbustado manual).

Predicción 1: en parcelas con remoción de arbustos, la productividad primaria neta aérea, estimada mediante el índice de vegetación normalizado (IVN), será menor y tendrá mayor variabilidad estacional que en parcelas en las que no se removieron los arbustos (bosque degradado). Además, la composición botánica se verá modificada, mostrando menor cobertura y densidad de especies, así como una reducción en la riqueza y diversidad, según el índice de Shannon. Se espera que estos efectos sean más acentuados en el desarbustado manual que en el rolado.

#### 1.2.2 Objetivo específico 2

Explorar los efectos del rolado y del desarbustado manual sobre las propiedades físico-químicas del suelo.

Hipótesis 2: a mediano plazo, las prácticas de remoción de arbustos y actividades asociadas alteran las propiedades físico-químicas del suelo (aumenta la compactación y disminuye la infiltración, la concentración de materia orgánica y el contenido de nutrientes), y este cambio depende del tipo de disturbio aplicado (rolado o desarbustado manual).

Predicción 2: en parcelas con remoción de arbustos, la resistencia mecánica y la densidad aparente aumentarán, mientras que se prevé una disminución en la tasa de infiltración, así como en la concentración de materia orgánica, carbono orgánico, nitrógeno total, fósforo total en comparación con el bosque degradado. Además, se espera que estos efectos sean más acentuados en el desarbustado manual que en el rolado.

### 1.2.3 Objetivo específico 3

Estudiar los efectos del rolado y del desarbustado manual en los rasgos funcionales de las especies leñosas, asociados al espectro foliar, las defensas físicas y las estrategias de regeneración de la biomasa aérea (semillas vs. rebrotes).

Hipótesis 3: a mediano plazo, las prácticas de remoción de arbustos modifican el espectro foliar de las especies leñosas y conducen a una comunidad dominada por estrategias más adquisitivas, con mayor presencia de defensas físicas (espinescencia y arquitectónica) y mayor proporción de individuos originados a partir de rebrotes.

Predicción 3: en parcelas con remoción de arbustos, se espera encontrar plantas con síndrome foliar más adquisitivo (mayor área foliar específica y menor contenido de materia seca foliar), mayor densidad y longitud de espinas, mayor número de tallos basales y ramificaciones en comparación con plantas de la misma especie presentes en parcelas de

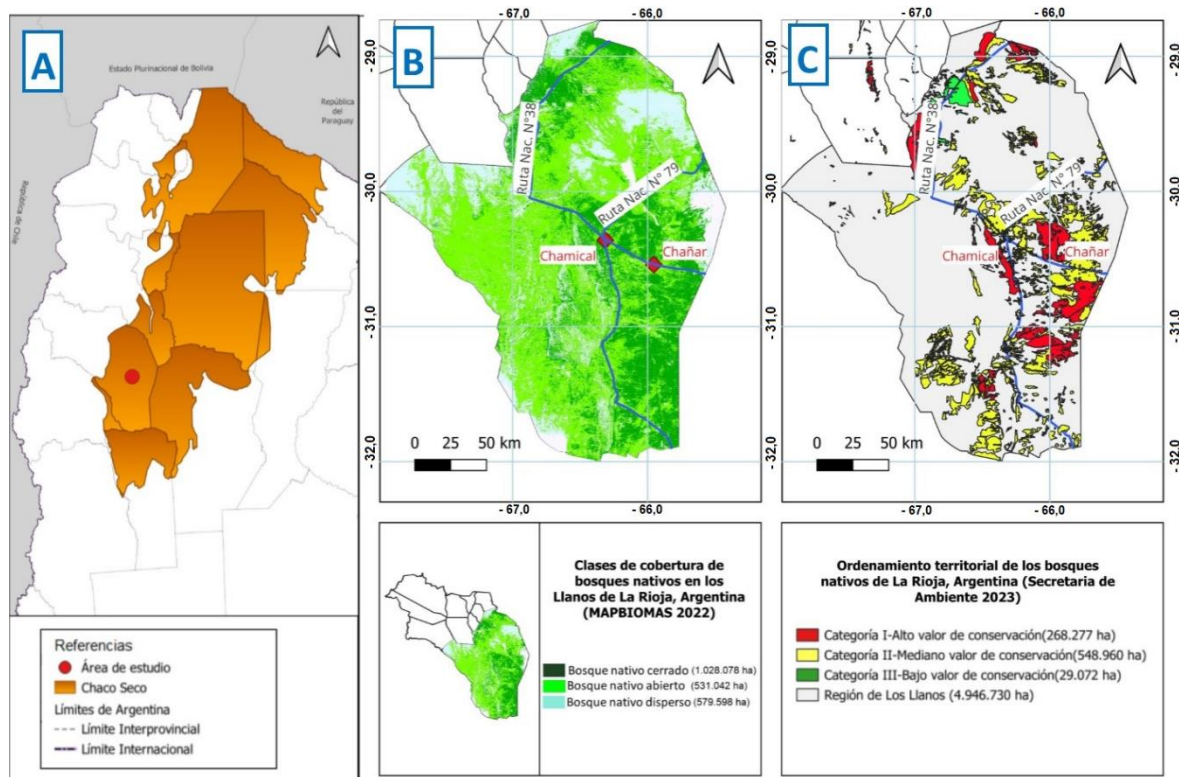
bosque degradado. Además, se prevé que en las parcelas con remoción de arbustos haya una mayor proporción de plantas y especies leñosas que priorizan la regeneración vegetativa (especies rebrotadoras, “*resprouters*”) sobre la reproductiva. Se espera que este patrón varíe entre las parcelas del rolado y del desarbustado manual. En el caso del rolado, se anticipa una mayor proporción de plantas y especies leñosas que priorizan la regeneración vegetativa, mientras que ocurre lo inverso en el desarbustado manual (mayor cantidad de plantas y especies semilladoras, “*seeders*”).

### 1.3 Planteo de la investigación

#### 1.3.1 Área de estudio

El estudio se realizó en el sur de la provincia de La Rioja (30°30'S, 66°07'E), correspondiente a la región biogeográfica del Chaco Árido (Morello et al. 1985) (Figura 1.4). El área se caracteriza por tener un régimen pluviométrico monzónico, con precipitaciones que se concentran entre los meses de noviembre a marzo, y alcanzan valores medios anuales de 387 mm (1979-2018). La temperatura media anual es de 20° C, y alcanza valores máximos entre noviembre y enero y mínimos entre mayo y julio (Blanco 2017). El sector se caracteriza por la presencia de bosques xerófilos en distinto estado de conservación debido a la tala y sobrepastoreo con ganado doméstico (Biurrun et al. 2015; Zeballos et al. 2023). Los bosques conservados están dominados por árboles (*Aspidosperma quebracho-blanco* Schltdl, *Neltuma flexuosa* (DC.) C.E. Hughes & G.P. Lewis), arbustos (*Strombocarpa torquata* (Cav. ex Lag.) Hutch, *Larrea divaricata* (Cav), *Mimozyanthus carinatus* (Griseb.) Burkart), y pastos nativos (*Leptochloa crinita* (Lag.) P.M. Peterson & N.W. Snow, *Gouinia paraguayensis* (Kuntze) Parodi, *Digitaria californica* (Benth.) Henrard, *Setaria pampeana* Parodi ex Nicora) (Biurrun et al. 2015). Los suelos del sector llano de la región tienen escasa

pendiente y se clasifican en el orden de los Entisoles, subgrupo de los Torriortentes típicos. Estos suelos tienen textura franca a franco arenosa, generalmente con horizontes A desarrollados en los primeros 20 cm (Calella y Corzo 2006).



**Figura 1.4** Área de estudio (círculo rojo) en el Chaco Seco argentino (A); Clases de cobertura de los bosques nativos de la región de Los Llanos de La Rioja, MAPBIOMAS-2022 (<https://chaco.mapbiomas.org/>) (B); Mapa de ordenamiento territorial de los bosques nativos de La Rioja, Secretaría de Ambiente de la provincia (C).

En el Chaco Árido, los distintos usos del bosque nativo han conducido a su fragmentación y a la dominancia de distintos tipos de arbustales que actualmente siguen siendo pastoreados con ganado doméstico (Natenzon y Olivera 1994; Zeballos et al. 2023). Este es el caso de la región de Los Llanos de La Rioja (Ragonese y Castiglioni 1970; Calella y Corzo 2006), donde la principal actividad es la ganadería extensiva bovina y en segundo lugar la caprina (Calella y Corzo 2006). Esta región se destaca como la principal zona ganadera de la provincia e involucra a más de 3800 productores. En la región coexisten tres tipos sociales agrarios: a) *productores ganaderos en sistemas cerrados*, b) *pequeños*

*productores de ganadería mixta en sistemas abiertos o campos comuneros, y c) grandes empresas.* La distinción se basa en factores como la presencia de trabajo familiar, el tamaño y tipo de rodeos, la ubicación de los propietarios, la delimitación de los establecimientos y la aplicación de tecnologías, entre otros (Villagrán 2009; Rogel y Aldúncin 2013; Vera y Vera 2019). Los *pequeños productores*, representan el 94% del total, poseen el 46% de las existencias de bovinos y el 100% de los caprinos, con rodeos que generalmente no superan las 100 cabezas. Además, desarrollan sus actividades en tierras indivisas que tienen entre 3000 a 10000 hectáreas. Se destaca que, en la categoría de pequeños productores, se pueden distinguir subcategorías como el productor capitalizado, transicional y familiar (Vera y Vera 2019).

Los *productores ganaderos*, constituyen el 5% del total, poseen el 36% de las existencias bovinas, con rodeos que generalmente oscilan entre 100 y 1000 cabezas. Este tipo de productor tiene la capacidad de contratar mano de obra, realizar mejoras en infraestructura y acceder a tecnologías avanzadas como la inseminación artificial. También, se puede identificar una tercera categoría denominada "*grandes empresas*", representando menos del 1% de los productores de la región y concentrando el 19% de las existencias ganaderas. Estas empresas, asociadas con capitales externos, gestionan rodeos que superan las 2000 cabezas y poseen establecimientos con extensiones entre 30,000 y 70,000 hectáreas (Rogel y Aldúncin 2013; Vera y Vera 2019).

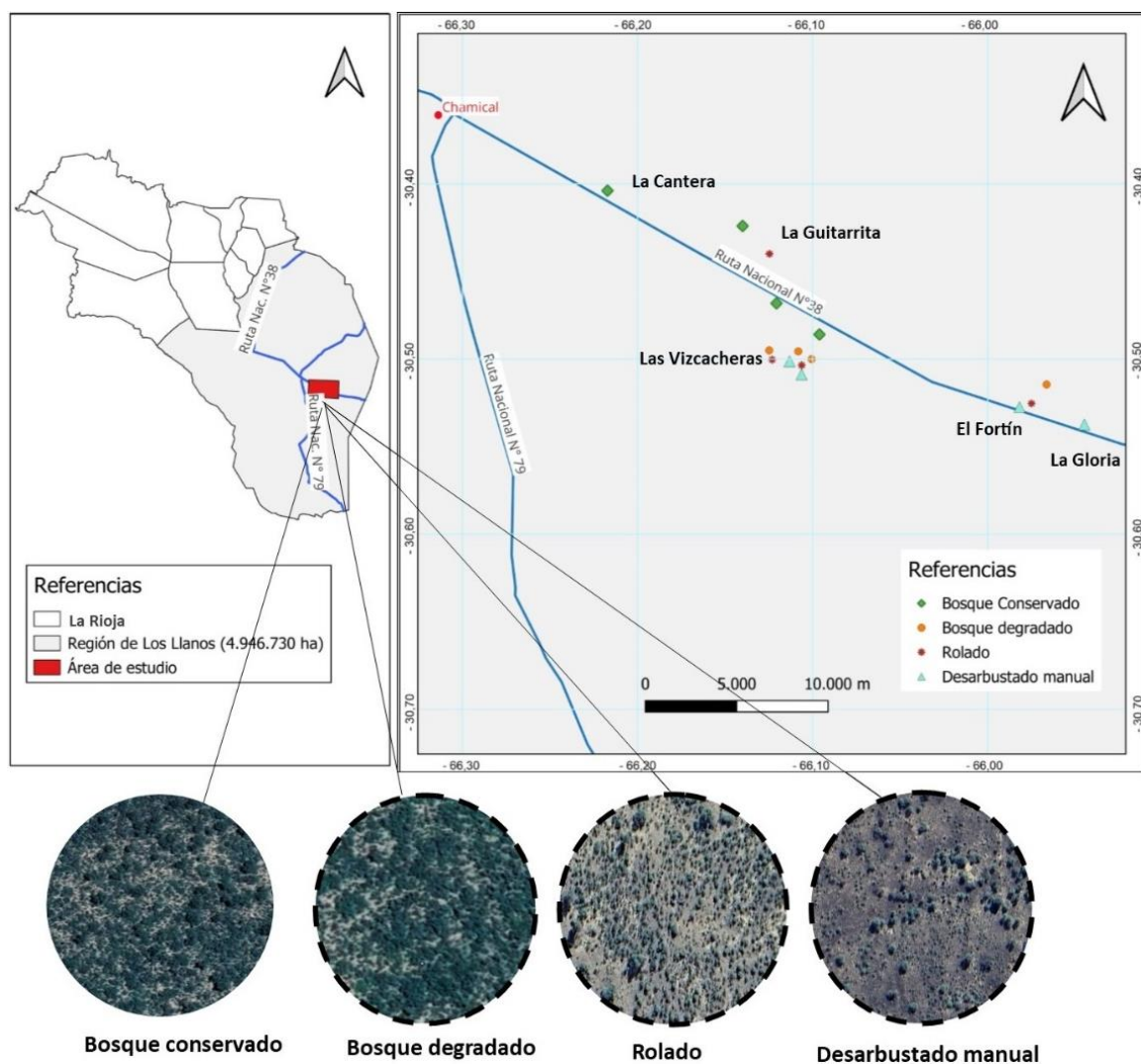
#### 1.4 Aproximación general y estructura de la tesis

El área de estudio comprende un rango de condiciones del bosque nativo, las cuales son el resultado de un uso intensivo durante las últimas décadas. Se llevaron a cabo muestreos

en campo y análisis de teledetección en parcelas con remoción mecánica (rolado) y manual de arbustos, así como en parcelas sin remoción de arbustos. Las parcelas se distribuyeron en áreas ambientalmente homogéneas. Los tratamientos de rolado y desarbustado manual incluyen, además de la remoción de arbustos, la implantación de *Cenchrus ciliaris*. El rolado se llevó a cabo en 2013 (entre agosto y septiembre), mientras que el desarbustado manual se realizó entre 2009 y 2010, con "limpieza" de renovales de leñosas aproximadamente cada 4-5 años (la última limpieza se efectuó en 2013). Las parcelas tratadas con rolado y desarbustado manual se compararon con parcelas de bosque degradado sin remoción de arbustos (testigo). Cabe aclarar que antes de ser tratadas, estas parcelas también eran bosque degradado. Este último tratamiento representa un estado degradado del bosque nativo y es actualmente el tipo de vegetación dominante en la región de Los Llanos de La Rioja. También se muestrearon parcelas de bosque menos disturbados "bosque conservado", considerado un ecosistema de referencia en la región. En general, son bosques fragmentados que están dominados por *Aspidosperma quebracho-blanco* (Biurrun et al. 2015; Zeballos et al. 2023).

Las evaluaciones se realizaron en cinco establecimientos ganaderos (Figura 1.5, Cuadro 1.1) y 16 parcelas (10 m x 250 m) distribuidas en una superficie de aproximadamente 600 km<sup>2</sup>. La superficie promedio de los potreros donde se establecieron las parcelas es de 320 hectáreas para bosques conservados, 47 hectáreas para bosques degradados, 43 hectáreas para rolados y 18 hectáreas para potreros con desarbustado manual. Estos potreros están sometidos a pastoreo bovino con una carga ajustada en función de un factor de uso del 50 % de la oferta forrajera en el caso del bosque degradado, y del 80 % en el caso del rolado y desarbustado manual. En promedio, la receptividad ganadera es de 12-15 ha.UG<sup>-1</sup>. año<sup>-1</sup> para el bosque degradado y el bosque conservado, y de 3-5 ha.UG<sup>-1</sup>. año<sup>-1</sup> para los potreros con

remoción de arbustos y siembra de pasturas (valores estimados a partir de la información proporcionada por técnicos del INTA La Rioja). El sistema de pastoreo es rotativo '6/6', donde *C. ciliaris* es consumido durante la estación de crecimiento, lo que permite el descanso del bosque degradado.



**Figura 1.5** Localización del área de estudio (rectángulo rojo) en la provincia de La Rioja, Argentina. Las imágenes que se muestran dentro de círculos corresponden a los bosques evaluados. Se destacan con bordes con línea de trazos los tratamientos que fueron sometidos a análisis estadístico. En el caso del bosque conservado solo se presenta información descriptiva de las variables estudiadas.

**Cuadro 1.1** Nombre y ubicación geográfica de los establecimientos ganaderos incluidos en la tesis. BC=bosque conservado, BD=bosque degradado, R=rolado y DM= desarbustado manual.

| Establecimiento | Ubicación geográfica      | Parcela                                   |
|-----------------|---------------------------|-------------------------------------------|
| La Cantera      | 30°24'27,56"-66°12'54,53' | BC1                                       |
| La Guitarrita   | 30°25'35,02"-66°08'21,25' | BC2, R1                                   |
| Las Vizcacheras | 30°30'01,63"-66°07'05,22' | BC3, BC4, BD1, BD2, BD3, R2, R3, DM1, DM2 |
| El Fortín       | 30°31'29,93"-65°58'53,86' | DM3, R4, BD4                              |
| La Gloria       | 30°32'16,47"-65°56'43,71' | DM4                                       |

La estructura de la tesis se compone de 5 capítulos. El Capítulo 1 corresponde a la introducción general, mientras que los Capítulos 2, 3 y 4 se centran en el desarrollo de los objetivos específicos 1, 2 y 3, respectivamente. Por último, el Capítulo 5 aborda la discusión general y las conclusiones de la tesis.

El **Capítulo 1** es de introducción general y aborda los principales antecedentes sobre el proceso de degradación de los bosques y el aumento de la abundancia de arbustos a nivel mundial y regional. También se plantea el objetivo general de la tesis, así como los objetivos específicos y las hipótesis y predicciones asociadas a cada uno de ellos. Este Capítulo sienta las bases y proporciona un contexto para el desarrollo de los capítulos siguientes.

El **Capítulo 2** aborda el primer objetivo específico, el cual se enfoca en la evaluación de diversos atributos de la vegetación mediante mediciones de campo y con imágenes satelitales. Se analizaron aspectos de la composición botánica de la vegetación, como la cobertura y densidad de especies, la riqueza y diversidad de la vegetación. Además, se utilizó el análisis de series temporales de índice verde (IVN) (*proxy* de la PPNA) para determinar los cambios en parámetros estacionales en las parcelas donde se realizó el rolado y desarbustado manual.

El **Capítulo 3** se enfoca en el segundo objetivo específico, el cual consiste en la evaluación de propiedades físico-químicas del suelo en las parcelas donde se aplicó el rolado y el desarbustado manual. Se realizaron mediciones a campo de propiedades como resistencia mecánica, densidad aparente y tasa de infiltración, con el fin de analizar los cambios en la estructura del suelo. Además, se analizaron las concentraciones de materia orgánica, carbono total, nitrógeno total y fósforo total para evaluar los cambios en la composición química del suelo.

El **Capítulo 4** se enfoca en el tercer objetivo específico, que consiste en estudiar los cambios en los rasgos del espectro foliar, rasgos de defensa física (espinescencia y arquitectura de plantas) y estrategia principal de regeneración de las especies leñosas en las parcelas donde se aplicó el rolado y el desarbustado manual. Para ello, se realizó la evaluación de plantas individuales a campo, su abundancia y se estimaron parámetros comunitarios, así como la influencia de la variabilidad intra e inter-específica.

El **Capítulo 5** corresponde a la discusión y conclusión general, en donde se destacan los principales hallazgos, contribuciones e implicancias de manejo de la vegetación leñosa, especialmente arbustiva. Además, se mencionan las principales líneas de investigación que podrían ampliar y profundizar los conocimientos logrados en esta tesis.

## Capítulo 2

### Composición, estructura y funcionamiento de la vegetación en respuesta al control mecánico y manual de arbustos



Bosque degradado dominado por arbustos, Llanos de La Rioja, Argentina.

## Capítulo 2. Composición, estructura y funcionamiento de la vegetación

### 2.1 Introducción

La necesidad de aumentar la apropiación de la productividad primaria neta aérea (PPNA) ha llevado a la aplicación de disturbios en la vegetación. En bosques secos, la apropiación de la PPN por la ganadería suele estar limitada por la alta cobertura de arbustos, los cuales impiden la accesibilidad a los pastos forrajeros y limitan su crecimiento (Kunst et al. 2012; Rueda et al. 2013). El aumento de la cobertura de arbustos y la necesidad de habilitar tierras para pastoreo han creado dos perspectivas opuestas en el ámbito socio-productivo: una "erradicadora" que ve a los arbustos como un problema y otra "conservadora" que reconoce su valor en la provisión de servicios ecosistémicos (Ledesma y Tomsic 2011). La remoción total de arbustos y la pérdida de árboles como efecto colateral han mostrado reducciones significativas en la biodiversidad de la vegetación, la calidad del suelo, la abundancia de fauna silvestre, etc. (Villagra 2000; Anriquez et al. 2005; Szymański et al. 2021). Paradójicamente, la conservación de las leñosas en los sistemas ganaderos resulta beneficiosa para la ganadería, a pesar de que sus ventajas no siempre se reconocen totalmente. Una mayor presencia de leñosas no solo mejora el bienestar animal y su ganancia de peso gracias a la sombra proporcionada, sino que también contribuye al enriquecimiento del suelo mediante el aporte de hojarasca, especialmente si se trata de leguminosas (Navall 2011). En este contexto, se requieren cambios en los paradigmas actuales, que permitan la conservación de arbustos y árboles en el diseño de los planes de manejo ganadero (Navall 2011; Kunst et al. 2016).

El aumento de la abundancia de plantas leñosas, especialmente arbustos, ha sido documentado en diferentes tipos de ecosistemas como pastizales, sabanas, bosques abiertos y bosques secos de América, Australia y África (Adámoli et al. 1990; Van Auken 2000; D'Odorico et al. 2012; Stevens et al. 2017). Aunque se han realizado una amplia gama de estudios sobre las causas y consecuencias de este proceso, todavía se carece de información cuantitativa sobre la degradación de los bosques, la tasa de aumento y el alcance de este proceso en diferentes escalas espaciales y temporales. En particular, se sabe poco sobre cómo los disturbios antrópicos afectan aspectos importantes de la composición, estructura y funcionamiento de los bosques cuando se intenta controlar la dominancia de arbustos (Barger et al. 2011). Esta información es fundamental para evaluar los aspectos positivos y negativos que se deben tener en cuenta a la hora establecer prácticas de manejo tendientes a reducir las poblaciones de especies arbustivas (Archer et al. 2010).

A nivel global, se emplean diversas prácticas para eliminar en forma parcial o total a las plantas leñosas (especialmente los arbustos), con el objetivo de restaurar servicios ecosistémicos, como la provisión de forraje para el ganado (Sala y Maestre 2014). Sin embargo, existen controversias sobre la eficacia de estos métodos de remoción y los efectos de estas prácticas en los procesos ecosistémicos, lo que dificulta la capacidad de predecir y gestionar áreas dominadas por leñosas (Rejžek et al. 2017). En general, los efectos ecológicos del aumento de la cobertura de arbustos dependen del contexto ambiental, el tipo de uso de la tierra y la práctica utilizada para reducir su cobertura (Eldridge et al. 2011; Ding y Eldridge 2019). En este sentido, en bosques de Norteamérica se ha comprobado que los tratamientos de menor costo, que solo eliminan la biomasa aérea de las plantas, son poco efectivos si no se aplican con frecuencia para controlar el rebrote (Ansley y Castellano 2023).

En Argentina, la expansión de la ganadería en la región chaqueña ha promovido el paradigma de erradicación de arbustos, lo que ha resultado en la aplicación de diferentes tipos de disturbios para eliminarlos, como el rolado, el fuego, el control manual y químico, entre otros (Bregaglio et al. 2001; Navall 2011). Estos modelos productivos, diseñados originalmente para regiones con condiciones agroecológicas distintas, buscan crear pastizales homogéneos y libres de arbustos, con pocos árboles maduros. Sin embargo, varios estudios han informado que estas transiciones pueden reducir la biodiversidad, alterar los ciclos de nutrientes del suelo, la tasa de descomposición de la hojarasca y disminuir el almacenamiento de carbono (Villarino et al. 2017; Pérez-Harguindeguy et al. 2022; Lizzi y Garbulsky 2023). Por ejemplo, se ha demostrado que los ecosistemas con baja densidad arbórea retienen el 64% del carbono presente en los bosques, y que cada práctica de eliminación de arbustos reduce esta capacidad de almacenamiento en un 12% (Fernández et al. 2020).

En los bosques degradados del centro de Argentina, los estudios sobre los efectos de la remoción de arbustos son recientes. Además, la gran mayoría de estos estudios se ha centrado en evaluar los efectos a corto plazo sobre la productividad de los pastos, descuidando los cambios que podrían ocurrir en los atributos estructurales y funcionales de la vegetación a mediano-largo plazo. Se conoce que la remoción de los arbustos y la siembra de especies de pastos exóticos incrementan más del 500% la oferta de forraje, pero que este efecto es de corto plazo (3-4 años) (Blanco et al. 2005; Kunst et al. 2016; Blanco et al. 2019). Por ejemplo, las especies megatérmicas introducidas como *Cenchrus ciliaris* son más productivas que los pastos nativos ( $2000\text{-}3500 \text{ kg MS ha}^{-1} \text{ año}^{-1}$  vs.  $<1000 \text{ kg MS ha}^{-1} \text{ año}^{-1}$ ) y triplican la capacidad de carga en comparación con bosques degradados (Namur et al. 2014). Sin embargo, los cambios drásticos asociados al reemplazo de leñosas por pasturas pueden

desencadenar alteraciones funcionales en el ecosistema, como la disminución del secuestro de carbono, el aumento de sales en el suelo y el incremento del albedo, entre otros (Marchesini 2011; Magliano 2016). Además, se ha evidenciado que las prácticas utilizadas para la introducción de especies megatérmicas, como el rolado u otros métodos similares de manejo, pueden tener consecuencias negativas en la diversidad de plantas al eliminar especies que no están adaptadas a disturbios frecuentes (Rejžek et al. 2017). La falta de selectividad en muchas de las prácticas de remoción de arbustos compromete la regeneración de especies arbóreas, ya que las juveniles de estas últimas forman parte del mismo estrato que las arbustivas (Kunst et al. 2016; Rejžek et al. 2017).

El objetivo de este capítulo (objetivo específico 1) fue evaluar los efectos del rolado y desarbustado manual en la dinámica de la productividad primaria neta aérea, tomando como *proxy* el índice de vegetación de diferencia normalizada (IVN), y de la composición botánica de la vegetación, caracterizada a partir de la cobertura y densidad de especies, la riqueza y el índice de diversidad de Shannon. La hipótesis y predicción asociada se detallan a continuación:

Hipótesis 1: a mediano plazo, las prácticas de remoción de arbustos reducen la productividad primaria neta aérea y modifican la composición botánica de la vegetación, dependiendo la magnitud del tipo de disturbio aplicado (rolado o desarbustado manual).

Predicción 1: en parcelas con remoción de arbustos, la productividad primaria neta aérea, estimada mediante el índice de vegetación normalizado (IVN), será menor y tendrá mayor variabilidad estacional que en parcelas en las que no se removieron los arbustos (bosque degradado). Además, la composición botánica se verá modificada, mostrando menor

cobertura y densidad de especies, así como una reducción en la riqueza y diversidad, según el índice de Shannon. Se espera que estos efectos sean más acentuados en el desarbustado manual que en el rolado.

## 2.2 Materiales y métodos

### 2.2.1 Área de estudio

El área de estudio está ubicada en la región de Los Llanos de La Rioja, específicamente en la subregión de Afloramiento de Cerillos (Calella y Corzo 2006), que representa una expresión característica del Chaco Árido. Las parcelas de muestreo se sitúan al este de la ciudad de Chamental (30°21'38,41"-60°18'48,37") en campos ganaderos cercanos a la Ruta Nacional N° 38. Para obtener una descripción más detallada, se puede consultar el Capítulo 1 (introducción general).

### 2.2.2 Diseño de los muestreos

Se estableció un diseño completamente aleatorizado con tres tratamientos y cuatro réplicas (parcelas) de cada uno. Los tratamientos fueron los siguientes: bosque degradado sin remoción de arbustos (testigo), bosque degradado con remoción mecánica (en adelante "rolado"), bosque degradado con remoción manual de arbustos (en adelante "desarbustado manual"). Los tratamientos de remoción de arbustos fueron sembrados con la especie exótica *Cenchrus ciliaris* variedad Texas 4464. No se muestrearon las parcelas disturbadas antes de la aplicación de los tratamientos. Por esta razón, se usaron como testigo parcelas de bosque degradado cercanos a donde se aplicaron las prácticas de remoción de arbustos. También realizamos muestreos en parcelas aledañas de bosque menos disturbado (en adelante "bosque

conservado") al ser considerado un ecosistema de referencia desde el punto de vista de la conservación y producción. Sin embargo, no se comparó estadísticamente con los tratamientos (bosque degradado, rolado, desarbustado manual) ya que las prácticas de remoción de arbustos se aplicaron solo a bosques degradados. Por lo tanto, cualquier diferencia entre el rolado o desarbustado manual y el bosque conservado podría deberse tanto a la diferencia entre bosques degradados y conservados como a los tratamientos de remoción de arbustos. En general, en la región de estudio, los bosques conservados no fueron talados en décadas pasadas y son actualmente pastoreados con bajas cargas ganaderas. Todas las parcelas de muestreo se distribuyeron en zonas ambientalmente homogéneas según el análisis previo con imágenes satelitales y corroboración a campo.

### 2.2.3 Mediciones de campo

Cinco años después de la aplicación de los tratamientos de remoción de arbustos, se utilizó el método del Point quadrat modificado para determinar la riqueza y cobertura vegetal total y específica de árboles, arbustos, pastos y hierbas (Passera et al. 1983). En cada parcela se situaron aleatoriamente tres transectas lineales de 50 m, evitando la proximidad de alambrados o vías pecuarias. Se utilizó una varilla de 2 m colocada verticalmente a intervalos de 0,5 m a lo largo de cada transecta (100 puntos) para evaluar la intercepción de la vegetación. En cada parcela y a lo largo de cada línea, se registraron la composición y el número de especies (riqueza) y se estimó la cobertura como el porcentaje de puntos interceptados por cada especie. En la misma ubicación de las transectas, establecimos 4 sub-parcelas de muestreo (10 m x 10 m) separadas 15 m, y contamos todos los individuos de especies de árboles y arbustos. Para los árboles, consideramos como juveniles aquellos que

tenían un diámetro basal entre los 3 cm y 7,5 cm, y como adultos aquellos que superaban los 7,5 cm (Villagra et al. 2005). Tanto para árboles como para arbustos se consideró como plántulas aquellas con diámetro basal menor a los 3 cm (Tálamo y Caziani 2003). Con estos datos, estimamos el número de individuos por hectárea para cada clase de tamaño. Las mediciones se realizaron al final de la temporada de crecimiento 2018-2019, en los meses de marzo y abril de 2019. A partir de los datos de cobertura de las especies se calculó el índice de Shannon y Weaver (1949) mediante la siguiente fórmula:

$$H = -\sum P_i * \ln P_i$$

H= índice de diversidad de Shannon-Weaver

P<sub>i</sub>= proporción de la cobertura total que representa la cobertura de cada especie

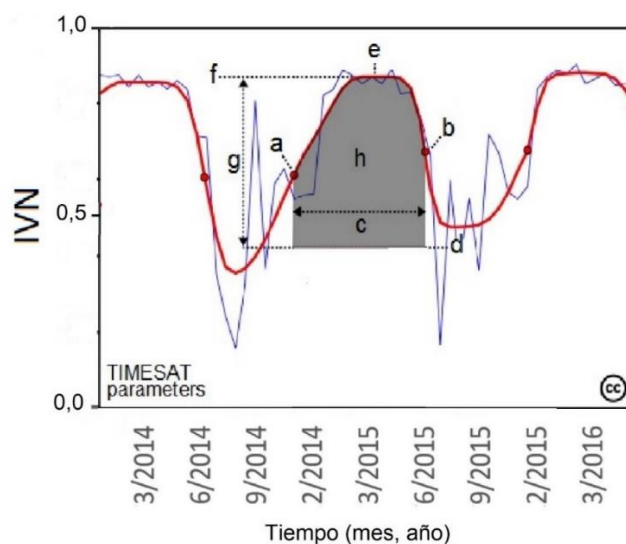
ln= log base<sub>e</sub>

Se utilizó la base de datos del Instituto de Botánica Darwinion (<http://www.darwin.edu.ar/>) para corroborar el nombre científico de cada especie registrada en el campo. Las especies se agruparon según el hábito de crecimiento (árbol, arbusto, pasto, hierba) indicado en la misma base de datos. En adelante, se hace referencia al hábito de crecimiento como "*grupos funcionales*".

#### 2.2.4 Análisis de series temporales de índice verde

Se utilizó el índice de vegetación de diferencia normalizada (IVN) como *proxy* de la biomasa verde y de la PPNA (Paruelo et al. 1997). El IVN es un estimador directo de la fracción de la radiación fotosintéticamente activa absorbida e indirectamente de la PPNA (Di Bella et al. 2004; Piñeiro et al. 2006). Se estimaron 8 parámetros (Figura. 2.1) que

caracterizan aspectos de la dinámica estacional: fecha de inicio de la estación de crecimiento, fecha de finalización de la estación de crecimiento, duración de la estación de crecimiento, fecha de ocurrencia del máximo IVN anual, valor máximo IVN anual, valor mínimo IVN anual, integral anual de IVN (IA-IVN) y amplitud estacional. También se calculó el coeficiente de variación interanual del IVN (CV-IVN) para cada tratamiento.



**Figura 2.1** Parámetros de estacionalidad calculados en el programa TIMESAT: (a) fecha de inicio de la estación de crecimiento, (b) fecha de fin de la estación de crecimiento, (c) longitud de la estación de crecimiento, (d) mínimo anual de IVN, (e) fecha de máximo anual de IVN, (f) máximo anual de IVN, (g) amplitud, (h) integral anual de IVN, (i). La línea azul muestra la dinámica temporal del IVN en un sitio específico, mientras que la línea roja representa el valor suavizado de esa curva (modificado de Jönsson y Eklundh 2004). Nótese que, en este ejemplo, los valores umbrales de la fecha de inicio (a) y fin (b) de la estación de crecimiento son diferentes.

Los datos de IVN se extrajeron de imágenes proporcionadas por el sensor MODIS de la plataforma TERRA (producto MOD13Q1, resolución temporal: 16 días; resolución espacial: 250m). Se seleccionaron 12 píxeles representativos ("puros") de cada tratamiento para llevar a cabo el análisis durante el periodo comprendido entre 2013 y 2018 (23 fechas x 5 periodos de crecimiento= 115 imágenes). Estos pixeles fueron seleccionados en los mismos sectores en donde se realizaron las transectas de campo. Se consideró la estación de

crecimiento de cada periodo entre septiembre y agosto, teniendo en cuenta que el IVN mínimo en el Chaco Seco se registra generalmente a finales de agosto (Zerda y Tiedemann 2010).

Para evaluar la dinámica estacional del IVN, se utilizó el software libre TIMESAT que permite evaluar series temporales y estimar parámetros estacionales (Jönsson y Eklundh 2004). Se utilizó la función de filtro polinómico de Savitzky-Golay para ajustar los modelos de crecimiento y suprimir los valores extremos. El resultado fue una función suavizada similar a los datos de entrada. Basándonos en un estudio previo (Blanco 2017), se definieron umbrales para el inicio y final de cada estación de crecimiento cuando el IVN alcanzaba el 20% de la amplitud estacional. Previamente, también analizamos imágenes en un mayor número de bosques de la región para corroborar estos umbrales. Se debe considerar que en las salidas de TIMESAT el formato de fecha es en días julianos y por lo tanto se calculan en relación con el inicio del periodo analizado (fecha de inicio de la serie analizada: septiembre de 2013) y no con el inicio de cada año. El coeficiente de variación (CV) interanual del IVN se calculó a partir de la integral anual del IVN, considerando cinco periodos de crecimiento (2013/2014, 2014/2015, 2015/2016, 2016/2017, 2017/2018). Para ello se utilizó la siguiente fórmula:

$$CV \text{ Integral anual - IVN} = \frac{\text{desvío estándar}}{\text{media}} 100$$

Complementariamente, evaluamos la relación entre la IA-IVN y la precipitación, y también estimamos la contribución leñosa y herbácea al IVN mediante el método de desagregación de series temporales de índices espectrales de vegetación descrito por Lu et

al. (2003). Esta metodología se basa en dos etapas: la primera consiste en aplicar el procedimiento STL (Seasonal-trend decomposition based on LOESS) propuesto por Cleveland et al. (1990) para series temporales con una fuerte tendencia estacional. El método STL se utiliza para descomponer series temporales en tres componentes principales: tendencia, estacionalidad y residuo. Utiliza un enfoque de promedio móvil ponderado para estimar la componente estacional y luego aplica el suavizado LOESS para obtener la tendencia y el residuo. El componente estacional se obtiene restando la tendencia de la serie residual, mientras que el residuo es la diferencia entre la serie original y la suma de la tendencia y la estacionalidad. El procedimiento STL fue realizado con el software libre Wessa (Wessa 2023). La segunda etapa consiste en aplicar los parámetros obtenidos del procedimiento anterior a una ecuación desarrollada por Lu et al. (2003) para ecosistemas estacionales de Australia. Cabe destacar que Blanco (2017) probó esta ecuación en diferentes bosques conservados, bosques degradados y rolados de Los Llanos de La Rioja, para discriminar la PPNA leñosa y herbácea. Los modelos probados mostraron una mayor relación entre el componente herbáceo y la PPNA herbácea que entre el componente leñoso y la PPNA leñosa, por lo que esto debe ser considerado si se quiere estimar la PPNA. Para calcular el componente leñoso y herbáceo, se emplearon los parámetros estimados para la región de estudio por Blanco (2017), junto con los resultados del procedimiento STL. Posteriormente se usó la siguiente fórmula:

$$\text{Componente Leñoso (t)} = (1 + \lambda S(t)) [x_T - SX_A - d]$$

$$\text{Componente Herbaceo(t)} = S(t) [(1 - \lambda s) X_A - \lambda x_T] + \lambda S(t) d$$

d= contribución del suelo descubierto

$S(t)$  = factor adimensional que describe la fluctuación fenológica anual

$\lambda$  = multiplicador que especifica la intensidad de la fluctuación fenológica anual de la vegetación leñosa en relación a la línea de base = 0,10

$s$  = promedio de  $S(t)$

$X_T$  = valor de tendencia estimado mediante el proceso de suavizado LOESS

$X_A$  = amplitud del componente estacional obtenido mediante el proceso de reducción de “ruido” STL

#### 2.2.5 Análisis de datos

Se comparó la composición botánica (cobertura, densidad, riqueza de especies y diversidad de la vegetación) entre los tratamientos mediante el análisis no paramétrico de Kruskal-Wallis. Este análisis también se realizó agrupando las especies en grupos funcionales (árbol, arbusto, pasto, hierba). Para comparar la composición de la vegetación entre los diferentes tratamientos, se empleó el índice de disimilitud de Bray-Curtis, teniendo en cuenta la cobertura de las especies de árboles, arbustos, pastos y hierbas. Con esta información se realizó un análisis de escalamiento multidimensional no métrico (NMDS, por sus siglas en inglés), utilizando el índice de Bray-Curtis como medida de distancia. En este caso, también se incluyó en el análisis al bosque conservado. Para este análisis se usó la función metaMDS del paquete vegan del software Rstudio (2022).

Los parámetros de estacionalidad extraídos de las curvas ajustadas de IVN se compararon mediante ANAVA con medidas repetidas en el tiempo ( $n = 5$  años, 2013-2018), entre tratamientos (1 píxel por 4 réplicas  $\times$  3 tratamientos) y su interacción. En todos los

casos, el nivel de significación fue  $P < 0,05$  y se utilizó el test de Duncan como prueba post hoc. La relación entre la IA-IVN y la precipitación se analizó mediante correlación lineal simple. Los datos del bosque conservado se analizaron sólo con estadísticas descriptivas (media y desviación estándar). Los análisis y gráficas se realizaron con el software Rstudio (2022) e InfoStat v. 2018 (Di Rienzo et al. 2008).

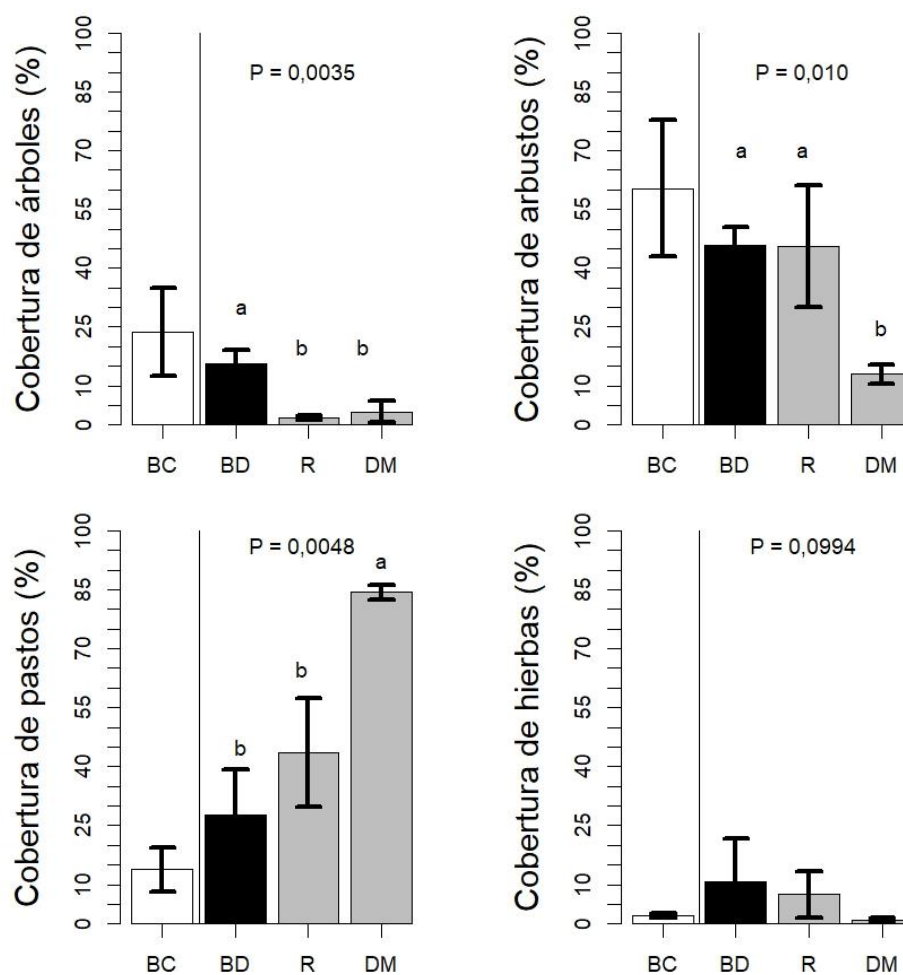
## 2.3 Resultados

### 2.3.1 Composición botánica (cobertura, densidad, riqueza y diversidad de la vegetación)

Las prácticas de remoción de arbustos modificaron la cobertura de los grupos funcionales de vegetación (Figura 2.2). La cobertura arbórea fue significativamente más baja en los tratamientos de rolado y desarbustado manual ( $P = 0,0035$ ), mientras que ocurrió lo contrario con la cobertura de pastos en este último tratamiento ( $P = 0,0048$ ; Figura 2.2). La cobertura de especies arbóreas dominantes, como *Strombocarpa torquata* y *Neltuma flexuosa*, fue menor en los tratamientos de remoción que en el bosque degradado (Cuadro 2.1). *Aspidosperma quebracho-blanco*, una especie arbórea abundante en el bosque conservado, no se registró en ninguno de los tratamientos evaluados (Cuadro 2.1).

La cobertura de arbustos se recuperó en el rolado, pero no en el desarbustado manual ( $P = 0,010$ ). La cobertura de las especies arbustivas dominantes en el rolado, como *Larrea divaricata*, *Cordobia argentea* (Griseb.) Nied. y *Mimozgyanthus carinatus* fue similar a la del bosque degradado. Estas especies no se registraron en el tratamiento de desarbustado manual, en el que las especies dominantes fueron *Vachellia aroma* (Gillies ex Hook. & Arn.) Seigler & Ebinger y *Neltuma flexuosa* (Cuadro 2.1).

En el tratamiento de desarbustado manual, se encontró que la cobertura de pastos fue significativamente mayor que la del bosque degradado (Figura 2.2). La especie dominante en este caso fue *Cenchrus ciliaris*, y no se detectaron especies de pastos nativos abundantes según lo indicado en el Cuadro 2.1. No se encontraron cambios significativos en la cobertura de hierbas con los tratamientos de remoción de arbustos ( $P = 0,0994$ ; Figura 2.2).

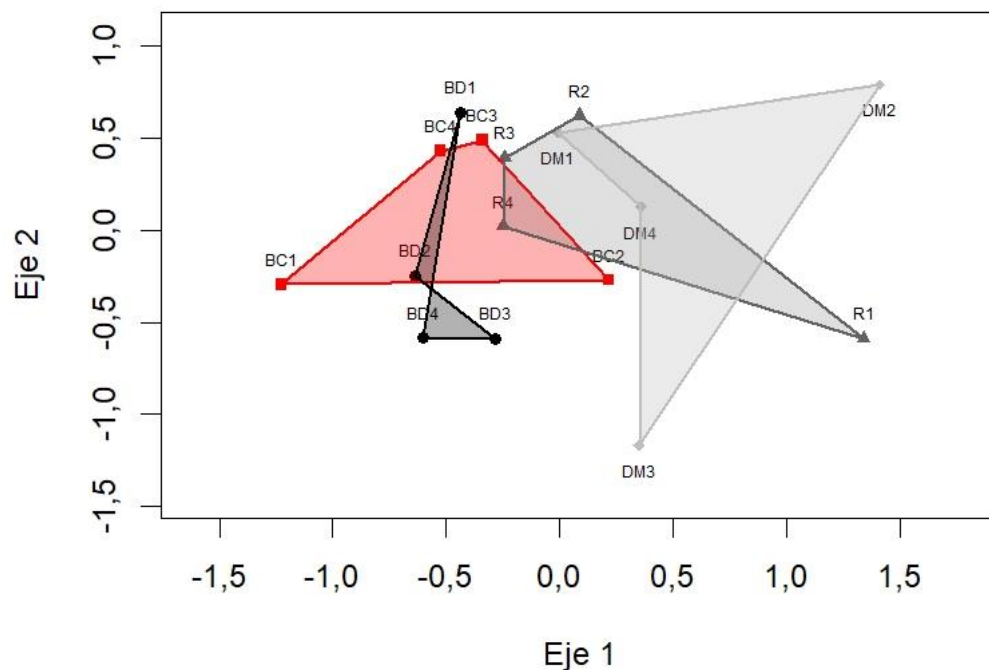


**Figura 2.2** Cobertura media (%) de grupos funcionales de la vegetación (árboles, arbustos, pastos y hierbas) en bosque conservado (BC), bosque degradado (BD), rolado (R) y desarbustado manual (DM). En el desarbustado manual, la cobertura de pastos corresponde en su totalidad a la especie *Cenchrus ciliaris*. Letras diferentes representan diferencias significativas entre tratamientos ( $P < 0,05$ ) (prueba de Kruskal-Wallis) ( $n=4$ ). El bosque conservado no fue sometido al análisis estadístico. Las barras indican los valores medios y las líneas indican la desviación estándar.

**Cuadro 2.1** Cobertura media ( $\pm$  d.e.) (%) de las especies dominantes discriminadas por grupo funcional de la vegetación (árboles, arbustos, pastos y hierbas) en el bosque conservado (BC), bosque degradado (BD), rolado (R) y desarbustado manual (DM). Letras distintas representan diferencias significativas entre tratamientos ( $P < 0,05$ ) (prueba de Kruskal-Wallis). El bosque conservado no fue sometido al análisis estadístico.

| Especies                                                           | Bosque conservado<br>(n=4) | Bosque degradado<br>(n=4) | Rolado<br>(n=4) | Desarbustado manual<br>(n=4) | P      |
|--------------------------------------------------------------------|----------------------------|---------------------------|-----------------|------------------------------|--------|
| <b>Árboles</b>                                                     |                            |                           |                 |                              |        |
| <i>Aspidosperma quebracho-blanco</i> Schltdl.                      | 17,9 $\pm$ 3,8             | 0,0                       | 0,0             | 0,0                          | 0,0    |
| <i>Strombocarpa torquata</i> (Cav. Ex Lag.) Hutch.                 | 6,0 $\pm$ 6,1              | 13,4 $\pm$ 2,1a           | 3,4 $\pm$ 2,7b  | 0,0c                         | 0,0009 |
| <i>Neltuma flexuosa</i> (DC.) C.E. Hughes & G.P. Lewis             | 1,8 $\pm$ 1,3              | 2,3 $\pm$ 1,6a            | 0,0b            | 1,8 $\pm$ 0,6a               | 0,0338 |
| <b>Arbustos</b>                                                    |                            |                           |                 |                              |        |
| <i>Larrea divaricata</i> Cav.                                      | 14,8 $\pm$ 6,4             | 15,7 $\pm$ 4,6a           | 16,9 $\pm$ 4,2a | 0,0b                         | 0,0116 |
| <i>Cordobia argentina</i> (Griseb.) Nied.                          | 8,4 $\pm$ 13,3             | 15,9 $\pm$ 9,4a           | 7,8 $\pm$ 9,5ab | 0,0b                         | 0,0187 |
| <i>Mimozyanthus carinatus</i> (Griseb.) Burkart                    | 5,6 $\pm$ 8,7              | 0,6 $\pm$ 1,2b            | 3,1 $\pm$ 2,3a  | 0,0b                         | 0,0445 |
| <i>Celtis chichape</i> (Wedd.) Miq.                                | 5,2 $\pm$ 5,2              | 0,7 $\pm$ 1,4             | 1,4 $\pm$ 1,7   | 1,2 $\pm$ 0,9                | 0,7403 |
| <i>Parkinsonia praecox</i> (Ruiz & Pav. ex Hook.) Hawkins          | 4,7 $\pm$ 5,4              | 0,4 $\pm$ 0,7             | 1,6 $\pm$ 1,3   | 0,0                          | 0,1030 |
| <i>Vachellia aroma</i> (Gillies ex Hook. & Arn.) Seigler & Ebinger | 0,0                        | 0,0b                      | 0,4 $\pm$ 0,8b  | 9,4 $\pm$ 1,2a               | 0,006  |
| <b>Pastos</b>                                                      |                            |                           |                 |                              |        |
| <i>Leptochloa crinita</i> (Lag.) P.M. Peterson & N.W. Snow         | 4,1 $\pm$ 3,0              | 11,2 $\pm$ 6,4a           | 4,4 $\pm$ 5,5ab | 0,0 b                        | 0,0225 |
| <i>Setaria pampeana</i> Parodi ex Nicora                           | 3,3 $\pm$ 0,6              | 3,4 $\pm$ 0,6a            | 2,2 $\pm$ 2,8ab | 0,0 b                        | 0,0424 |
| <i>Gouinea paraguayensis</i> (Kuntze) Parodi                       | 0,7 $\pm$ 0,8              | 4,3 $\pm$ 2,5a            | 4,7 $\pm$ 3,7a  | 0,0 b                        | 0,0445 |
| <i>Cenchrus ciliaris</i> L.                                        | 0,0                        | 0,0c                      | 20,1 $\pm$ 12b  | 84,3 $\pm$ 1,9 a             | 0,0002 |
| <b>Hierbas</b>                                                     |                            |                           |                 |                              |        |
| <i>Pseudabutilon virgatum</i> (Cav.) Fryxell                       | 0,7 $\pm$ 0,4              | 5,5 $\pm$ 3,9 a           | 0,9 $\pm$ 0,7b  | 0,0b                         | 0,044  |
| <i>Evolvulus arizonicus</i> A. Gray                                | 0,0                        | 4,2 $\pm$ 6,5             | 0,3 $\pm$ 0,6   | 0,0                          | 0,3143 |
| <i>Sida argentina</i> K. Schum.                                    | 0,4 $\pm$ 0,4              | 0,0                       | 2,2 $\pm$ 3,5   | 1 $\pm$ 0,7                  | 0,2606 |

La ordenación de las parcelas basada en el índice de disimilitud de Bray-Curtis mostró que existen claras diferencias en la composición de especies de árboles, arbustos, pastos y hierbas entre el bosque degradado y el desarbustado manual. Por su parte, el rolado presentó mayor similitud con el bosque degradado (Figura 2.3).

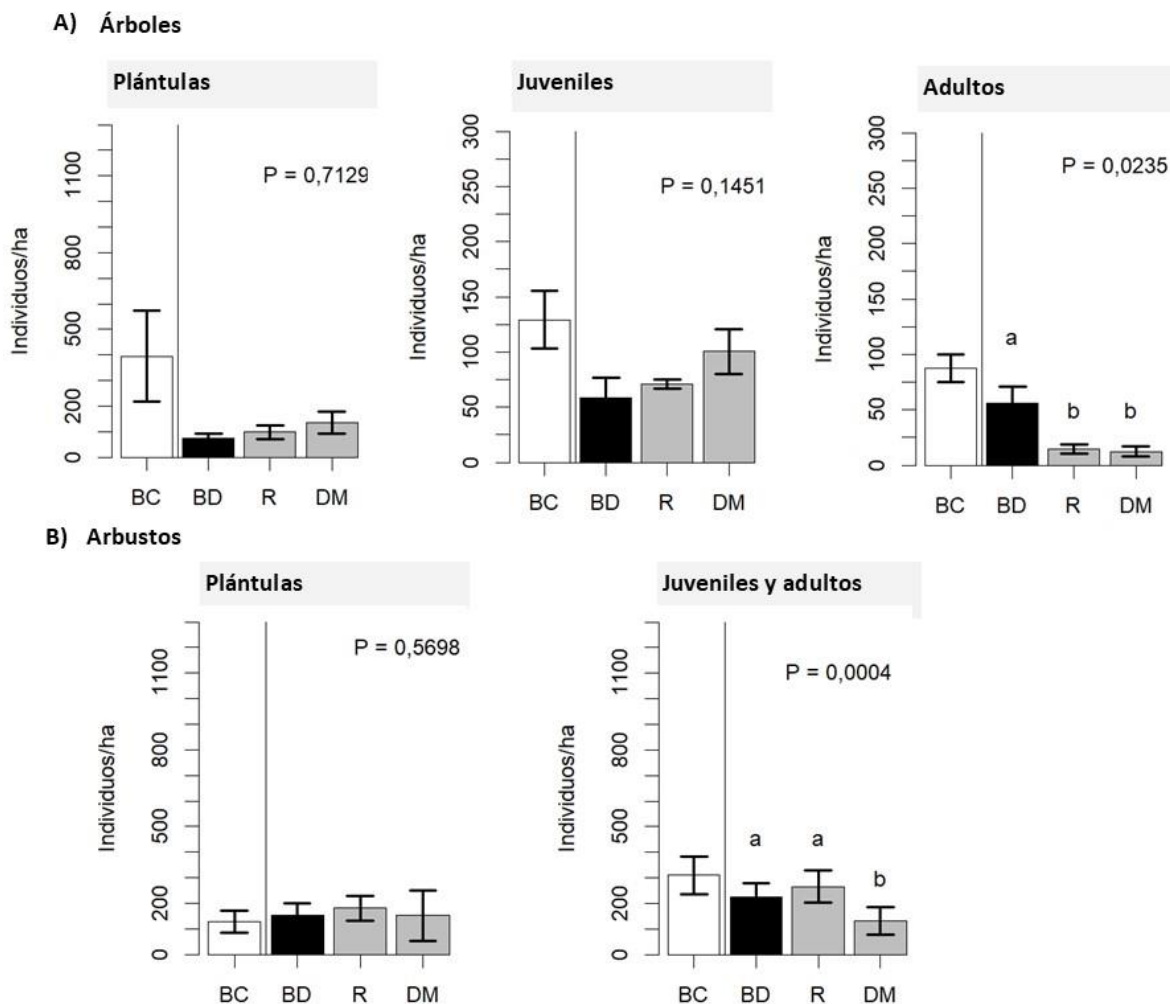


**Figura 2.3** Análisis de ordenamiento multidimensional no métrico (NMDS, por sus siglas en inglés) a partir del índice de similitud de Bray-Curtis de la composición específica de la comunidad vegetal en el bosque conservado (BC), bosque degradado (BD), rolado (R) y desarbustado manual (DM). Los colores y las formas de los puntos indican las parcelas de cada tratamiento (n=4).

Las prácticas de remoción de arbustos modificaron la densidad de árboles adultos, pero no la de plántulas y juveniles (Figura 2.4). La densidad de árboles adultos fue significativamente menor en el rolado y desarbustado manual ( $P = 0,0235$ ; Figura 2.4 A). En estos tratamientos de remoción, la densidad de adultos de *N. flexuosa* no se modificó con respecto al bosque degradado, pero sí la de adultos de *S. torquata*, que fue significativamente menor. Además, no se registraron individuos adultos de *A. quebracho-blanco* (Cuadro 2.2). Por otra parte, no se encontraron cambios en la densidad de plántulas y juveniles de árboles entre los tratamientos ( $P = 0,7129$ ;  $P = 0,1451$ ; Figura 2.4 A), pero si hubo cambios significativos a nivel de especies para el caso de los juveniles (Cuadro 2.2). La densidad de juveniles de *A. quebracho-blanco* fue significativamente mayor en el rolado que en el bosque degradado ( $P = 0,0003$ ), mientras que ocurrió lo contrario con los juveniles de *N. flexuosa* ( $P$

= 0,0002). Por su parte, la densidad de juveniles de *S. torquata* fue significativamente mayor en el desarbustado que en el bosque degradado ( $P = 0,0002$ ).

Por otra parte, en el rolado y desarbustado manual no se encontraron cambios significativos en la densidad de plántulas de arbustos, pero si en la de juveniles y adultos (Figura 2.4 B). La densidad de arbustos con diámetro basal mayor a 3 cm (juveniles y adultos), fue significativamente menor en el desarbustado manual ( $P = 0,0004$ ). En este tratamiento, la densidad de arbustos de *M. carinatus* y *C. chichape* no cambió en comparación con el bosque degradado, pero se encontró un aumento significativo en la densidad de *V. aroma*. Respecto a *L. divaricata* y *P. praecox*, la densidad de plantas en el rolado fue similar a la del bosque degradado, mientras que no se encontraron individuos de estas especies en el desarbustado manual (Cuadro 2.2).

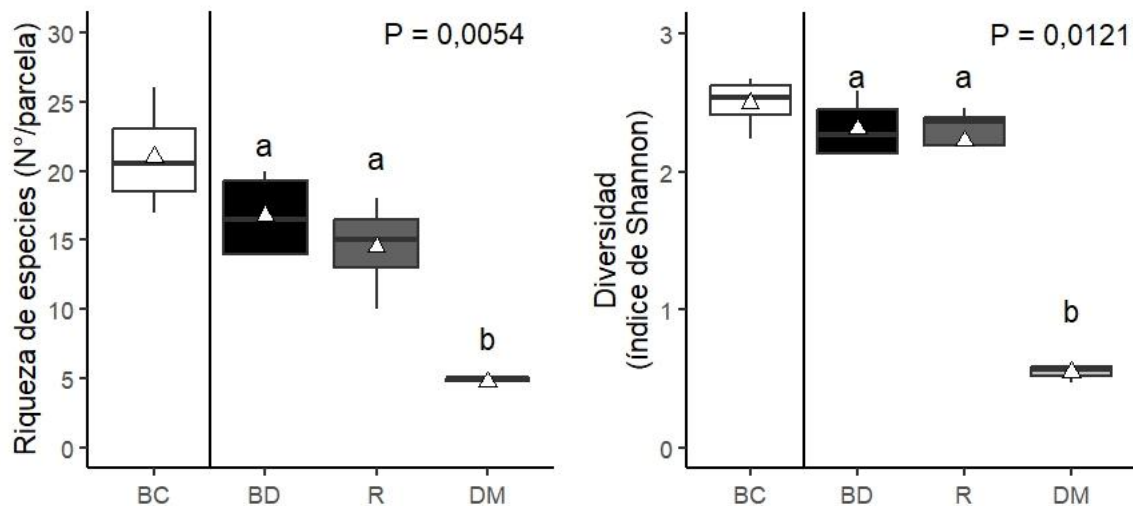


**Figura 2.4** Densidad media (individuos.ha<sup>-1</sup>) de árboles (A) y arbustos (B) en el bosque conservado (BC), bosque degradado (BD), rolado (R) y desarbustado manual (DM). Letras diferentes representan diferencias significativas entre tratamientos ( $P < 0,05$ ) (prueba de Kruskal-Wallis) ( $n=4$ ). El bosque conservado no fue sometido al análisis estadístico. Las barras indican los valores medios y las líneas indican la desviación estándar. Nótese la diferencia en las escalas de los gráficos.

**Cuadro 2.2** Densidad media  $\pm$  d.e. (individuos.ha<sup>-1</sup>) de árboles (plántulas = <3 cm diámetro; juveniles = 3-7,5 cm diámetro; adultos >7,5 cm diámetro) y arbustos en el bosque conservado (BC), bosque degradado (BD), rolado (R) y desarbustado manual (DM). Letras distintas representan diferencias significativas entre tratamientos ( $P < 0,05$ ) (prueba de Kruskal-Wallis). El bosque conservado no fue sometido al análisis estadístico.

| Especies                                                           | Bosque conservado<br>(n=4) | Bosque degradado<br>(n=4) | Rolado<br>(n=4)  | Desarbustado manual<br>(n=4) | P      |
|--------------------------------------------------------------------|----------------------------|---------------------------|------------------|------------------------------|--------|
| <b>Árboles-plántulas</b>                                           |                            |                           |                  |                              |        |
| <i>Aspidosperma quebracho-blanco</i> Schltdl.                      | 1068 $\pm$ 688,7           | 37,5 $\pm$ 75             | 125 $\pm$ 151,3  | 18,7 $\pm$ 23                | 0,2322 |
| <i>Strombocarpa torquata</i> (Cav. Ex Lag.) Hutch.                 | 0,0                        | 68,7 $\pm$ 42,7           | 56,25 $\pm$ 51,5 | 100 $\pm$ 73,6               | 0,6549 |
| <i>Neltuma flexuosa</i> (DC.) C.E. Hughes & G.P. Lewis             | 62,5 $\pm$ 32,2            | 118 $\pm$ 74,65           | 112 $\pm$ 62     | 287 $\pm$ 163,4              | 0,0798 |
| <b>Árboles-juveniles</b>                                           |                            |                           |                  |                              |        |
| <i>Aspidosperma quebracho-blanco</i> Schltdl.                      | 231,2 $\pm$ 13,3           | 13,2 $\pm$ 3,7a           | 88,0 $\pm$ 9b    | 19,2 $\pm$ 7,3a              | 0,0003 |
| <i>Strombocarpa torquata</i> (Cav. Ex Lag.) Hutch.                 | 18,5 $\pm$ 7,7             | 18,7 $\pm$ 5,3a           | 62 $\pm$ 2,7ab   | 101 $\pm$ 18b                | 0,0002 |
| <i>Neltuma flexuosa</i> (DC.) C.E. Hughes & G.P. Lewis             | 138 $\pm$ 1,3              | 144 $\pm$ 1,6a            | 62 $\pm$ 8b      | 181,2 $\pm$ 7,9a             | 0,0002 |
| <b>Árboles-adultos</b>                                             |                            |                           |                  |                              |        |
| <i>Aspidosperma quebracho-blanco</i> Schltdl.                      | 113,2 $\pm$ 8,3            | 6,5 $\pm$ 4,6a            | 0,0 b            | 0,0b                         | 0,0445 |
| <i>Strombocarpa torquata</i> (Cav. Ex Lag.) Hutch                  | 119,2 $\pm$ 5,5            | 125 $\pm$ 9,1a            | 13 $\pm$ 2,6b    | 5,25 $\pm$ 1,2b              | 0,0002 |
| <i>Neltuma flexuosa</i> (DC.) C.E. Hughes & G.P. Lewis             | 31 $\pm$ 4,1               | 36,5 $\pm$ 6,2            | 31 $\pm$ 8       | 32 $\pm$ 8                   | 0,5319 |
| <b>Arbustos-plántulas</b>                                          |                            |                           |                  |                              |        |
| <i>Larrea divaricata</i> Cav.                                      | 162,5 $\pm$ 83             | 481,2 $\pm$ 275a          | 500 $\pm$ 237a   | 0,0b                         | 0,0121 |
| <i>Mimozyanthus carinatus</i> (Griseb.) Burkart                    | 306 $\pm$ 313,2            | 56,2 $\pm$ 65,7a          | 187 $\pm$ 198,4a | 0,0b                         | 0,0173 |
| <i>Celtis chichape</i> (Wedd.) Miq.                                | 169 $\pm$ 192              | 50 $\pm$ 84,2             | 43,2 $\pm$ 55,4  | 37,5 $\pm$ 59,5              | 0,8792 |
| <i>Parkinsonia praecox</i> (Ruiz & Pav. ex Hook.) Hawkins          | 131,2 $\pm$ 162,5          | 131,2 $\pm$ 162a          | 100 $\pm$ 124,1a | 0,0b                         | 0,0338 |
| <i>Vachellia aroma</i> (Gillies ex Hook. & Arn.) Seigler & Ebinger | 0,0                        | 37,5 $\pm$ 32,2b          | 68 $\pm$ 55,4b   | 719 $\pm$ 852,5a             | 0,0052 |
| <b>Arbustos-juveniles y adultos</b>                                |                            |                           |                  |                              |        |
| <i>Larrea divaricata</i> Cav.                                      | 1506 $\pm$ 273             | 1100 $\pm$ 124a           | 1238 $\pm$ 482a  | 0,0b                         | 0,0116 |
| <i>Mimozyanthus carinatus</i> (Griseb.) Burkart                    | 613 $\pm$ 328,5            | 106,5 $\pm$ 154           | 43,75 $\pm$ 37,5 | 12 $\pm$ 14,3                | 0,6069 |
| <i>Celtis chichape</i> (Wedd.) Miq.                                | 262 $\pm$ 165,2            | 131,2 $\pm$ 215           | 162,5 $\pm$ 92,4 | 50 $\pm$ 57,7                | 0,2959 |
| <i>Parkinsonia praecox</i> (Ruiz & Pav. ex Hook.) Hawkins          | 68,7 $\pm$ 89              | 125 $\pm$ 57,7a           | 193,7 $\pm$ 255a | 0,0b                         | 0,0071 |
| <i>Vachellia aroma</i> (Gillies ex Hook. & Arn.) Seigler & Ebinger | 0,0                        | 25 $\pm$ 20,4a            | 106,2 $\pm$ 100a | 487,5 $\pm$ 59,5b            | 0,0042 |

La riqueza y diversidad de especies fueron significativamente menores en el tratamiento de desarbustado manual, mientras que no hubo diferencia entre el bosque degradado y el tratamiento de rolado (Figura 2.5). Por otro lado, el bosque conservado mostró valores de riqueza de  $21 \pm 4$  y una diversidad de especies de  $2,5 \pm 0,19$ .

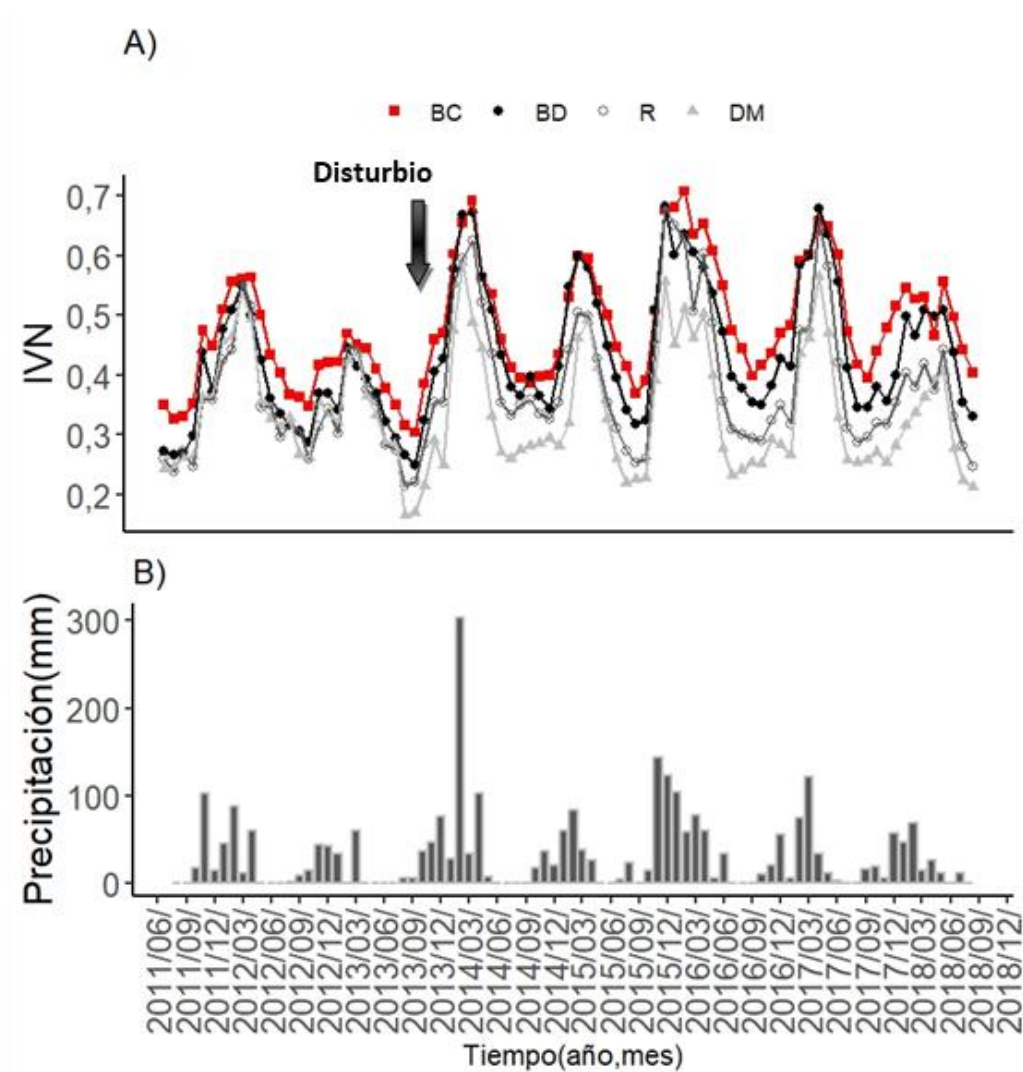


**Figura 2.5** Riqueza de especies y diversidad de la vegetación en el bosque conservado (BC), bosque degradado (DR), rolado (R) y desarbustado manual (DM). Las líneas continuas dentro del recuadro representan mediana, los triángulos representan el valor medio y el bigote superior es igual al valor máximo y el inferior es igual al valor mínimo. El borde superior de las cajas es igual al cuartil 95 y el borde inferior al 5° cuartil. Letras distintas representan diferencias significativas entre tratamientos ( $P < 0,05$ ) (prueba de Kruskal-Wallis) ( $n=4$ ). El bosque conservado no fue sometido al análisis estadístico.

### 2.3.2 Dinámica del IVN y parámetros estacionales

Las prácticas de remoción de arbustos modificaron la dinámica del IVN (Figura 2.6). En el rolado y desarbustado manual observamos una reducción significativa de la IA-IVN y de los valores máximos y mínimos del IVN, siendo esto más drástico en este último tratamiento (Cuadro 2.3). La longitud de la estación de crecimiento se redujo solo en el desarbustado manual, mientras que la fecha de finalización de la estación de crecimiento se adelantó con ambas prácticas de remoción. También encontramos que el CV-IVN fue mayor

en el rolado y el desarbustado manual que en el bosque degradado (Cuadro 2.3). Por otra parte, la variación interanual del IVN se asoció con la variación interanual de las precipitaciones (Figura 2.7); así, los valores más bajos de IVN se detectaron sobre todo durante 2014-2015 y 2017-2018, los períodos menos lluviosos durante el estudio.

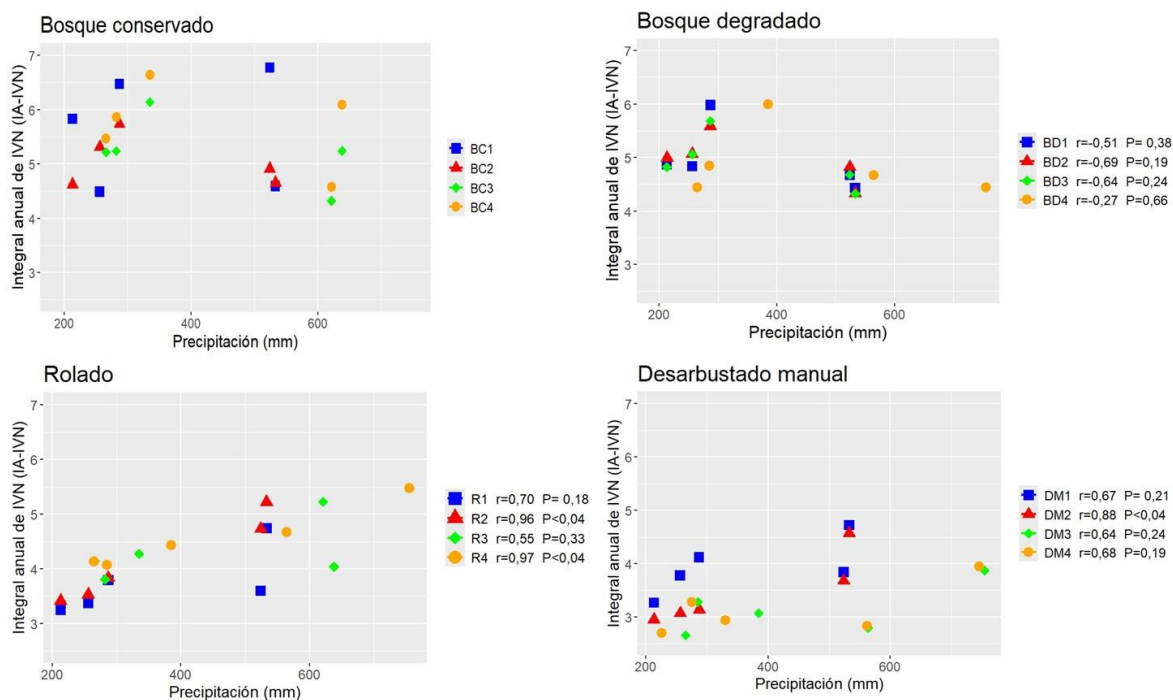


**Figura 2.6** (A) Dinámica del índice de vegetación de diferencia normalizada (IVN), valores medios en el bosque conservado (BC), bosque degradado (BD), rolado (R) y desarbustado manual (DM) (periodo 2011-2018). La flecha indica la fecha en la que se realizó el rolado y desarbustado manual. (B) Precipitación total mensual para el periodo 2011-2018. Los datos de precipitación fueron provistos por el área de Suelo, Agua y Clima del INTA EEA La Rioja y obtenidos del satélite TRMM de la plataforma Giovanni (<https://giovanni.gsfc.nasa.gov/giovanni/>).

**Cuadro 2.3** Valores medios ( $\pm$  d.e.) de los parámetros estacionales estimados a partir de series temporales del IVN (periodo 2013-2018) en el bosque conservado (BC), bosque degradado (BD), rolado (R) y desarbustado manual (DM). Letras distintas representan diferencias significativas entre tratamientos ( $P < 0,05$ ) (ANAVA con medidas repetidas en el tiempo). El bosque conservado no fue sometido al análisis estadístico.

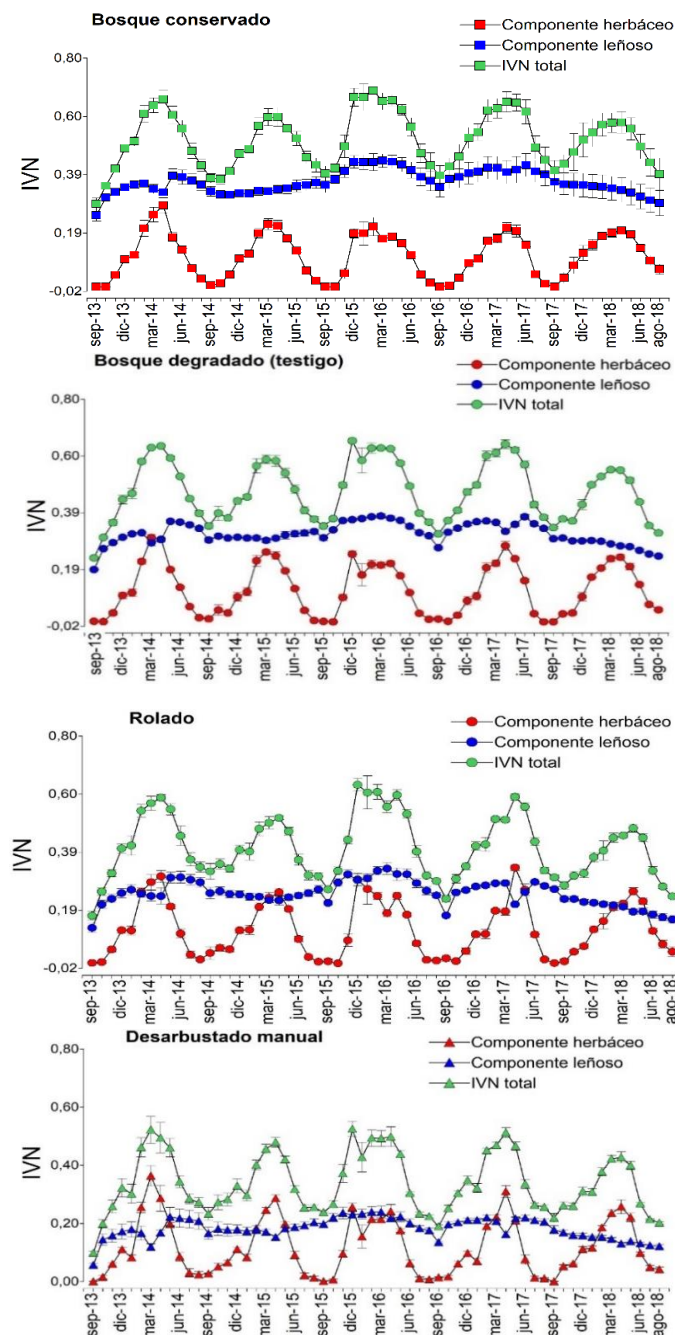
|                                             | Bosque conservado<br>(n=4) | Bosque degradado<br>(n=4) | Rolado<br>(n=4)       | Desarbustado manual<br>(n=4) | <i>P</i>                                                      |
|---------------------------------------------|----------------------------|---------------------------|-----------------------|------------------------------|---------------------------------------------------------------|
| Integral anual-IVN                          | 5,41 $\pm$ 0,49            | 4,93 $\pm$ 0,51a          | 4,19 $\pm$ 0,56b      | 3,43 $\pm$ 0,6c              | Tratamiento (<0,0002)<br>Año (0,0001)<br>Interacción (<0,001) |
| Inicio-estación de crecimiento              | 27 Oct $\pm$ 32 días       | 25 Oct $\pm$ 37 días      | 28 Oct $\pm$ 44 días  | 06 Nov $\pm$ 48 días         | Tratamiento (0,6046)<br>Año (<0,0001)<br>Interacción (0,6782) |
| Fin-estación de crecimiento                 | 01 Jul $\pm$ 15 días       | 23 Jun $\pm$ 26 días a    | 7 Jun $\pm$ 20 días b | 01 May $\pm$ 12 días c       | Tratamiento (0,0005)<br>Año (<0,0001)<br>Interacción (0,093)  |
| Longitud-estación de crecimiento            | 247 $\pm$ 25 días          | 241 $\pm$ 32 días a       | 223 $\pm$ 42 días a   | 176 $\pm$ 40 días b          | Tratamiento (0,0449)<br>Año (0,0317)<br>Interacción (0,2442)  |
| Fecha de máximo valor de IVN                | 18 Mar $\pm$ 34 días       | 18 Mar $\pm$ 33 días      | 15 Mar $\pm$ 38 días  | 23 Mar $\pm$ 31 días         | Tratamiento (0,4743)<br>Año (<0,0001)<br>Interacción (0,1703) |
| Max. valor anual de IVN                     | 0,63 $\pm$ 0,07            | 0,61 $\pm$ 0,07a          | 0,55 $\pm$ 0,1b       | 0,48 $\pm$ 0,09c             | Tratamiento (0,0011)<br>Año (0,0413)<br>Interacción (0,0078)  |
| Min. valor anual de IVN                     | 0,38 $\pm$ 0,03            | 0,33 $\pm$ 0,02a          | 0,28 $\pm$ 0,01b      | 0,23 $\pm$ 0,02c             | Tratamiento (<0,0001)<br>Año (0,0004)<br>Interacción (0,0896) |
| Amplitud                                    | 0,25 $\pm$ 0,01            | 0,28 $\pm$ 0,01           | 0,27 $\pm$ 0,01       | 0,25 $\pm$ 0,01              | Tratamiento (0,2512)<br>Año (0,0523)<br>Interacción (0,0426)  |
| Coefficiente de variación interanual de IVN | 9,05%                      | 10,34%                    | 13,36%                | 17,49%                       |                                                               |

Al analizar la relación temporal entre la IA-IVN y la precipitación (Figura 2.7), se observó una correlación positiva entre ambas variables en las parcelas de rolado y desarbustado manual, aunque fue significativa únicamente en dos parcelas del rolado y en una del desarbustado manual. En contraste, en las parcelas de bosque degradado y bosque conservado no se encontró correlación alguna.



**Figura 2.7** Correlación entre la integral anual de IVN (IA-IVN, integrado desde septiembre a agosto) y la precipitación total anual (acumulada de septiembre a agosto) en el bosque conservado (BC), bosque degradado (BD), rolado (R) y desarbustado manual (DM) (periodo 2013/2018). Los colores y las formas de los puntos indican el valor de la IA-IVN y la precipitación en cada parcela ( $n=4$ ) a lo largo del tiempo. Se muestran los valores de  $r$  y  $P$  en los casos en que la correlación fue significativa.

La desagregación de las series temporales en los componentes herbáceo y leñoso reveló que las prácticas de remoción de arbustos tuvieron un impacto significativo en la dinámica IVN (Figura 2.8). Tanto en el bosque conservado como en el bosque degradado, la señal leñosa se mantuvo constante a lo largo de todo el período de estudio, sin mostrar picos destacados, y siempre con valores superiores a los registrados en la señal herbácea. En contraste, en el rolado, la señal herbácea generó picos en el IVN que superaron incluso a los observados en la señal leñosa. Por otro lado, en el desarbustado manual, se observó una mayor intensidad en la señal herbácea en comparación con el resto de los tratamientos, y al mismo tiempo, una disminución en la señal leñosa.



**Figura 2.8** Valores medios ( $\pm$  E.E.) del índice de vegetación de diferencia normalizada (IVN) total y desagregado en el componente herbáceo y leñoso en el bosque conservado (BC), bosque degradado (BD), rolado (R) y desarbustado manual (DM) (periodo 2013/2018) ( $n=4$ ). Se aplicó el método de descomposición de series temporales (MODIS) de Lu et al. (2003).

El análisis de los parámetros estacionales del *componente herbáceo* (basado en la Figura 2.8) mostró que, tanto en el rolado como en el desarbustado manual, aumentaron

significativamente la IA-IVN y el valor máximo anual del IVN. Además, se adelantó la fecha de finalización de la estación de crecimiento. En el caso del desarbustado manual, también se adelantó la fecha de ocurrencia del valor máximo de IVN y se acortó la longitud de la estación de crecimiento (Cuadro 2.4).

**Cuadro 2.4** Valores medios ( $\pm$  d.e.) de los parámetros estacionales estimados a partir del *componente herbáceo* de series temporales de IVN desagregados mediante el método de Lu et al (2003) (periodo 2013-2018) en el bosque conservado (BC), bosque degradado (BD), rolado (R) y desarbustado manual (DM). Letras distintas representan diferencias significativas entre tratamientos ( $P < 0,05$ ) (ANAVA con medidas repetidas en el tiempo). El bosque conservado no fue sometido al análisis estadístico.

|                                             | Bosque conservado<br>(n=4) | Bosque degradado<br>(n=4) | Rolado<br>(n=4)        | Desarbustado manual<br>(n=4) | <i>P</i>                                                       |
|---------------------------------------------|----------------------------|---------------------------|------------------------|------------------------------|----------------------------------------------------------------|
| Integral anual-IVN                          | 1,18 $\pm$ 0,13            | 1,25 $\pm$ 0,07a          | 1,43 $\pm$ 0,12b       | 1,38 $\pm$ 0,13b             | Tratamiento (<0,0001)<br>Año (<0,0001)<br>Interacción (<0,001) |
| Inicio-estación de crecimiento              | 16 Nov $\pm$ 12 días       | 25 Nov $\pm$ 13 días      | 18 Nov $\pm$ 22 días   | 11 Nov $\pm$ 16 días         | Tratamiento (0,4016)<br>Año (<0,0001)<br>Interacción (0,0939)  |
| Fin-estación de crecimiento                 | 01 Jul $\pm$ 15 días       | 23 Jun $\pm$ 26 días a    | 7 Jun $\pm$ 20 días b  | 15 May $\pm$ 12 días c       | Tratamiento (0,0001)<br>Año (<0,0001)<br>Interacción (0,0533)  |
| Longitud-estación de crecimiento            | 227 $\pm$ 18 días          | 211 $\pm$ 23 días a       | 202 $\pm$ 19 días ab   | 185 $\pm$ 15 días b          | Tratamiento (0,0036)<br>Año (0,0572)<br>Interacción (0,1351)   |
| Fecha de máximo valor de IVN                | 11 Abr $\pm$ 14 días       | 16 Abr $\pm$ 13 días a    | 06 Abr $\pm$ 14 días a | 28 Mar $\pm$ 17 días b       | Tratamiento (0,0461)<br>Año (<0,0001)<br>Interacción (0,0558)  |
| Max. valor anual de IVN                     | 0,21 $\pm$ 0,04            | 0,23 $\pm$ 0,03a          | 0,28 $\pm$ 0,06b       | 0,29 $\pm$ 0,05b             | Tratamiento (0,0520)<br>Año (0,003)<br>Interacción (0,0052)    |
| Min. valor anual de IVN                     | 0,03 $\pm$ 0,01            | 0,04 $\pm$ 0,01           | 0,05 $\pm$ 0,01        | 0,02 $\pm$ 0,01              | Tratamiento (<0,061)<br>Año (0,0001)<br>Interacción (0,3304)   |
| Amplitud                                    | 0,18 $\pm$ 0,01            | 0,19 $\pm$ 0,04           | 0,23 $\pm$ 0,05        | 0,27 $\pm$ 0,05              | Tratamiento (0,0716)<br>Año (0,0612)<br>Interacción (0,0334)   |
| Coefficiente de variación interanual de IVN | 10,15%                     | 5,18%                     | 8,39%                  | 9,42%                        |                                                                |

## 2.4 Discusión

### 2.4.1 Efectos de las prácticas de remoción de arbustos en la cobertura, densidad, riqueza y diversidad de la vegetación

En concordancia con nuestra predicción, las prácticas de remoción de arbustos modificaron la composición botánica de la vegetación, especialmente en el tratamiento de desarbustado manual (menor riqueza, diversidad de especies, etc.). La dominancia pasó de especies arbóreas y arbustivas en el bosque degradado a pastos y arbustos en el tratamiento de rolado, y a una dominada por más de un 80% de pastos en el desarbustado manual (Figura 2.2). Sin embargo, se destaca que en este caso casi la totalidad de la cobertura de pastos estaba representada por *C. ciliaris* (Cuadro 2.1).

La elevada capacidad de regeneración del estrato arbustivo tras el rolado coincide con los resultados encontrados en arbustales del centro de Argentina (Steinaker et al. 2016). El rolado generalmente daña árboles juveniles porque no es selectivo y solo se conservan árboles maduros (Navall 2008). Sin embargo, a mediano plazo, observamos una densidad similar de plántulas y juveniles de árboles entre el rolado y el bosque degradado (Figura 2.4). A nivel de especie, los juveniles de *N. flexuosa* fueron los únicos que se vieron afectados por el rolado (Cuadro 2.2). El establecimiento de *C. ciliaris* probablemente aumentó la competencia con las plántulas y juveniles de especies de árboles en las primeras fases de la regeneración natural (Kunst et al. 2012). Como se ha observado en estudios anteriores, la remoción de arbustos y el aumento en la cobertura de una especie implantada pueden suprimir el establecimiento de las plántulas y reducir el crecimiento de juveniles de especies de árboles (Monegi et al. 2022).

La cobertura y densidad de arbustos se recuperó significativamente tras el rolado, pero no así con el desarbustado manual (Figura 2.2 y 2.4). En este último tratamiento, se encontró una menor riqueza de especies y diversidad de la vegetación que en el bosque degradado (Figura 2.5). En el desarbustado manual, solo las especies que contaban con bancos de semillas o plántulas pudieron formar parte de la sucesión secundaria, lo que condujo a una disminución drástica de la riqueza y diversidad de especies (Blanco et al. 2005; Marchesini 2011; Bravo et al. 2018). En el Chaco Seco, el rebrote basal es un mecanismo importante para que las especies leñosas puedan formar nueva biomasa aérea, y podría explicar por qué la densidad de arbustos en el rolado no cambió con respecto al bosque degradado (Figura 2.4). Durante la etapa de transición post-disturbio de remoción, se observó una notable recuperación en la cobertura y densidad de especies de arbustos con capacidad de rebrote, como *L. divaricata*. Sin embargo, tras la remoción manual de las plantas, *L. divaricata* fue reemplazada por *V. aroma*, un arbusto espinoso que se establece principalmente a partir del banco de semillas (Cuadro 2.1 y 2.2).

Los resultados indican que el desarbustado manual es más efectivo que el rolado en la reducción de las poblaciones de arbustos a mediano plazo. Sin embargo, es importante tener en cuenta que este tipo de control podría ser menos sostenible desde una perspectiva ecológica y generar efectos negativos en otros servicios ecosistémicos esenciales, más allá de mejorar y mantener a mediano plazo una alta disponibilidad de forraje para el ganado (Kunst et al. 2012). Bregaglio et al. (2001) encontraron que esta práctica de desarbustado, cuando se realiza de manera selectiva y se preservan especies forestales como *Aspidosperma quebracho-blanco*, puede incrementar la producción de pastos y la densidad de árboles en un 500% después de 10 años. A diferencia del desarbustado manual, el rolado presenta como

beneficio que incorpora una gran cantidad de residuos vegetales al suelo, aumenta su humedad y permite que ingrese más luz en los estratos inferiores de la vegetación, lo cual favorece a los pastos (Blanco et al. 2005; Kunst et al. 2012). Estos resultados evidencian tanto los beneficios como los costos asociados a la implementación de intervenciones selectivas en la vegetación del Chaco Seco, con el propósito de incrementar la producción de forraje (Boletta et al. 2006; Silberman, et al. 2015).

#### 2.4.2 Cambios en la dinámica del IVN y parámetros estacionales

Sobre la base de la evaluación del IVN, encontramos que las parcelas sin remoción de arbustos (bosque conservado y bosque degradado) presentaban una mayor biomasa verde en comparación con las parcelas donde se realizó el rolado y desarbustado manual (Figura 2.6). Además, esta diferencia también se observó en cuanto al rolado y desarbustado manual, siendo más bajos los valores de IVN en este último tratamiento. Es importante tener en cuenta que el IVN solo considera la fracción verde de la vegetación, por lo que no tiene en cuenta componentes como ramas, tallos leñosos, entre otros. Si se tuviera en cuenta la fracción no fotosintética, es probable que las diferencias en la biomasa entre tratamientos sean aún mayores (Marchesini 2011). Por otra parte, los valores más bajos de la IA-IVN observados en el rolado y el desarbustado manual, en comparación con el bosque degradado, pueden ser resultado de los cambios en la composición botánica de la vegetación (Cuadro 2.3). En este sentido, se ha demostrado que en los ecosistemas áridos una mayor cobertura, densidad y riqueza de especies vegetales se relaciona positivamente con la biomasa verde, la PPNA y el secuestro de carbono (Díaz y Cabido 2001; Flombaum y Sala 2008).

Históricamente, la tala indiscriminada de árboles en el Chaco Seco, junto con el aumento de la cobertura de arbustos y la disminución de los pastos nativos, han provocado un empobrecimiento general del ecosistema (Marchesini 2011). Se sabe que los árboles tienen una mayor capacidad para absorber radiación y convertirla eficientemente en producción primaria en comparación con muchos pastos perennes (Blanco 2017). Aunque la sustitución de la vegetación leñosa por pastos nativos o exóticos permite una mayor fracción de la PPNA aprovechable por el ganado, su valor total se reduce en comparación con los sistemas naturales, especialmente con respecto a los bosques nativos (Rueda et al. 2013). Nuestros resultados indican que los tratamientos de remoción de arbustos y la siembra de *C. ciliaris* mantienen la cobertura vegetal total y aumentan la disponibilidad de forraje para el ganado, pero no compensan la pérdida de biomasa verde, lo que también puede resultar en una menor PPNA. Como se comprobó en este capítulo, el tratamiento de desarbustado manual podría mantener a largo plazo una baja proporción de especies leñosas y una alta proporción de pastos, pero siempre con una biomasa verde inferior a la del bosque degradado y conservado (Figura 2.2 y 2.6).

El análisis del IVN mostró que las parcelas con una mayor proporción de especies leñosas (bosque conservado y bosque degradado) tenían valores más altos de IVN y un CV-IVN más bajo que las parcelas con remoción de arbustos (Cuadro 2.3). En concordancia parcial con los hallazgos de Marchesini (2011) y Steinaker et al. (2016), la remoción de arbustos mediante rolado no redujo la longitud del período de crecimiento, pero sí lo hizo con el desarbustado manual. Además, en ambos tratamientos de remoción, se redujeron la IA-IVN y los valores máximos y mínimos de IVN (Cuadro 2.3). Esto podría explicarse debido a que los arbustos y árboles suelen tener períodos de crecimiento más prolongados en

comparación con las especies de pastos. En general, la transición de la latencia al crecimiento y viceversa tiende a ser menos brusca en las especies leñosas que en los pastos (Bowers y Dimmitt 1994; Blanco 2017). Esto último también se corroboró al analizar el componente herbáceo derivado del método de desagregación de series temporales, donde observamos que en el rolado y desarbustado manual aumentaron significativamente la IA-IVN, el valor máximo anual del IVN y el CV-IVN, pero se adelantó la fecha de finalización de la estación de crecimiento (Cuadro 2.4). La mayor estabilidad en la dinámica del IVN observada en el bosque conservado y degradado podría estar relacionada con una menor dependencia de las precipitaciones por parte de las especies leñosas dominantes en esos bosques (Zerda y Tiedemann 2010). Las especies leñosas son generalmente menos dependientes de las precipitaciones debido a sus raíces profundas, que les permiten acceder al agua en los horizontes inferiores del suelo. En contraste, los pastos, con raíces menos profundas, experimentan pulsos de crecimiento ligados a las precipitaciones y a la humedad del suelo en los horizontes superiores (Schwinning y Sala 2004; Villagra et al. 2011; Ledesma 2020). Así, a medida que aumenta la diferencia estructural entre la vegetación autóctona (bosque conservado o degradado) y la vegetación sustituta, se producen cambios funcionales más significativos en el ecosistema, especialmente en relación con el ciclo del carbono y del agua (Volante et al. 2012; Steinaker et al. 2016; Magliano et al. 2016). En última instancia, una distribución más uniforme de la biomasa verde a lo largo del año proporciona una mayor estabilidad en el suministro de alimento para los animales silvestres, lo que destaca el papel clave que pueden desempeñar los sistemas dominados por especies leñosas en la conservación de los servicios ecosistémicos (Volante et al. 2012). Sin embargo, una alta proporción de ese alimento no es considerado como forraje para el ganado bovino, ya que su preferencia es baja (Ferrando et al. 2001). Esta situación plantea el desafío diseñar prácticas

de manejo de la vegetación que logren equilibrar la conservación de especies leñosas con la producción de forraje para el ganado bovino.

## 2.5 Conclusiones

Las prácticas de remoción de arbustos y la siembra de *C. ciliaris* aumentaron el forraje disponible para el ganado, pero disminuyeron la biomasa verde y modificaron su dinámica estacional. Los sistemas en los que predomina la especie implantada pueden ser menos estables y más dependientes de las precipitaciones que los sistemas dominados por árboles y arbustos, y también presentar cambios significativos en la composición botánica de la vegetación. Las respuestas también dependieron de la intensidad de las prácticas de remoción de arbustos. En este sentido, el rolado es una práctica más conservadora que el desarbustado manual, ya que mantiene la cobertura y densidad de arbustos, así como la producción de forraje. Sin embargo, es importante considerar que ambas prácticas dañan los adultos de especies de árboles como *A. quebracho-blanco* y *S. torquata*. Además, en el rolado se reduce significativamente la densidad de juveniles de *N. flexuosa*, una especie de árbol importante en la región desde el punto de vista ecológico y económico. Por otro lado, los resultados del análisis de la composición botánica de la vegetación indican que las prácticas de remoción estudiadas no promueven transiciones hacia estados deseables que puedan compatibilizar la conservación del ambiente (servicios ecosistémicos) con la producción ganadera, como podría ocurrir en los bosques conservados.

### Capítulo 3

#### Influencia de los tratamientos de remoción de arbustos en las propiedades físico-químicas del suelo



Micro depresiones generadas por rolo en un bosque degradado de La Rioja, Argentina.

### **Capítulo 3. Influencia de los tratamientos de remoción de arbustos en las propiedades físico-químicas del suelo**

#### **3.1 Introducción**

El aumento de la cobertura de arbustos registrada en los últimos 150 años ha conducido a debates globales sobre las posibles causas y consecuencias de este proceso (Van Auken 2000; D’Odorico et al. 2012). El cambio climático, el sobrepastoreo y otras causas antrópicas podrían ser sus principales impulsores (D’Odorico et al. 2012), mientras que sus consecuencias estarían relacionadas a cambios en la provisión de alimentos, el ciclo de nutrientes, y la eco-hidrología de los ecosistemas (Huxman et al. 2005). En regiones áridas, la pérdida de bosques nativos y el aumento de la abundancia de arbustos se asocia al concepto de degradación, lo que ha conducido al desarrollo de paradigmas de “erradicación” de arbustos (Eldridge y Soliveres 2014; Bestelmeyer et al. 2015). Sin embargo, este grupo funcional ofrece múltiples servicios ecosistémicos, incluso durante las etapas de la sucesión post-disturbio (Eldridge et al. 2015). En ambientes áridos, los arbustos amortiguan los efectos del sobrepastoreo y mantienen “islas de fertilidad”, reducen el escurrimiento del agua, favorecen la infiltración y moderan la pérdida de humedad (Stavi et al. 2008; Daryanto et al. 2013).

Las propiedades del suelo son indicadores cruciales de la sostenibilidad a largo plazo de los sistemas de producción (Coirini et al. 2017; Marquez et al. 2022). Las características del suelo están estrechamente relacionadas con las comunidades vegetales asociadas (Ordoñez et al. 2009). Por ejemplo, la disponibilidad de nutrientes del suelo es un factor clave en la determinación de la composición de especies en las comunidades vegetales. A su vez,

las plantas desempeñan un papel importante en la disponibilidad de nutrientes mediante retroalimentaciones en los ciclos de nutrientes (Ordoñez et al. 2009; Vaieretti et al. 2021). Los disturbios, como el fuego y el pastoreo, pueden alterar el patrón de distribución de la vegetación y modificar las propiedades del suelo al reducir la conectividad entre los parches de vegetación y aumentar las áreas con suelo descubierto (Stavi et al. 2008). Por otra parte, el ganado también puede desempeñar un papel importante en la modelación del suelo, ya que contribuye a la compactación y redistribución de nutrientes (Meglioli 2015). Las áreas de tránsito frecuente del ganado muestran una mayor densidad aparente del suelo, menor contenido de carbono orgánico y menos humedad en comparación con las áreas con poco o sin tránsito (Stavi et al. 2008; Magliano et al. 2023). Si bien se han estudiado los efectos individuales de la remoción de arbustos y del ganado, se ha prestado poca atención a los bosques en los que se combinan ambos factores (Daryanto et al. 2013).

Las reducciones drásticas en la cobertura de la vegetación suelen tener diversas consecuencias en el suelo, ya que pueden aumentar la tasa de escurrimiento del agua de lluvia, lo que a su vez provoca un incremento de la erosión y altera el balance hídrico general del ecosistema. Por otro lado, estos cambios pueden mejorar la estructura del suelo a corto plazo, pero también pueden generar problemas significativos de compactación a largo plazo. En el Chaco Árido existen pocos estudios que hayan evaluado los efectos a mediano plazo de las prácticas de remoción de arbustos, como el rolado y el desarbustado manual, en los indicadores generales de calidad del suelo (Marquez et al. 2022). En este sentido, existe una alta probabilidad de que se produzcan cambios en el suelo dependiendo del sitio ecológico (condiciones climáticas, vegetación, topografía, etc.), el tipo de disturbio (manual, mecánico, selectivo, no selectivo, con o sin siembra de pastos exóticos, etc.) y la escala temporal del

estudio (Kunst et al. 2003). Por lo tanto, las prácticas de remoción de arbustos requieren de una evaluación rigurosa no solo desde el punto de vista de la efectividad del control, sino también de las consecuencias en distintas escalas espaciales y temporales asociadas a la calidad del suelo (Somovilla Lumbreras et al. 2019; Marquez et al. 2022).

El objetivo de este capítulo (objetivo específico 2) fue explorar los efectos del rolado y desarbustado manual sobre las propiedades físico-químicas del suelo. La hipótesis y predicción asociada se detallan a continuación:

Hipótesis 2: a mediano plazo, las prácticas de remoción de arbustos y actividades asociadas alteran las propiedades físico-químicas del suelo (aumenta la compactación y disminuye la infiltración, la concentración de materia orgánica y el contenido de nutrientes), y este cambio depende del tipo de disturbio aplicado (rolado o desarbustado manual).

Predicción 2: en parcelas con remoción de arbustos, la resistencia mecánica y la densidad aparente aumentarán, mientras que se prevé una disminución en la tasa de infiltración, así como en la concentración de materia orgánica, carbono orgánico, nitrógeno total, fósforo total en comparación con el bosque degradado. Además, se espera que estos efectos sean más acentuados en el desarbustado manual que en el rolado.

### 3.2 Materiales y métodos

#### 3.2.1 Área de estudio

El área de estudio está ubicada en la región de Los Llanos de La Rioja, específicamente en la subregión de Afloramiento de Cerillos (Calella y Corzo 2006), que representa una expresión característica del Chaco Árido. Las parcelas de muestreo se sitúan al este de la ciudad de Chamental (30°21'38,41"-60°18'48,37") en campos ganaderos cercanos a la Ruta Nacional N° 38. Para obtener una descripción más detallada, se puede consultar el Capítulo 1 (introducción general).

#### 3.2.2 Diseño de los muestreos

Se estableció un diseño completamente aleatorizado con tres tratamientos y cuatro réplicas (parcelas) de cada uno. Los tratamientos fueron: bosque degradado sin remoción de arbustos (testigo), bosque degradado con remoción mecánica (en adelante “rolado”); bosque degradado con remoción manual de arbustos (“desarbustado manual”). Se usaron como testigo parcelas de bosque degradado cercanos a donde se aplicaron las prácticas de remoción de arbustos. También realizamos muestreos en parcelas aledañas al bosque menos disturbado (“bosque conservado”). Para obtener una descripción más detallada, se puede consultar el Capítulo 2 de la tesis.

#### 3.2.3 Caracterización de los tratamientos: cobertura de suelo desnudo, mantillo y vegetación

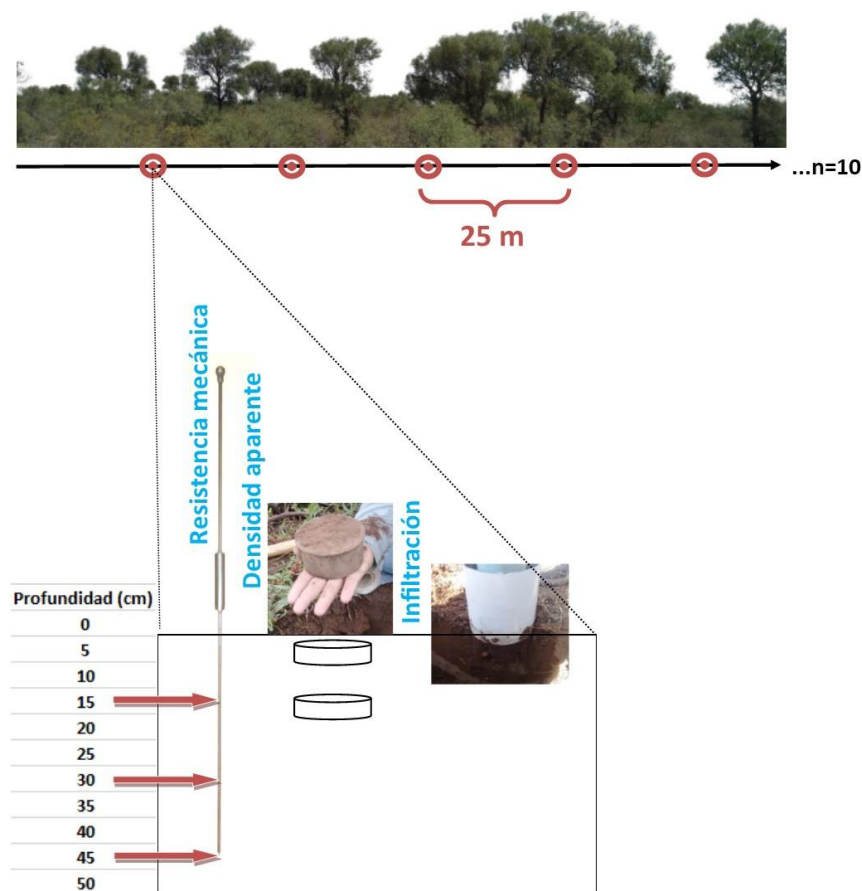
Basándonos en las mismas transectas del capítulo 2, donde se aplicó el método del Point Quadrat Modificado (Passera et al. 1983), estimamos la cobertura de la vegetación, el mantillo y el suelo desnudo. En cada parcela de los tratamientos (n=4), se establecieron tres

transectas lineales de 50 m de longitud para evaluar la cobertura de suelo desnudo, mantillo y vegetación. Se empleó una cinta métrica para marcar cada transecta y se utilizó una varilla graduada de 2 m colocada verticalmente para realizar intercepciones sistemáticas cada 0,50 m (100 puntos en total). En cada punto, se registró la presencia de suelo desnudo, mantillo o la cobertura de cada especie. La cobertura vegetal total se calculó sumando todos los puntos donde encontramos al menos una especie. En los casos donde hubo superposición entre el mantillo y la cobertura vegetal, se lo incluyo/considero como cobertura vegetal. Las mediciones se llevaron a cabo una única vez durante marzo-abril de 2019, al final de la estación de crecimiento 2018-2019.

#### 3.2.4 Medición de las propiedades físico-químicas del suelo

En cada parcela establecimos una transecta de 250 m con 10 puntos de muestreo, distanciados 25 m entre sí (Figura 3.1). Esta transecta se utilizó para realizar todas las mediciones de las propiedades fisicoquímicas del suelo. Se usó un penetrómetro de golpe modelo INTA Villegas para determinar la resistencia mecánica del suelo a las profundidades de 15, 30 y 45 cm (10 determinaciones/transecta/profundidad). Con el uso de cilindros de 298 cm<sup>3</sup> (9 cm de diámetro y 4,6 de alto) extrajimos muestras de suelo a las profundidades de 5 y 15 cm (10 determinaciones/transecta/profundidad) para determinar la densidad aparente, como el cociente entre el peso seco de la muestra y el volumen del cilindro (Grossman et al. 1968). La tasa de infiltración se determinó mediante el método del doble anillo, que consiste en enterrar en el suelo dos anillos de diferentes diámetros, llenarlos con agua y medir la variación de la altura del agua del anillo central a intervalos regulares de tiempo. Por limitaciones de trabajo solo se pudo medir esta variable en tres réplicas (10 determinaciones/transecta) (Wilson y Luxmoore 1988). Además, con el uso de barreno

extrajimos 10 sub-muestras de suelo (tomadas a 25 m de distancia entre puntos) a la profundidad de cero a 15 cm para generar una muestra compuesta que fue enviada al laboratorio, donde se determinó la concentración de materia orgánica, carbono orgánico (Método de digestión húmeda de Walkley y Black), nitrógeno total (semi-micro Kjeldahl), y fósforo total (Método de Bray-Kurtz) (1 muestra compuesta/parcela/4 réplicas/3 tratamientos). En este caso, las mediciones se realizaron una sola vez, entre junio y agosto de 2019 cuando el contenido de humedad del suelo era menor al 4 %.



**Figura 3.1** Esquema del muestreo de suelo para la determinación de las propiedades físico-químicas. Se detallan las estaciones de muestreo dispuestas a lo largo de una transecta con 10 puntos, separados por 25 m cada uno.

### 3.2.5 Análisis de datos

Usamos ANAVA de una vía para comparar la cobertura de suelo desnudo, mantillo y vegetación entre los tratamientos. Las variables físicas del suelo se evaluaron mediante ANAVA con medidas repetidas en el espacio para la resistencia mecánica (profundidades de 15, 30 y 45 cm) y la densidad aparente (profundidades de 5 y 15 cm); y con ANAVA de una vía para la tasa de infiltración. La profundidad, para la resistencia mecánica y la densidad aparente, se agregó al factor tratamiento, y se evaluó también su interacción. Las propiedades químicas del suelo (materia orgánica, carbono orgánico, nitrógeno total, fósforo total) se evaluaron mediante ANAVA de una vía. Examinamos de forma gráfica la normalidad y homogeneidad de varianzas de los residuos y usamos transformaciones de datos en los casos que no se cumplía con los supuestos del análisis. Los datos de resistencia mecánica y densidad aparente fueron transformados a  $\text{Ln}_{10}$ , y la tasa de infiltración a raíz cuadrada. Los datos se presentan en sus dimensiones originales en las figuras y el texto. El nivel de significancia fue de  $P < 0,05$  y se usó como prueba post hoc el test LSD de Fisher. El bosque conservado no fue sometido a ANAVA. Los análisis se realizaron con el software estadístico InfoStat v. 2018 (Di Rienzo et al. 2008).

## 3.3 Resultados

### 3.3.1 Caracterización de los tratamientos

Las prácticas de remoción de arbustos modificaron la proporción de suelo desnudo, mantillo y cobertura de la vegetación (Cuadro 3.1). En comparación con el bosque degradado, el tratamiento de rolado presentó una proporción significativamente mayor de suelo desnudo, mientras que el desarbustado manual mostró una proporción significativamente menor. En cuanto al mantillo, encontramos una proporción

significativamente mayor en el tratamiento de rolado, pero no se detectó un aumento significativo en el desarbustado manual, cuyos valores fueron similares a los del bosque degradado. La cobertura vegetal mostró diferencias significativas entre los tratamientos. En el caso del desarbustado manual, la cobertura de la vegetación alcanzó niveles superiores al 90%, mostrando un aumento significativo con respecto al bosque degradado. En contraste, en el tratamiento de rolado, la cobertura vegetal disminuyó significativamente en comparación con el bosque degradado, presentando valores de un 62%.

**Cuadro 3.1** Media  $\pm$  desvío estándar de la cobertura de suelo desnudo, mantillo y vegetación en el bosque conservado (BC), bosque degradado (BD), rolado (R) y desarbustado manual (DM). Letras distintas entre filas indican diferencias significativas ( $P < 0,05$ ), (LSD Fisher test post hoc). El bosque conservado no fue sometido a ANAVA.

|                                | <b>Bosque<br/>conservado</b><br>(n=4) | <b>Bosque<br/>degradado</b><br>(n=4) | <b>Rolado</b><br>(n=4) | <b>Desarbustado<br/>manual</b><br>(n=4) | <b>P</b> |
|--------------------------------|---------------------------------------|--------------------------------------|------------------------|-----------------------------------------|----------|
| Suelo desnudo (%)              | 9,25 $\pm$ 6,1                        | 13,25 $\pm$ 4,57 b                   | 21,50 $\pm$ 4 a        | 3,75 $\pm$ 1,5 c                        | 0,0001   |
| Mantillo (%)                   | 5,50 $\pm$ 4,2                        | 4,50 $\pm$ 3 b                       | 17,00 $\pm$ 9 a        | 5,50 $\pm$ 1 b                          | 0,0219   |
| Cobertura de la vegetación (%) | 85,25 $\pm$ 2,5                       | 82,25 $\pm$ 2.3 b                    | 61,50 $\pm$ 7 c        | 90,75 $\pm$ 2 a                         | <0,0001  |

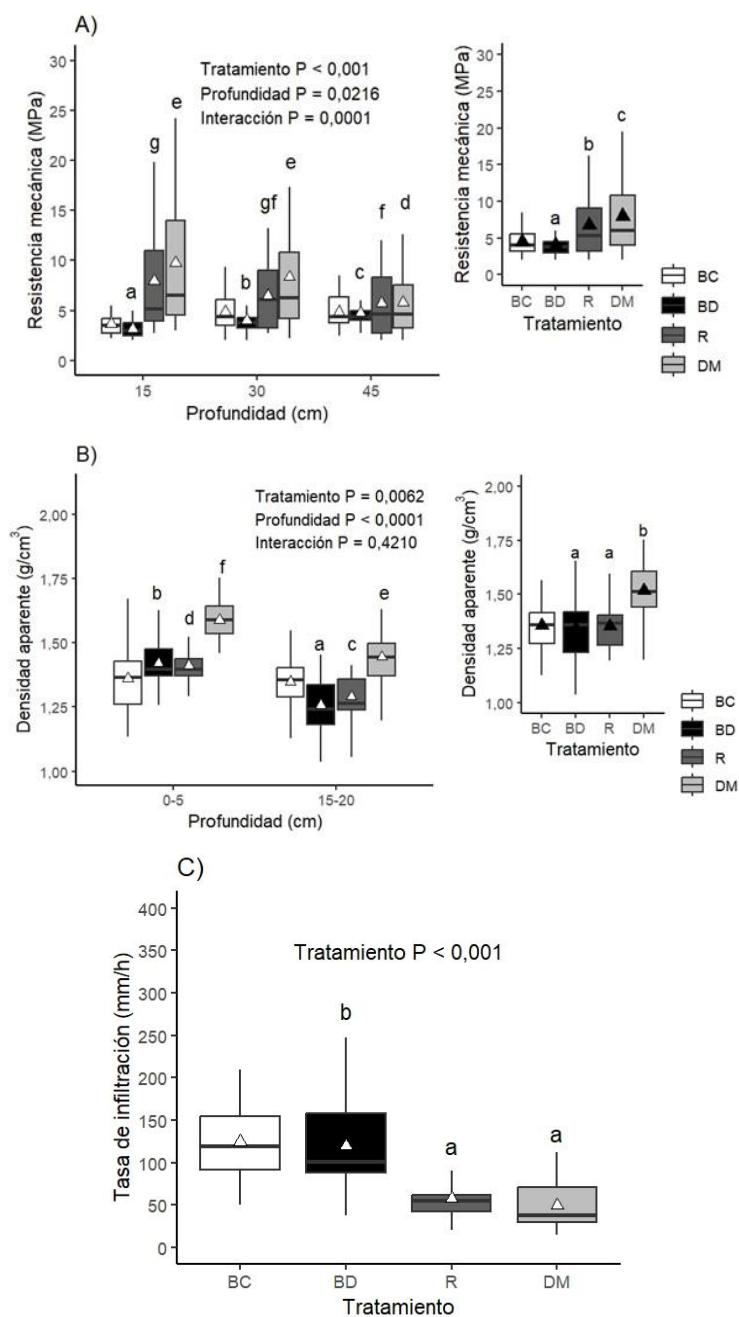
### 3.3.2 Efectos de las prácticas de remoción de arbustos en las propiedades físicas del suelo

Las prácticas de remoción de arbustos modificaron las propiedades físicas del suelo, pero no las químicas (Figuras 3.2 y 3.3). En cuanto a la resistencia mecánica, se encontró una interacción significativa entre los tratamientos y la profundidad ( $P < 0,0001$ ) (Figura 3.2 A). En el bosque degradado, se registró un aumento significativo de la resistencia mecánica con la profundidad, mientras que en el desarbustado manual y el rolado se observó un patrón inverso. Específicamente, en el tratamiento de rolado, la resistencia mecánica a una

profundidad de 15 cm fue significativamente mayor que a los 45 cm (Figura 3.2 A). En el desarbustado manual, la resistencia mecánica disminuyó significativamente a una profundidad de 45 cm, mientras que no se encontraron diferencias a los 15 cm y 30 cm.

Encontramos cambios significativos en la densidad aparente con los tratamientos de remoción de arbustos ( $P=0,0062$ ) y con la profundidad ( $P<0,0001$ ), pero no detectamos interacción entre ambos factores ( $P=0,4210$ ) (Figura 3.2 B). La densidad aparente en el desarbustado manual fue significativamente mayor al resto de los tratamientos. En todos los tratamientos, la densidad aparente disminuyó significativamente con la profundidad (Figura 3.2 B).

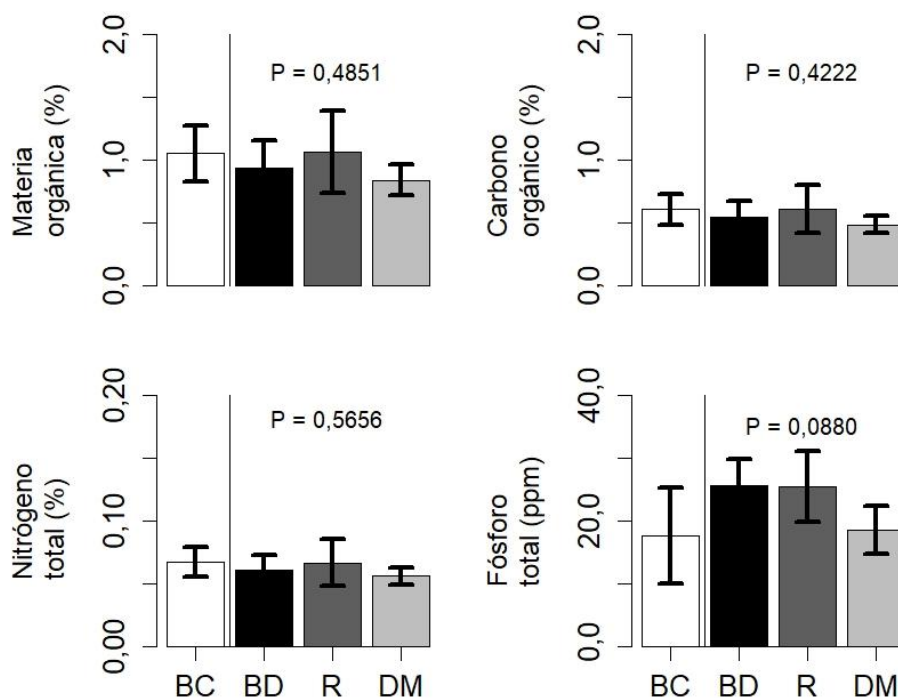
Por otra parte, la tasa de infiltración cambió con los tratamientos de remoción de arbustos ( $P<0,0001$ ) (Figura 3.2 C). Tanto en el rolado como en el desarbustado manual la infiltración fue significativamente más baja que en el bosque degradado. El valor medio de infiltración en el bosque degradado fue de 118 mm/h, mientras que en el rolado y en el desarbustado manual fue de 58 mm/h y de 50 mm/h, respectivamente. El bosque conservado, por su parte, presentó el valor medio más alto de infiltración (124 mm/h).



**Figura 3.2** Propiedades físicas del suelo: A) resistencia mecánica; B) densidad aparente; y C) tasa de infiltración básica en el bosque conservado (BC), bosque degradado (BD), rolado (R) y desarbustado manual (DM). Letras diferentes representan diferencias significativas entre tratamientos ( $P < 0,05$ ), (LSD Fisher test post hoc) ( $n=4$ ). Los datos de resistencia mecánica y densidad aparente fueron transformados a  $\text{Ln}_{10}$ , y la tasa de infiltración a raíz cuadrada. Esta última variable fue medida en tres parcelas ( $n=3$ ). El bosque conservado no fue sometido al análisis estadístico. Las líneas sólidas dentro de las cajas representan la mediana, los triángulos la media, y el bigote superior el valor máximo y el inferior el valor mínimo.

### 3.3.3 Efectos de la remoción de arbustos en las propiedades químicas del suelo

Con relación a las propiedades químicas del suelo, no encontramos diferencias significativas al comparar los valores medios de la concentración de materia orgánica, carbono orgánico y nitrógeno total entre los tratamientos ( $P=0,4851$ ;  $P=0,4522$ ;  $P=0,5656$ ; respectivamente) (Figura 3.3). Sin embargo, los valores más altos en todos los casos se registraron en el rolado. La concentración de fósforo tampoco se modificó con las prácticas de remoción de arbustos ( $P=0,0880$ ), pero hubo una tendencia no significativa a ser mayor en el rolado, que a su vez mostró un valor similar al del bosque degradado (25,4 ppm vs 25,7 ppm).



**Figura 3.3** Propiedades químicas del suelo: concentración de materia orgánica (%), carbono orgánico (%), nitrógeno total (%) y fósforo total (ppm) en el bosque conservado (BC), bosque degradado (BD), rolado (R) y desarbustado manual (DM). ( $P < 0,05$ ), (LSD Fisher test post hoc) ( $n=4$ ). El bosque conservado no fue sometido al análisis estadístico. Las barras indican valores medios y las líneas el desvío estándar.

### 3.4 Discusión

En este capítulo observamos que las prácticas de remoción de arbustos modificaron las propiedades físicas del suelo, pero conservaron las químicas, lo que coincidió parcialmente con nuestras predicciones (Figuras 3.2 y 3.3). En el rolado la cobertura de suelo desnudo y mantillo aumentó con respecto al bosque degradado, pero hubo una reducción de la cobertura de la vegetación (Cuadro 3.1). A diferencia de esto, en el desarbustado manual, el suelo estuvo más cubierto y no se detectaron cambios en la proporción de mantillo. Posiblemente, la recuperación de especies leñosas en el rolado, junto con la intensificación del pastoreo, generó la pérdida de cobertura de la especie implantada (*Cenchrus ciliaris*), la cual es dominante en el desarbustado manual y mantiene niveles de cobertura por encima del 80% (Capítulo 2).

Como se esperaba, en el rolado y desarbustado manual hubo una mayor resistencia mecánica y densidad aparente del suelo (0-30 cm) y menor tasa de infiltración (Figura 3.2). Estos resultados coinciden con lo encontrado en rolados de un año de antigüedad en Santiago del Estero (Kunst et al. 2003) y de más de 20 años en San Luis (Magliano et al. 2017). Probablemente, el elevado peso de la maquinaria aumente la compactación del suelo, aunque inicialmente suele generar también efectos beneficiosos por el paso del implemento. Es decir, el rolo puede compactar el suelo y contrarrestar el efecto beneficioso de la mayor densidad de raíces de la especie implantada (Kunst et al. 2003; De Baets et al. 2007), pero a la vez crea micro-depresiones donde el agua se infiltra con mayor facilidad durante los primeros años (Kunst et al. 2003). En nuestro estudio, las parcelas con remoción de arbustos tienen un sistema pastoreo rotativo en los que *C. ciliaris* es consumido en verano, coincidente con las precipitaciones (Blanco et al. 2005), por lo que el efecto combinado del suelo húmedo y el

pisoteo simultáneo de los animales también podría ser un factor que contribuya al aumento de la compactación del suelo (Chaichi et al. 2005). En el desarbustado manual, también observamos un aumento significativo en la densidad aparente del suelo con respecto al resto de los tratamientos, lo cual estaría asociado a la pérdida de estructura, porosidad, aireación, etc. En este sentido, la incorporación de hojarasca al suelo es fundamental para mantener dichos atributos (Silberman et al. 2015; Villarino et al. 2017; Vaieretti et al. 2021). En contraste con el rolado, en el desarbustado manual los restos vegetales son quemados, lo cual implica una escasa incorporación de hojarasca, que podría traducirse en cambios en la estructura del suelo y en la fertilidad potencial (Navall 2011; Somovilla Lumbreras et al. 2019).

En contraposición a nuestras predicciones no encontramos cambios en la concentración de nutrientes del suelo en los tratamientos de remoción de arbustos (Figura 3.3). Según Carranza et al. (2012), la incorporación de materia orgánica podría no reflejarse en la fertilidad del suelo, al menos durante los primeros 3 años, debido a la ralentización de los procesos de descomposición en regiones áridas. Nuestros resultados sugieren que lo mismo sería extensivo a periodos mayores, de 5 o 10 años. Si bien el rolado incorpora gran cantidad de restos vegetales, la mayoría son leñosos (broza no foliar) y de lenta descomposición (Steinaker et al. 2016; Pérez-Harguindeguy et al. 2022), por lo que favorecen la formación de sustancias húmicas y contribuyen a la fertilidad del suelo a largo plazo (Carranza et al. 2012; Conti et al. 2016). La broza contiene entre un 11 y 30 % de restos leñosos, que se caracterizan por un alto contenido en lignina (Harmon et al. 2020), por lo que podrían permanecer intactos durante varios años después de un rolado, y no repercutir en la fertilidad del suelo a corto y mediano plazo (Adema et al. 2004). Concordantemente con nuestros

resultados, en rolados de Santiago del Estero el contenido de carbono orgánico del suelo no cambió luego de 3 años (Anriquez et al. 2005). Sin embargo, en otros sitios ecológicos se observó que rolados de 16 años tenían un 13 % más de carbono y un 20 % más de nitrógeno total que los bosques usados como testigo (Somovilla-Lumbreras et al. 2019). En los rolados, a la alta incorporación inicial de restos vegetales le sigue la sucesión de la vegetación (ej. incorpora nueva hojarasca) y también procesos de descomposición y humificación que pueden tardar décadas (Somovilla-Lumbreras et al. 2019). No obstante, hay evidencias de que durante los dos primeros años post-rolado la alta incorporación de restos orgánicos promueve la mineralización y consecuentemente el aumento de la disponibilidad de carbono y nitrógeno. Dicho efecto sería de corto plazo, y se reduce aún más cuando se siembran especies de pastos exóticos de géneros como *Megathyrsus* o *Cenchrus*, que una vez establecidos tienen una alta demanda nutricional (Anriquez et al. 2008).

La eliminación masiva de especies leñosas y la dominancia de pastos puede tener diversas implicancias en las propiedades ecosistémicas (Marquez et al. 2022; Pérez-Harguindeguy et al. 2022). Por ejemplo, la eliminación de arbustos (y árboles) reduce la cantidad de hojarasca aportada al suelo y modifica su calidad, pero también afecta el microclima, que es determinante para su descomposición (Pérez-Harguindeguy et al. 2022). Inicialmente, las prácticas como el rolado aumentan el albedo (Marchesini et al. 2015) y la actividad de los descomponedores, que generan procesos de mineralización o inmovilización dependiendo de la relación C:N del sustrato (Anriquez et al. 2008), y consecuentemente hacen variar la cantidad de carbono y otros nutrientes del suelo (Silberman et al. 2015; Anriquez et al. 2018). La concentración similar de nutrientes entre los tratamientos evaluados podría indicar la existencia de procesos equilibrados entre la mineralización e

inmovilización, tal como se encontró en sistemas silvopastoriles y con manejo campesino tradicional del Chaco Árido (Marquez et al. 2022). Así, mantener una fisonomía con escasa cobertura de leñosas implicaría una disminución del almacenamiento de carbono a largo plazo por el bajo aporte de hojarasca y el aumento de la respiración de suelo (Conti et al. 2016). En este sentido, el diseño de nuevas prácticas de intervención en la vegetación, como el rolado de baja intensidad (RBI) y el desmonte selectivo junto con la implementación de prácticas de manejo como regulación de la carga ganadera, clausuras temporarias y descansos del pastoreo, podrían mantener una estructura forestal a largo plazo, mejorar la oferta de forraje y conservar la calidad del suelo (Kunst et al. 2016; Cotroneo et al. 2021).

En el Chaco Árido las prácticas de remoción de arbustos reducen la abundancia de leñosas y aumentan la oferta de forraje por la dominancia de pastos exóticos sembrados (Blanco et al. 2005; Capítulo 2), lo que a su vez se traduce en cambios en las propiedades del suelo (Magliano et al. 2016). En bosques de Australia, se ha comprobado que las diferencias en la infiltración entre parches de pastos y parches de arbustos puede ser menos significativa desde el punto de vista eco hidrológico, que las diferencias con los inter-parches de suelo desnudo (Eldridge y Soliveres 2014). En este sentido, la copa y los tallos de especies leñosas modifican su entorno físico e incluso biológico a través de la intercepción del agua de lluvia y del aporte de materia orgánica al suelo (Daryanto et al. 2013; Eldridge y Soliveres 2014). En nuestro estudio no analizamos las diferencias en las propiedades físico-químicas del suelo entre los micrositios de un mismo tratamiento, pero este tipo de análisis podría mejorar sustancialmente nuestra comprensión sobre los efectos de la remoción de árboles y arbustos en bosques con ganadería. Por ejemplo, en desmontes manuales selectivos del Chaco Árido se observó que las copas de los árboles de *N. flexuosa* mejoran las condiciones del suelo por

el aporte de mantillo, lo que a su vez aumenta la tasa de infiltración y conserva la humedad del suelo (Karlin et al. 2021). También, las especies abundantes en la región como *L. divaricata* crean parches fértiles y regulan la intercepción del agua de lluvia mediante la redistribución a través del flujo de los tallos y la evaporación directa de las hojas (Magliano et al. 2019). Para las mismas parcelas evaluadas, el Capítulo 2 mostró que el desarbustado manual eliminó totalmente las plantas de *L. divaricata* y dejó solo algunos árboles maduros de *N. flexuosa*, lo cual podría explicar parcialmente los cambios físicos del suelo. Por otra parte, la falta de evidencia de cambios en la concentración de nutrientes podría estar asociada a diversos factores. Por ejemplo, a que la alta producción de raíces de *C. ciliaris* compense el aporte de materia orgánica que se pierde por la eliminación de leñosas; o que, a pesar de la alta tasa de descomposición de la materia orgánica de los pastos, no aumente la fertilidad por partir de una situación de alta degradación. En los bosques con escasa cobertura herbácea inicial (pre-disturbio), los procesos se vuelven más lentos a pesar del aumento de la cobertura de pastos, y los nutrientes como el carbono orgánico podrían ser menos sensibles a los cambios en la cobertura a corto o mediano plazo (Coirini et al. 2017). En bosques semiáridos, se encontró que la alta producción de raíces de los pastos puede compensar el aporte de nitrógeno contenido en la hojarasca de bosques caducifolios que han sido eliminados (Steinaker y Wilson 2005). Sin embargo, en ambientes degradados del Chaco Árido, el aumento de la producción de pastos por la siembra de especies megatérmicas, post-desmante manual, no aumentó la fertilidad del suelo (Coirini et al. 2017).

### 3.5 Conclusiones

Las prácticas de remoción de arbustos y siembra de *C. ciliaris* modificaron a mediano plazo las propiedades físicas del suelo, resultando en un incremento de la compactación en la capa superficial. Esto se evidenció mediante un aumento en la resistencia mecánica y en la densidad aparente del suelo, así como una disminución significativa en la tasa de infiltración, especialmente en el tratamiento de desarbustado manual. Por otra parte, la cobertura de la vegetación se redujo significativamente en el rolado, mientras que el desarbustado manual mostró un patrón inverso. Además, en el rolado se incrementó significativamente la proporción de mantillo. Si bien nuestros resultados muestran que no se produjeron cambios en la concentración de nutrientes del suelo, posiblemente por una compensación del contenido de materia orgánica que realiza el rolado y por la alta producción de raíces de *C. ciliaris* en el desarbustado manual, los efectos podrían cambiar a largo plazo.

## Capítulo 4

Efectos de la remoción de arbustos en las especies leñosas: espectro foliar, defensas físicas y estrategias de regeneración post-disturbio



Detalle de la espinescencia de *Strombocarpa torquata* en un rolado de Los Llanos de La Rioja, Argentina.

## Capítulo 4. Efectos de la remoción de arbustos en las especies leñosas: espectro foliar, defensas físicas y estrategias de regeneración post-disturbio

### 4.1 Introducción

En el extremo más austral del Chaco Seco (Chaco Árido), las prácticas de remoción de arbustos han llevado a cambios en la abundancia de las bioformas vegetales, lo cual tiene un impacto significativo en el funcionamiento del ecosistema. Estos cambios se deben a las alteraciones en las características de las plantas de la comunidad y en la forma en que captan y distribuyen los recursos disponibles (Díaz y Cabido 2001; Conti et al. 2018). Hasta ahora, los estudios en esta región se han centrado en evaluar la disponibilidad de forraje para el ganado y en examinar atributos estructurales de la vegetación, para determinar los efectos de las prácticas de remoción de arbustos (Ferrando et al. 2001; Blanco et al. 2005; Garay y Agüero 2018). Sin embargo, no se han tenido en cuenta posibles cambios funcionales. En este sentido, durante las últimas tres décadas, el surgimiento de la *diversidad funcional*, amplió el enfoque tradicional de los estudios florísticos (Calow 1987; Díaz et al. 1999; Salgado Negret 2016) y permitió describir a las especies por sus características biológicas a través de la medición de rasgos individuales (Violle et al. 2007). La combinación de los estudios de rasgos y los florísticos han mejorado las predicciones sobre los efectos de disturbios en las propiedades y servicios ecosistémicos, aunque a nivel global solo han sido aplicados a una gama limitada de ecosistemas (Díaz et al. 1999; Chapin et al. 2000; Díaz y Cabido 2001; Lavorel y Garnier 2002; Kattge et al. 2011; Funk et al. 2017).

A nivel regional y global, se ha demostrado que los cambios en los rasgos de las plantas están influenciados por filtros climáticos (Lavorel y Garnier 2002; Vaieretti et al. 2021). Sin

embargo, a escala local, estos cambios pueden ser atribuidos al efecto de actividades humanas (Carbone y Aguilar 2016; Trigo 2018). Según la literatura, disturbios como el fuego o el pastoreo pueden tener un impacto significativo en los rasgos de las plantas (Carbone y Aguilar 2016; Trigo 2018; Del Corro 2023). En particular, los rasgos foliares se han utilizado como indicadores de las estrategias de uso de los recursos de las plantas (Díaz et al. 1999). Las correlaciones entre los rasgos del espectro foliar, que equilibran los costos de construcción de la hoja con el potencial de crecimiento, definen dos estrategias ecológicas contrastantes: conservativas y adquisitivas (Díaz et al. 2016). Las plantas con síndrome "adquisitivo" se caracterizan por tener un área foliar específica elevada, bajo contenido de materia seca foliar y alta concentración de nitrógeno foliar, mientras que ocurre lo contrario en plantas con el síndrome "conservativo" (Wright et al. 2004; Salgado Negret et al. 2016). Por lo tanto, la posición en el eje continuo conservativo-adquisitivo influirá en la aptitud individual (fitness) de las plantas y en el desarrollo de los procesos ecosistémicos (Violle et al. 2007; Díaz et al. 2016).

En las plantas leñosas, se ha observado que, más allá de los cambios en el síndrome foliar, pueden existir cambios arquitectónicos, incluida la presencia de espinas, como una estrategia para limitar el consumo de hojas por herbívoros (Tomlinson et al. 2016). Estas respuestas también serían comunes frente a disturbios de mayor magnitud, donde las plantas tienden a aumentar la espinescencia (Schindler et al. 2004). Aunque se han identificado posibles compromisos entre la posesión de hojas adquisitivas y el desarrollo de espinas, se reconoce que es factible combinar ambas características, lo que permitiría un mejor aprovechamiento de los productos de la fotosíntesis (Gorné et al. 2021; Armani et al. 2019). Por ejemplo, en especies del género *Neltuma* se ha observado que las hojas más palatables

(más adquisitivas) están más protegidas por espinas que las hojas menos palatables (Gorné 2021). Del Corro (2022) observó un patrón de defensa física similar en especies de arbustos de bosques rolados en Santiago del Estero. Sin embargo, es posible que las especies con diferentes tipos de espinas (ej. espinas caulinarias, foliares, etc.) estén asociadas a diferentes extremos del espectro foliar debido a las implicancias divergentes que tienen en la morfología y fisiología de la hoja (Armani et al. 2020).

Los estudios de rasgos de plantas también enfatizan la necesidad de considerar la variación intraespecífica que se origina de la plasticidad fenotípica y la variación genética (Valladares et al. 2007; Albert et al. 2011; Fajardo y Piper 2011; Münzbergová et al. 2017). Los ecólogos generalmente consideran que las especies están representadas por valores medios de los rasgos, bajo la suposición de que hay más variación entre especies que dentro de ellas (ej. enfoque de campo medio) (Albert et al. 2010; Hulshof y Swenson 2010; De Bello et al. 2011; Bolnick et al. 2011). Más recientemente, las distribuciones multivariadas han sido utilizadas para representar los rasgos de las especies en estudios de ecología funcional (Albert et al. 2010; Violle et al. 2012). Estas distribuciones no solo han determinado cómo se estructura la variabilidad inter e intraespecífica, sino también su contribución relativa a la variación de esos rasgos (Messier et al. 2010; Albert et al. 2011; Bolnick et al. 2011). A escalas amplias, ya sean organizativas o espaciales, se reconoce que la variabilidad interespecífica es mayor que la intraespecífica, pero a escala local estas relaciones pueden cambiar sustancialmente por el efecto de los disturbios antrópicos (Albert 2011; Siefert et al. 2015). En este sentido, los disturbios de alta frecuencia a menudo cambian la composición de especies, mientras que los de baja frecuencia aumentan la variabilidad intraespecífica (Jung et al. 2014; Siefert y Ritchie 2016).

Los antecedentes muestran que las especies leñosas de los bosques chaqueños experimentan cambios en los rasgos foliares y en la expresión de las defensas físicas, como el aumento en la densidad de espinas en respuesta a la herbivoría o al fuego (Trigo 2018; Del Corro 2022). Sin embargo, se desconoce cómo varían esos rasgos frente a otros tipos de disturbios en expansión, como el control mecánico de arbustos. Recientes estudios encontraron que prácticas como el rolado no cambian la diversidad y composición de plantas leñosas (Steinaker et al. 2017; Rejžek et al. 2017); no obstante, sí podrían desencadenarse ajustes en ciertos rasgos de las plantas afectadas. Por ejemplo, se ha documentado que la densidad de tallos leñosos aumenta en los bosques talados, aunque sólo para clases diamétricas pequeñas (Tálamo y Caziani 2003). Así, el historial de disturbios determina cambios funcionales en la vegetación, que pueden deberse al reemplazo de especies, la modificación de su abundancia, el ajuste de sus rasgos o una combinación de ellos (Díaz et al. 1999; Lepš et al. 2011; Taudiere y Violle 2016). En este contexto, determinar la contribución relativa de la variabilidad intraespecífica e interespecífica en la variación de los rasgos de las plantas puede ser fundamental para comprender cómo responden a los cambios en su entorno y evaluar su capacidad de resiliencia (De Bello et al. 2011; Lipoma et al. 2016).

Por otra parte, en la región chaqueña se han realizado investigaciones enfocadas en la regeneración de especies leñosas en respuesta a los disturbios causados por la habilitación de tierras para la ganadería, tales como el rolado, el fuego y la combinación de ambos. Dichos estudios se han centrado tanto en la estrategia de rebrote como en la regeneración sexual de las especies (Barchuk et al. 2006; Bravo et al. 2018). Sin embargo, durante mucho tiempo, la persistencia (capacidad de sobrevivir y mantenerse en un ecosistema a lo largo del tiempo) ha sido estudiada preferentemente desde el punto de vista del reclutamiento (proceso

mediante el cual nuevas plantas se integran y establecen en una comunidad o población vegetal), poniendo énfasis en el banco de semillas y plántulas, así como en la dispersión y germinación. Más recientemente, se ha incorporado el papel del rebrote en la persistencia de las especies leñosas sometidas a distintos tipos de disturbios de remoción (Bond y Midgley 2001; Bravo et al. 2018; Jaureguiberry et al. 2020). Los antecedentes destacan que las especies leñosas poseen mecanismos de rebrote (ej. capacidad de almacenar reservas en lignotubérculos), que les permite avanzar en la sucesión post-disturbio (Chapin et al. 1990).

El rebrote es una respuesta común de las plantas frente a distintos niveles de disturbios, pero su capacidad puede variar entre especies y comunidades (Lloret et al. 2005; Del Corro 2022). Además, factores como la productividad del sitio ecológico también pueden influir en esta capacidad. En general, los disturbios de baja frecuencia no estimulan el rebrote de las plantas, ya que en tales situaciones producir órganos de almacenamiento no es viable desde un punto de vista económico y limitaría innecesariamente el crecimiento (Barchuk et al. 2006a). El rebrote permite la reposición inmediata del tejido y la restauración del genotipo original; por ello, cuando la destrucción de la biomasa aérea ocurre con alta frecuencia, esta estrategia puede convertirse en el principal modo de regeneración (James 1984). En las especies leñosas del Chaco Árido, la formación de estructuras de regeneración vegetativa durante la ontogenia se ha relacionado con ocurrencia repetida de incendios o prolongados periodos de sequía a lo largo de su evolución (Barchuk et al. 2006a). En bosques disturbados es fundamental determinar si la recuperación de la vegetación proviene principalmente del banco de semillas del suelo o de rebrotes de diferentes porciones de las plantas (Bellingham y Sparrow 2000; Barchuk et al. 2006a; Lipoma et al. 2017). En este sentido el equilibrio entre el rebrote y la regeneración por semillas (siembra) también está influenciado por la

productividad del sitio ecológico (ej. fertilidad del suelo) (Bellingham y Sparrow 2000). En general, en los sitios menos fértiles y con baja precipitación, las plantas leñosas se regeneran principalmente por medio del rebrote. En cambio, en los sitios húmedos y más fértiles, la regeneración se realiza a través de semillas. Es decir, los sitios menos productivos fomentan la acumulación de reservas subterráneas, las cuales permiten el rebrote después de un disturbio (Chapin 1990; Kruger et al. 1997; Bellingham y Sparrow 2000).

En el Chaco Seco, aunque se avanzó en estudios sobre la regeneración vegetativa por la estrategia de rebrote y por vía sexual, esta última enfocada en el estudio de bancos de semillas (Bravo et al. 2018), aún es necesario profundizar en las respuestas frente a disturbios mecánicos y manuales de remoción de arbustos, ya que la mayoría de las investigaciones se ha enfocado en incendios forestales (Bravo et al. 2018; Jaureguiberry et al. 2020; Bravo 2022).

El objetivo de este capítulo (objetivo específico 3) fue estudiar los efectos del rolado y del desarbustado manual en los rasgos funcionales de las especies leñosas, asociados al espectro foliar, las defensas físicas y las estrategias de regeneración de la biomasa aérea (semillas vs. rebrotes). La hipótesis y predicción asociada se detallan a continuación:

Hipótesis 3: a mediano plazo, las prácticas de remoción de arbustos modifican el espectro foliar de las especies leñosas y conducen a una comunidad dominada por estrategias más adquisitivas, con mayor presencia de defensas físicas (espinescencia y arquitectónica) y mayor proporción de individuos originados a partir de rebrotes.

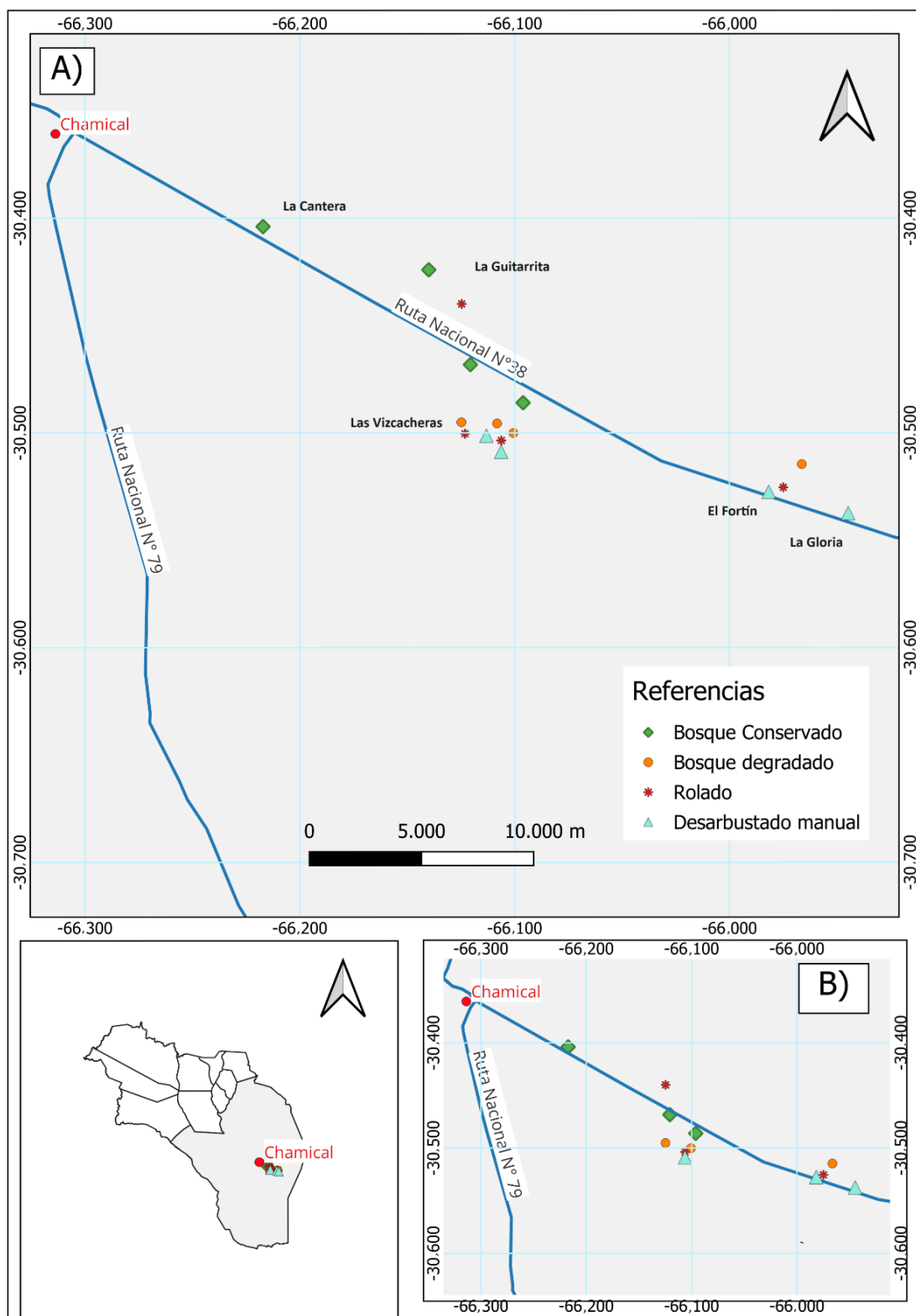
Predicción 3: en parcelas con remoción de arbustos, se espera encontrar plantas con síndrome foliar más adquisitivo (mayor área foliar específica y menor contenido de materia seca foliar), mayor densidad y longitud de espinas, mayor número de tallos basales y

ramificaciones en comparación con plantas de la misma especie presentes en parcelas de bosque degradado. Además, se prevé que en las parcelas con remoción de arbustos haya una mayor proporción de plantas y especies leñosas que priorizan la regeneración vegetativa (especies rebrotadoras, “*resprouters*”) sobre la reproductiva. Se espera que este patrón varíe entre las parcelas del rolado y del desarbustado manual. En el caso del rolado, se anticipa una mayor proporción de plantas y especies leñosas que priorizan la regeneración vegetativa, mientras que ocurre lo inverso en el desarbustado manual (mayor cantidad de plantas y especies semilladoras, “*seeders*”).

## 4.2 Materiales y métodos

### 4.2.1 Área de estudio

El área de estudio está ubicada en la región de Los Llanos de La Rioja, específicamente en la subregión de Afloramiento de Cerillos (Calella y Corzo 2006), que representa una expresión característica del Chaco Árido. Las parcelas de muestreo se sitúan al este de la ciudad de Chamental (30°21'38,41"-60°18'48,37") en campos ganaderos cercanos a la Ruta Nacional N° 38. Para obtener una descripción más detallada, se puede consultar el Capítulo 1 (introducción general).



**Figura 4.1** Localización del área de estudio y distribución de las parcelas con distintos tratamientos en el centro de Argentina, sur de la provincia de La Rioja (A). Nótese que la distribución de las parcelas de los tratamientos en la imagen del mapa B (inferior) es igual a 3, en lugar de 4, como en el resto de los capítulos.

#### 4.2.2 Diseño de los muestreos

Se estableció un diseño completamente aleatorizado con tres tratamientos y tres réplicas (parcelas) de cada uno. Los tratamientos fueron: bosque degradado sin remoción de arbustos (testigo), bosque degradado con remoción mecánica (en adelante “rolado”); bosque degradado con remoción manual de arbustos (“desarbustado manual”). Se usaron como testigo parcelas de bosque degradado cercanos a donde se aplicaron las prácticas de remoción de arbustos. También realizamos muestreos en parcelas aledañas de bosque menos disturbado (“bosque conservado”). Para obtener una descripción más detallada, se puede consultar el Capítulo 2 de la tesis.

La recolección de datos se realizó en el mes de marzo de 2021, en el pico de acumulación de biomasa de la estación de crecimiento 2020-2021 (Pérez-Harguindeguy et al. 2013). Debido a limitaciones de trabajo, solo se muestreó en 3 parcelas de cada tratamiento (bosque degradado, rolado y desarbustado manual), y del bosque conservado.

La cobertura de especies leñosas se tomó del Capítulo 2 de la tesis. En la misma ubicación de las transectas descritas en dicho capítulo, determinamos un área de exploración de 10 m x 250 m y seleccionamos 10 individuos por especie, a los que se les midió rasgos del espectro foliar y defensa física (5 de esos individuos fueron seleccionados aleatoriamente para medir rasgos de defensa física). Dentro del área de exploración establecimos 10 sub-parcelas de muestreo separadas 15 m entre sí (10 m x 10 m cada una; Figura 4.2). Se seleccionó un individuo por especie en cada sub-parcela, pero cuando esto no fue posible debido a la baja densidad de individuos, se optó por extender la sub-parcela 5 m alrededor



económico foliar (área foliar, contenido de materia seca foliar, espesor foliar, área foliar específica), y cuatro relacionados con la defensa física contra herbívoros (número de espinas, longitud de espinas, número de ramificaciones, número de tallos basales por planta). En todos los casos, las mediciones se realizaron en el extremo de ramas terminales (aquellas que alcanzan la parte externa de la copa), considerando que la base de las ramas de las especies estudiadas suele estar desprovista de hojas y/o espinas. De cada individuo se obtuvieron tres ramas terminales de 50 cm de longitud, ubicadas en la parte superior, media y baja del lado norte de la copa, correspondiente al sector que recibe más horas de luz. Para determinar el área foliar ( $\text{cm}^2$  por hoja) tomamos 45 hojas totalmente expandidas y sin signos de deterioro (15 hojas de cada una de las ramas recolectadas), las cuales fueron escaneadas y procesadas con el software libre ImageJ (IJ 1.52v; National Institutes of Health, Bethesda, MD, USA) (<http://imagej.nih.gov/ij/>). Para las especies de hoja compuesta consideramos la totalidad de yugas y eliminamos el raquis. Las hojas no fueron separadas de las ramas hasta el momento en que fueron escaneadas. Luego fueron colocadas en estufa de aire forzado a  $65^\circ\text{C}$  hasta alcanzar peso constante. El área foliar específica ( $\text{cm}^2/\text{g}$ ) se calculó como el cociente entre el área de la hoja fresca y su peso seco. El contenido de materia seca foliar se calculó como el peso seco de la hoja dividida por su masa saturada de agua (obtenida mediante hidratación antes de colocar en estufa) (Vaieretti et al. 2007). El espesor foliar (mm) se midió con calibre digital, tomando la medición en el centro de las hojas (entre el borde y la nervadura central), las cuales fueron previamente rehidratadas. Por otra parte, en cada una de las ramas, contamos el número de inserciones vivas (número de ramificaciones) y registramos la cantidad total y la longitud de las espinas. Para medir la longitud de las espinas, seleccionamos 45 espinas representativas, distribuidas en tres segmentos de cada rama (proximal, medial y distal) para capturar la variabilidad en su longitud. En el caso de espinas

bífidas con tamaños muy diferentes, se midieron ambas y se registró el promedio de longitud, aunque se contabilizaron como espinas individuales.

**Cuadro 4.1** Nombre científico, familia, forma de crecimiento de las especies leñosas evaluadas, y altura (media  $\pm$  d.e.), diámetro de copa mayor y menor (media  $\pm$  d.e.) de los individuos muestreados en parcelas (n=3) de bosque conservado, bosque degradado, rolado y desarbustado manual.

| Especies                                                           | Familia        | Forma de crecimiento | Altura (m)      | Diámetro de copa mayor (m) | Diámetro de copa menor (m) |
|--------------------------------------------------------------------|----------------|----------------------|-----------------|----------------------------|----------------------------|
| <i>Aspidosperma quebracho-blanco</i> Schltdl.                      | Apocynaceae    | Árbol                | 2,14 $\pm$ 0,25 | 1,41 $\pm$ 0,27            | 1,25 $\pm$ 0,15            |
| <i>Strombocarpa torquata</i> (Cav. ex Lag.) Hutch                  | Fabácea        | Árbol/ arbusto       | 1,48 $\pm$ 0,20 | 1,64 $\pm$ 0,26            | 1,22 $\pm$ 0,24            |
| <i>Neltuma flexuosa</i> (DC) C.E. Hughes & G.P Lewis               | Fabácea        | Árbol                | 1,96 $\pm$ 0,25 | 1,65 $\pm$ 0,25            | 1,40 $\pm$ 0,18            |
| <i>Larrea divaricata</i> Cav.                                      | Zygophyllaceae | Arbusto              | 1,68 $\pm$ 0,20 | 1,70 $\pm$ 0,26            | 1,50 $\pm$ 0,20            |
| <i>Celtis chichape</i> (Wedd.) Miq.                                | Cannabaceae    | Arbusto              | 1,84 $\pm$ 0,17 | 2,33 $\pm$ 0,27            | 1,80 $\pm$ 0,22            |
| <i>Mimozyanthus carinatus</i> (Griseb.) Burkart                    | Fabácea        | Arbusto              | 1,70 $\pm$ 0,18 | 1,55 $\pm$ 0,38            | 1,10 $\pm$ 0,30            |
| <i>Parkinsonia praecox</i> (Ruiz & Pav. ex Hook.) Hawkins          | Fabácea        | Árbol                | 1,68 $\pm$ 0,20 | 1,28 $\pm$ 0,18            | 1,02 $\pm$ 0,30            |
| <i>Vachellia aroma</i> (Gillies ex Hook. & Arn.) Seigler & Ebinger | Fabácea        | Árbol/ arbusto       | 1,68 $\pm$ 0,18 | 1,95 $\pm$ 0,35            | 1,78 $\pm$ 0,38            |

#### 4.3.1 Muestreo para la determinación de la estrategia principal de regeneración de la biomasa aérea

En las mismas sub-parcelas donde se midieron los rasgos funcionales de las plantas, seleccionamos las primeras 4 sub-parcelas para determinar el diámetro basal equivalente (DBE) de leñosas (Alvarez et al. 2006). En este caso, se empleó un calibre digital para medir los tallos basales de todos los individuos presentes en la sub-parcela. Las mediciones de

diámetros se realizaron a una altura de 20 cm desde la superficie del suelo, midiendo cada tallo en caso de ser multi-tallo. En el caso de juveniles o plantas que habían rebrotado y no alcanzaban los 20 cm de altura, la medición se realizó a 5 cm desde la superficie del suelo.

La fórmula utilizada para el cálculo posterior fue la siguiente:

$$DBE = 2\sqrt{\{\pi(dab_1/2)^2 + \pi(dab_2/2)^2 + \pi(dab_3/2)^2 + \dots + \pi(dab_n/2)^2\}/\pi}$$

DBE= diámetro basal equivalente (cm)

dab= diámetro basal de cada tallo de una planta (cm)

En todos los casos se indicó para cada individuo si la biomasa aérea provenía del rebrote de la planta o de semilla (plantas sin signos de haber sido destruidas). Para ello, observamos la arquitectura de las plantas, si eran multi-tallo y con claros daños en sus ramas (Figura 4.3) se asumió que provenían de rebrote, de lo contrario se asumió que esa biomasa se originó a partir de semillas y que no hubo una remoción drástica por efecto de los tratamientos (Kruger et al. 1997).



**Figura 4.3** Rebrote de especies leñosas en parcelas roladas: A) *Strombocarpa torquata*; B) *Neltuma flexuosa*; C) *Aspidosperma quebracho-blanco*.

#### 4.3.2 Análisis de datos

##### *Rasgos del espectro económico foliar, espinescencia y arquitectura de plantas leñosas*

Calculamos las medias ponderadas de la comunidad (MPC) de especies leñosas para cada uno de los rasgos, en cada parcela de los tres tratamientos y también en el bosque conservado (Garnier et al. 2004). Esta métrica representa el valor esperado del rasgo funcional de una muestra aleatoria de la comunidad (Díaz et al. 2007). Usamos la siguiente fórmula:

$$MPC_{j,k} = \sum_{i=1}^n P_{i,k} * t_{i,j,k}$$

$n$ = número de especies caracterizadas en la parcela  $k$

$j$ = rasgo estudiado

$k$ = parcela (repetición de cada tratamiento)

$P$ = cobertura relativa (proporción de la cobertura total representada por la cobertura de cada especie) de la especie  $i$  en la parcela  $k$

$t$ = valor del rasgo  $j$  de la especie  $i$  en la parcela  $k$

La cobertura de las especies fue obtenida del Capítulo 2, pero considerando solo los datos de las tres parcelas incluidas en este capítulo. Para las especies de escasa cobertura no detectadas en el Capítulo 2, pero observadas en el “área de exploración” de nuestra campaña, asignamos un valor de cobertura del 1 % que fue incluido en el cálculo de las medias ponderadas comunitarias.

Comparamos las medias ponderadas comunitarias para cada rasgo entre tratamientos usando ANAVA de una vía. El mismo análisis también se utilizó para evaluar la variabilidad de los rasgos a nivel de especie. En ambos casos exploramos los residuos para corroborar los supuestos del modelo y realizamos transformaciones de datos para cumplirlos. Los datos de área foliar fueron transformados a raíz cuadrada. Se usó un nivel de significancia de  $P < 0,05$  y el test LSD Fisher como prueba post hoc. Los datos del bosque conservado sólo se analizaron con estadística descriptiva (media y desviación estándar) y se incluyeron en los gráficos.

También estudiamos la variación conjunta de todos los rasgos ponderados mediante el análisis de componentes principales (ACP). Los valores de cada variable fueron estandarizados para este análisis. En este caso se incluyó al bosque conservado a modo de referencia. Por otro lado, para distinguir la contribución relativa de la variabilidad intra e

inter-específica y su covariación a la variación total de cada rasgo, usamos el método de descomposición de la suma de cuadrados (SS) descrito por (Lepš et al. 2011) (Ecuación 1). Dicho método combina "medias fijas" (un único valor medio de rasgo para cada especie utilizado para todas las parcelas donde se encuentra la especie) y "medias específicas" (valores de rasgos específicos para cada parcela, donde se encuentra la especie). Las medias fijas reflejan el recambio de especies y las medias específicas, además de ello, muestran los cambios dentro de una misma especie. La diferencia entre ambas permite obtener un tercer parámetro comunitario, que es la variación intra-específica (Ecuación 2).

$$\text{SS específicas} = \text{SS fijas} + \text{SS variabilidad intraespecífica} + \text{SS covariación} \quad \textbf{(Ecuación 1)}$$

$$\text{Variabilidad intraespecífica} = \text{medias fijas} - \text{medias específicas} \quad \textbf{(Ecuación 2)}$$

La variación en las medias específicas resulta de la adición de la variación en las medias fijas y los efectos de variabilidad intraespecífica. La variación "total" de las medias de los rasgos de la comunidad es la que se encuentra en las medias específicas. El método considera a la variación total en las medias específicas como el 100%. Sin embargo, se debe considerar que dependiendo de la relación entre los parámetros comunitarios (ej. correlación negativa o positiva), las medias fijas pueden ser mayores que las específicas, por lo que se supera el 100% de la variabilidad total real (para más detalle ver Lepš et al., 2011). De forma análoga, esto puede darse para la covariación, la cual indica la fuerza y dirección de la relación entre la variabilidad intra e interespecífica.

Usamos la función *decompCTR* del paquete CATI (Community Assembly by Traits: Individuals and beyond), para descomponer la variación de los rasgos ponderados en tres fuentes: 1) variabilidad intraespecífica; 2) variabilidad interespecífica; 3) covariación

(Taudiere y Violle 2016). Para ello usamos una matriz para los rasgos del espectro foliar y otra para los rasgos de defensa, y dos vectores: uno correspondiente a los tratamientos con sus repeticiones (bosque degradado, rolado, desarbustado manual; no se incluyó el bosque conservado) y otro a la identificación de las especies. Todos los análisis y gráficas se realizaron con el software Rstudio (2022).

#### *Estrategia principal de regeneración de la biomasa aérea*

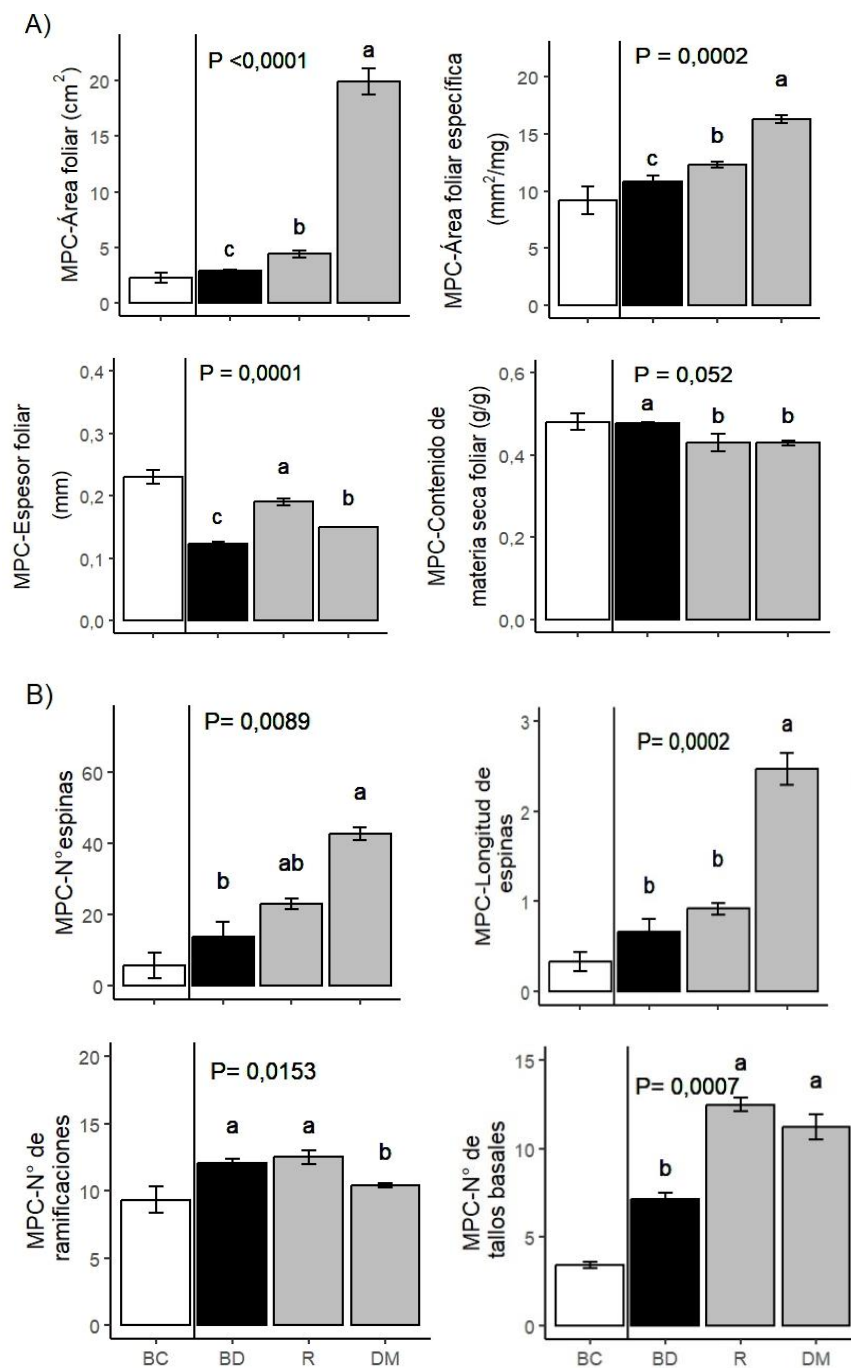
Determinamos el porcentaje de individuos provenientes de rebrotes y de semillas en cada tratamiento en base al total de individuos a los que también se le midió el DBE. Con los datos de DBE y tipo de regeneración, generamos la estructura poblacional de cada especie en cada tratamiento, indicando la cantidad de individuos por hectárea con cada estrategia de regeneración.

## 4.4 Resultados

### 4.4.1 Medias ponderadas comunitarias de los rasgos del espectro foliar y defensa física

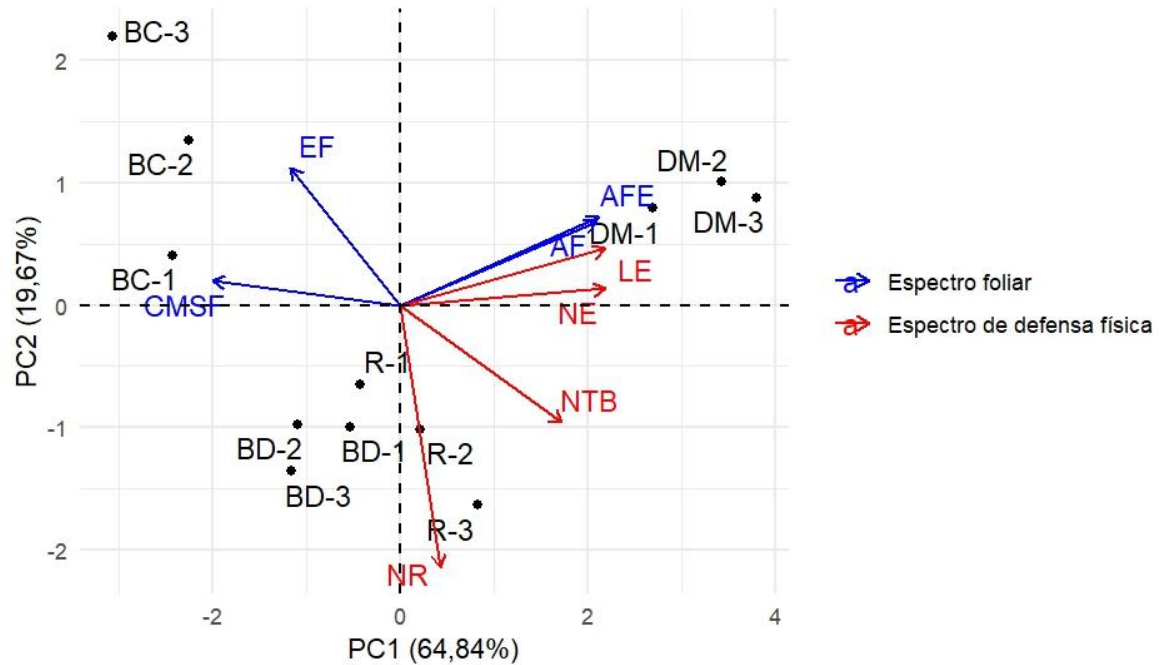
Las prácticas de remoción de arbustos modificaron los rasgos del espectro foliar y de defensa física de la comunidad leñosa (Figuras 4.4 A y 4.4.B). A nivel comunitario (medias ponderadas), el área y espesor foliar, así como el área foliar específica, mostraron un aumento significativo en el rolado y desarbustado manual en comparación con el bosque degradado. En contraste, el contenido de materia seca disminuyó significativamente. El desarbustado manual mostró valores significativamente mayores que el rolado en todos los casos, excepto en el espesor foliar, que fue menor, y en el contenido de materia seca foliar, que fueron similares (Figura 4.4 A).

A nivel comunitario (medias ponderadas), el número de espinas fue significativamente mayor en el desarbustado manual en comparación con el bosque degradado, mientras que el rolado presentó valores intermedios. Además, en el desarbustado manual, la longitud de las espinas fue significativamente mayor, aunque el número de ramificaciones fue significativamente menor. Por otro lado, el número de tallos basales aumentó significativamente en ambos tratamientos de remoción de arbustos (Figura 4.4 B).



**Figura 4.4** Medias ponderadas comunitarias (%) de los rasgos del espectro foliar (A) y defensa física (B) de plantas leñosas en el bosque conservado (BC), bosque degradado (BD), rolado (R) y desarbustado manual (DM). Letras diferentes representan diferencias significativas entre tratamientos ( $P < 0,05$ , prueba post hoc, LSD Fisher) ( $n=3$ ). Los datos de área foliar fueron transformados a raíz cuadrada El bosque conservado no fue sometido a ANAVA. Las barras indican los valores medios y las líneas el desvío estándar.

El análisis de la variación conjunta de los caracteres ponderados proporcionó una separación bien definida entre el rolado, el desarbustado manual y el bosque degradado (Figura 4.5). Los ejes 1 y 2 explicaron en forma conjunta el 85 % de la variabilidad. El eje 1 (65%) se asoció positivamente con las MPC del área foliar y área foliar específica, y negativamente con el contenido de materia seca foliar y espesor foliar. Además, todos los rasgos ponderados de defensa física se asociaron positivamente con el eje 1. Las parcelas con desarbustado manual se ubicaron en la región positiva del eje 1, asociados a una mayor área foliar y área foliar específica, y a una mayor defensa física (número y longitud de espinas), mientras que el rolado, se ubicó en sectores próximos al valor cero del eje, asociado a un mayor número de ramificaciones y tallos basales. Las parcelas de bosque degradado se ubicaron en la posición negativa del eje 1, y estuvieron asociados negativamente con el contenido de materia seca foliar y el espesor foliar. Lo mismo ocurrió con las parcelas de bosque conservado, aunque se ubicaron en una posición más negativa del eje que las del bosque degradado. Por otro lado, en el eje 2 (20%), observamos que las parcelas de bosque conservado, a diferencia del bosque degradado, se ubicaron en sectores positivos del eje, asociados a valores más altos en el contenido de materia seca foliar y espesor foliar. También hubo una clara separación entre el rolado y el desarbustado manual. Este último se ubicó en el sector positivo del eje, asociado a una mayor área foliar, área foliar específica, y a rasgos de defensa física como el número y la longitud de espinas.



**Figura 4.5** Análisis de componentes principales de las medias ponderadas de la comunidad de los rasgos del espectro foliar y defensa física de plantas leñosas en el bosque conservado (BC), bosque degradado (BD), rolado (R) y desarbustado manual (DM) ( $n=3$ ). AF=área foliar; AFE=área foliar específica; CMSF=contenido de materia seca foliar; EF=espesor foliar; NE= número de espinas; LE=longitud de espinas; NR=número de ramificaciones; NTB=número de tallos basales. Los vectores en color rojo indican los rasgos asociados al espectro económico foliar, mientras que los vectores en color azul representan los rasgos relacionados con la defensa física.

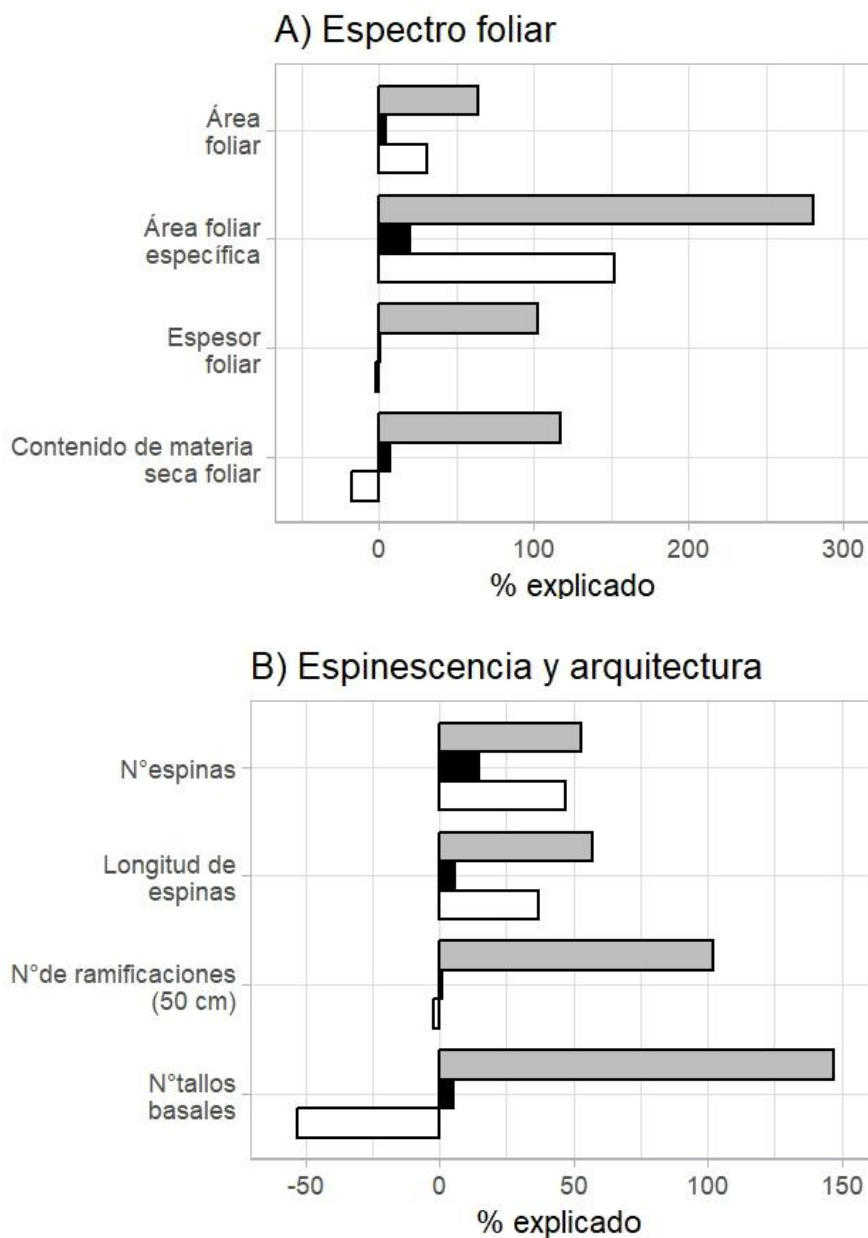
#### 4.4.2 Contribución de la variabilidad intra e interespecífica a la variación de los rasgos

La contribución relativa de la variabilidad intraespecífica fue mayor que la interespecífica para todos los rasgos ponderados del espectro foliar y defensa física (Figura 4.6). Además, observamos una contribución positiva y negativa de la covarianza que sugiere que las fuerzas de variación intraespecífica e interespecífica pueden reforzarse o contrarrestarse entre sí, y que estas respuestas dependen de los rasgos específicos analizados.

Casi un 70% de la variación en las MPC del área foliar se explicó por la contribución de la variabilidad intraespecífica, siendo la interespecífica despreciable ( $\sim 3\%$ ) y la

covariación positiva (31%). Para las MPC del área foliar específica la contribución de la variabilidad intraespecífica alcanzó un valor de 280% vs 20% de la interespecífica. En este caso la covariación fue positiva y de más del 150 %. La MPC del espesor foliar también mostró un fuerte contraste entre la contribución inter e intraespecífica, siendo esta última de más del 100%. Tanto la contribución interespecífica como la covariación fueron despreciables (~1%). Finalmente, para las MPC del contenido de materia seca foliar, la contribución intraespecífica fue de más del 110% y la interespecífica del 7%. Además, observamos para este índice una covariación negativa de casi el 20% (Figura 4.6 A).

Las diferencias en las medias ponderadas de los rasgos defensivos fueron explicadas por una mayor contribución de la variabilidad intraespecífica (Figura 4.6 B). El número y la longitud de las espinas mostraron un patrón similar en la distribución de la variación, con una variabilidad intraespecífica que alcanzó el 53-56% y una variabilidad interespecífica que alcanzó el 15-6%. También, la covariación fue positiva y alcanzó valores del 47% y 37% respectivamente. Con respecto a las MPC del número de ramificaciones, la contribución de la variabilidad inter-específica y la covariación fueron insignificantes (1% y -2%), ya que más del 100% se debió a la variabilidad intraespecífica. Asimismo, las diferencias en las MPC de los tallos basales también fueron explicadas por una mayor contribución intraespecífica (147%). La variabilidad interespecífica en este caso fue baja (5%), y la covariación mostró una fuerte relación negativa (-53%) con la variabilidad intraespecífica.



**Figura 4.6** Descomposición de la variación total de los rasgos ponderados del espectro foliar (A) y defensa física (B) de comunidades leñosas (bosque degradado, rolado, desarbustado manual,  $n=3$ ) en tres componentes (covariación= barras blancas; variabilidad interespecífica= barras negras; variabilidad intraespecífica= barras grises). Dependiendo de la relación entre los parámetros comunitarios (ej. correlación negativa o positiva), en ciertos casos las medias fijas pueden ser mayores que las específicas, por lo que se supera el 100% de la variabilidad total real (para más detalle ver Lepš et al. 2011). Nótese la diferencia en la escala de los gráficos.

#### 4.4.3 Efectos de la variabilidad intraespecífica en las especies leñosas

Encontramos cambios a nivel intraespecífico en las especies leñosas del rolado y desarbustado manual (Cuadros 4.2 y 4.3). En referencia al espectro foliar, a excepción de *M. carinatus*, observamos un aumento significativo en el área foliar del resto de especies (Cuadro 4.2). En el caso del área foliar específica, en todas las especies fue mayor en los tratamientos de remoción de arbustos, aunque esta tendencia fue solo significativa en *N. flexuosa*, *S. torquata* y *V. aroma*. Además, el incremento del área foliar específica también fue significativo para *A. quebracho-blanco*, pero solo en el rolado. En contraste, no hubo un patrón claro de cambio en el espesor foliar, ya que algunas especies como *S. torquata* y *L. divaricata* tuvieron valores significativamente más altos en los tratamientos de remoción de arbustos, pero en otras como *N. flexuosa* y *C. chichape* el espesor foliar fue menor que en el bosque degradado. Además, *A. quebracho-blanco*, *P. praecox*, *M. carinatus* y *V. aroma* no mostraron cambios en el espesor de las hojas entre los tratamientos. En el caso del contenido de materia seca foliar, encontramos una tendencia a valores más bajos en los tratamientos de remoción, aunque esto fue solo significativo para el caso de *C. chichape*.

Por otro lado, encontramos cambios intraespecíficos en los rasgos de defensa física (Cuadro 4.3). Para casi todas las especies evaluadas, tanto el número de espinas (excepto *M. carinatus* y *C. chichape*), como su longitud fueron significativamente mayores en los tratamientos de remoción de arbustos, especialmente en el rolado. En este último tratamiento la cantidad de espinas de *S. torquata*, *N. flexuosa*, *P. praecox* y *V. aroma* aumentaron en un 168%, 608%, 209 y 197% respectivamente. Para las mismas especies también aumentó la longitud de espinas en un 69%, 168%, 54% y 92%, respectivamente. También hubo un

aumento significativo en la longitud de espinas de *M. carinatus* y *C. chichape*, pero no en su cantidad. Este mismo patrón de espinescencia intraespecífico se observó también en el desarbustado manual, aunque el porcentaje de cambio fue menor al del caso del rolado.

La variación intraespecífica en la arquitectura de las plantas fue distinta entre las especies. En *V. aroma* el número de ramificaciones fue significativamente mayor en los tratamientos de remoción de arbustos, al igual que *C. chichape* y *L. divaricata*, aunque estas dos últimas especies sólo se encontraron en el rolado. Por el contrario, en *P. praecox* el número de ramificaciones fue significativamente más bajo en el rolado, mientras que para el resto de las especies no se detectaron cambios significativos. Por otra parte, en los tratamientos de remoción de arbustos, el número de tallos basales aumentó significativamente en *S. torquata*, *N. flexuosa*, *V. aroma*, *M. carinatus*, *C. chichape* y *L. divaricata*, aunque estas tres últimas especies sólo se encontraban en el rolado (Cuadro 4.3).

**Cuadro 4.2** Valores medios de rasgos funcionales del espectro foliar de especies leñosas en el bosque conservado (BC), bosque degradado (BD), rolado (R), y desarbustado manual (DM) (n=3). El BC no fue sometido a ANAVA.

| Rasgo                      | Área foliar (Cm <sup>2</sup> ) |        |         |        |         | Área foliar específica (mm <sup>2</sup> .mg) |        |        |        |        | Espesor foliar (mm) |       |       |       |         | Contenido de materia seca foliar (g.g) |       |       |      |         |
|----------------------------|--------------------------------|--------|---------|--------|---------|----------------------------------------------|--------|--------|--------|--------|---------------------|-------|-------|-------|---------|----------------------------------------|-------|-------|------|---------|
| Sitio/Tratamiento          | BC                             | BD     | R       | DM     | P       | BC                                           | BD     | R      | DM     | P      | BC                  | BD    | R     | DM    | P       | BC                                     | BD    | R     | DM   | P       |
| Especie                    |                                |        |         |        |         |                                              |        |        |        |        |                     |       |       |       |         |                                        |       |       |      |         |
| <i>A. quebracho-blanco</i> | 1,82                           | 1,68b  | 4,53a   | 1,53b  | <0,0001 | 5,31                                         | 4,90b  | 7,25a  | 5,20b  | 0,0019 | 0,37                | 0,30  | 0,34  | 0,35  | 0,4301  | 0,48                                   | 0,44  | 0,43  | 0,42 | 0,7484  |
| <i>S. torquata</i>         | 4,15                           | 4,28b  | 6,72a   | 7,26a  | 0,0064  | 17,20                                        | 16,08b | 26,45a | 23,35a | 0,0423 | 0,11                | 0,11c | 0,19a | 0,14b | 0,0004  | 0,52                                   | 0,46  | 0,47  | 0,42 | 0,0914  |
| <i>N. flexuosa</i>         | -                              | 7,22b  | 18,35a  | 16,8a  | 0,0013  | -                                            | 15,38b | 20a    | 17,89a | 0,0005 | -                   | 0,26a | 0,20b | 0,18c | 0,0001  | -                                      | 0,46  | 0,42  | 0,39 | 0,0650  |
| <i>L. divaricata</i>       | 0,45                           | 0,44b  | 0,75a   | -      | <0,0001 | 6,6                                          | 5,97   | 7,62   | -      | 0,0700 | 0,07                | 0,08b | 0,16a | -     | 0,0001  | 0,50                                   | 0,50  | 0,44  | -    | 0,2124  |
| <i>M. carinatus</i>        | 4,47                           | 4,33   | 4,57    | -      | 0,2884  | 10,64                                        | 12,84  | 13,22  | -      | 0,1281 | 0,25                | 0,25  | 0,25  | -     | 0,374   | 0,39                                   | 0,38  | 0,37  | -    | 0,5185  |
| <i>C. chichape</i>         | -                              | 2,03b  | 10,86a  | -      | <0,0001 | -                                            | 8,63   | 9,86   | -      | 0,0900 | -                   | 0,24a | 0,20b | -     | <0,0001 | -                                      | 0,45a | 0,37b | -    | <0,0001 |
| <i>P. praecox</i>          | -                              | 2,38a  | 3,37b   | -      | 0,0005  | -                                            | 11,15  | 13,48  | -      | 0,0644 | -                   | 0,17  | 0,20  | -     | 0,0895  | -                                      | 0,41  | 0,42  | -    | 0,3729  |
| <i>V. aroma</i>            | -                              | 14,78b | 18,56ab | 23,87a | 0,0272  | -                                            | 13,56b | 16,7a  | 16,33a | 0,0188 | -                   | 0,15  | 0,16  | 0,13  | 0,1952  | -                                      | 0,44  | 0,44  | 0,43 | 0,7703  |

Letras distintas entre columnas indican diferencias significativas (P<0,05). [-] indica que no se dispone de datos o que la especie estaba ausente.

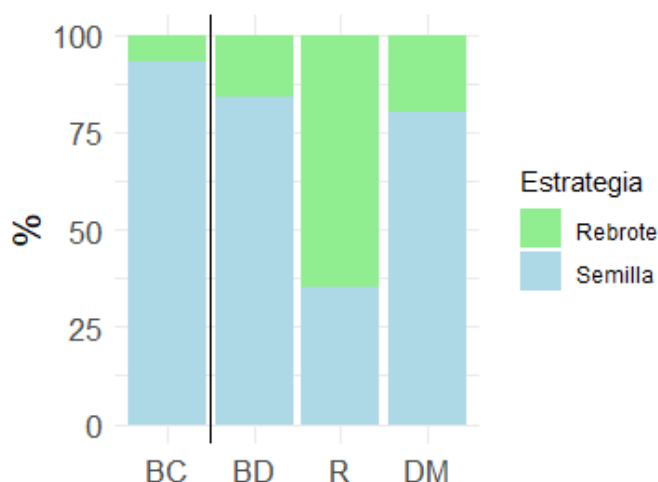
**Cuadro 4.3** Valores medios de rasgos funcionales de defensa física de especies leñosas en el bosque conservado (BC), bosque degradado (BD), rolado (R), y desarbustado manual (DM) (n=3). El BC no fue sometido a ANAVA.

| Rasgo                | N° espinas (50 cm de rama) |        |        |        |         | Longitud de espinas (cm) |       |       |       |         | N° de ramificaciones |        |       |        |         | N° tallos basales |        |        |        |         |
|----------------------|----------------------------|--------|--------|--------|---------|--------------------------|-------|-------|-------|---------|----------------------|--------|-------|--------|---------|-------------------|--------|--------|--------|---------|
| Sitio/Tratamiento    | BC                         | BD     | R      | DM     | P       | BC                       | BD    | R     | DM    | P       | BC                   | BD     | R     | DM     | P       | BC                | BD     | R      | DM     | P       |
| Especie              |                            |        |        |        |         |                          |       |       |       |         |                      |        |       |        |         |                   |        |        |        |         |
| <i>S. torquata</i>   | 13,94                      | 23,87b | 64,12a | 57,69a | 0,0003  | 1,51                     | 1,31b | 2,22a | 2,47a | 0,0007  | 13,20                | 17,87  | 15,27 | 14,93  | 0,2576  | 2,67              | 4,2b   | 7,13a  | 7,20a  | <0,0001 |
| <i>N. flexuosa</i>   | 4,72                       | 3,81b  | 26,98a | 23,83a | <0,0001 | 1,07                     | 0,84b | 2,25a | 2,38a | <0,0001 | 7,8                  | 6,8    | 7,67  | 7,6    | 0,2767  | 1,33              | 1,4b   | 2,6a   | 2,73a  | <0,0001 |
| <i>M. carinatus</i>  | 25,74                      | 55,32  | 50,36  | -      | 0,7874  | 0,79                     | 0,92b | 1,40a | -     | 0,0025  | 9,4                  | 9,2    | 6,5   | -      | 0,116   | 8,5               | 8,1b   | 16,4a  | -      | 0,0220  |
| <i>C. chichape</i>   | -                          | 25,09  | 24,26  | -      | 0,8504  | -                        | 1,06b | 1,49a | -     | <0,0001 | -                    | 13,73b | 22,6a | -      | 0,0002  | -                 | 10,87b | 18,33a | -      | 0,0001  |
| <i>P. praecox</i>    | -                          | 20,79b | 64,24a | -      | 0,0002  | -                        | 0,78b | 1,20a | -     | <0,0001 | -                    | 11,20a | 5,8b  | -      | 0,0018  | -                 | 1,4    | 2,2    | -      | 0,8261  |
| <i>V. aroma</i>      | -                          | 22,11b | 66,60a | 49,69a | <0,0001 | -                        | 1,46b | 2,80a | 2,75a | <0,0001 | -                    | 6,8b   | 10,6a | 10,47a | <0,0001 | -                 | 7,67c  | 10,6b  | 14,47a | <0,0001 |
| <i>L. divaricata</i> | 0,0                        | 0,0    | 0,0    | -      |         | 0,0                      | 0,0   | 0,0   | 0,0   | -       | 10,6                 | 9,20b  | 13,1a | -      | 0,0423  | 8,27              | 10,80b | 16,40a | -      | 0,0002  |

Letras distintas entre columnas indican diferencias significativas ( $P < 0,05$ ). [-] indica que no se dispone de datos o que la especie estaba ausente. Nótese la inclusión de *L. divaricata* para el caso del N° de ramificaciones y N° de tallos basales.

#### 4.4.4 Estrategias de regeneración de la biomasa área en especies leñosas (plantas rebrotadoras vs. semilladoras)

Las prácticas de remoción de arbustos tuvieron un impacto significativo en la proporción de individuos que surgieron a partir de rebrotes y semillas (Figura 4.7). El tratamiento de rolado mostró la mayor proporción de individuos originados a partir de rebrotes, alcanzando un valor del 65%. En el caso del desarbustado manual, solo el 20% del total de los individuos se originaron a partir de rebrotes. En el bosque degradado utilizado como testigo, también se observaron valores bajos de rebrote, ya que solo el 16% de los individuos provenían de esta fuente. El bosque conservado presentó la proporción más baja de rebrote, alcanzando un valor medio del 7%.



**Figura 4.7** Porcentaje de individuos leñosos regenerados a partir de rebrotes y semillas en el bosque conservado (BC), bosque degradado (BD), rolado (R) y desarbustado manual (DM) (n=3).

Las prácticas de remoción de arbustos afectaron en distinto grado la estructura de la población de árboles y arbustos y modificaron la proporción de individuos originados a partir de rebrotes y semillas. En general, encontramos estructuras irregulares de las poblaciones, con alta densidad de individuos en las clases inferiores (<5 cm DBE), y baja densidad en las superiores (>5 cm DBE; Figura 4.8).

Con respecto a las especies de árboles, en el rolado *A. quebracho-blanco* presentó una densidad promedio de 88 individuos.ha<sup>-1</sup>, de los cuales el 7% se había originado a partir de rebrotes (Figura 4.8) y pertenecían en su totalidad a clases diamétricas inferiores a 6 cm de DBE. En contraste, el en desarbustado manual la densidad alcanzó un valor medio de 19 individuos.ha<sup>-1</sup>, siendo el 100% de los mismos originados a partir de semillas y concentrados en clases menores a los 3 cm de DBE. En el caso del bosque degradado la densidad media fue de 19 individuos.ha<sup>-1</sup>, originados en su totalidad a partir de semillas, y concentrado en clases superiores a los 3 cm de DBE. Para esta misma especie, la mayor densidad de individuos se registró en el bosque conservado (344 individuos.ha<sup>-1</sup>; 4% originados de rebrotes), donde la estructura poblacional fue más heterogénea que en los tratamientos evaluados, y con un 6% de individuos adultos que alcanzaron un valor de 70 cm de DBE.

Por otra parte, *S. torquata* presentó una densidad promedio de 74 individuos.ha<sup>-1</sup> en el rolado y de 104 en el desarbustado manual. Además, encontramos individuos rebrotados en el primer tratamiento (59%) pero no en el segundo. En ambos casos la totalidad de los individuos se distribuyeron en clases inferiores a 12 cm de DBE. A diferencia de esto, en el bosque degradado y bosque conservado la estructura poblacional fue más heterogénea, con individuos adultos que alcanzaron valores de 35 y 56 cm de DBE respectivamente (Figura 4.8).

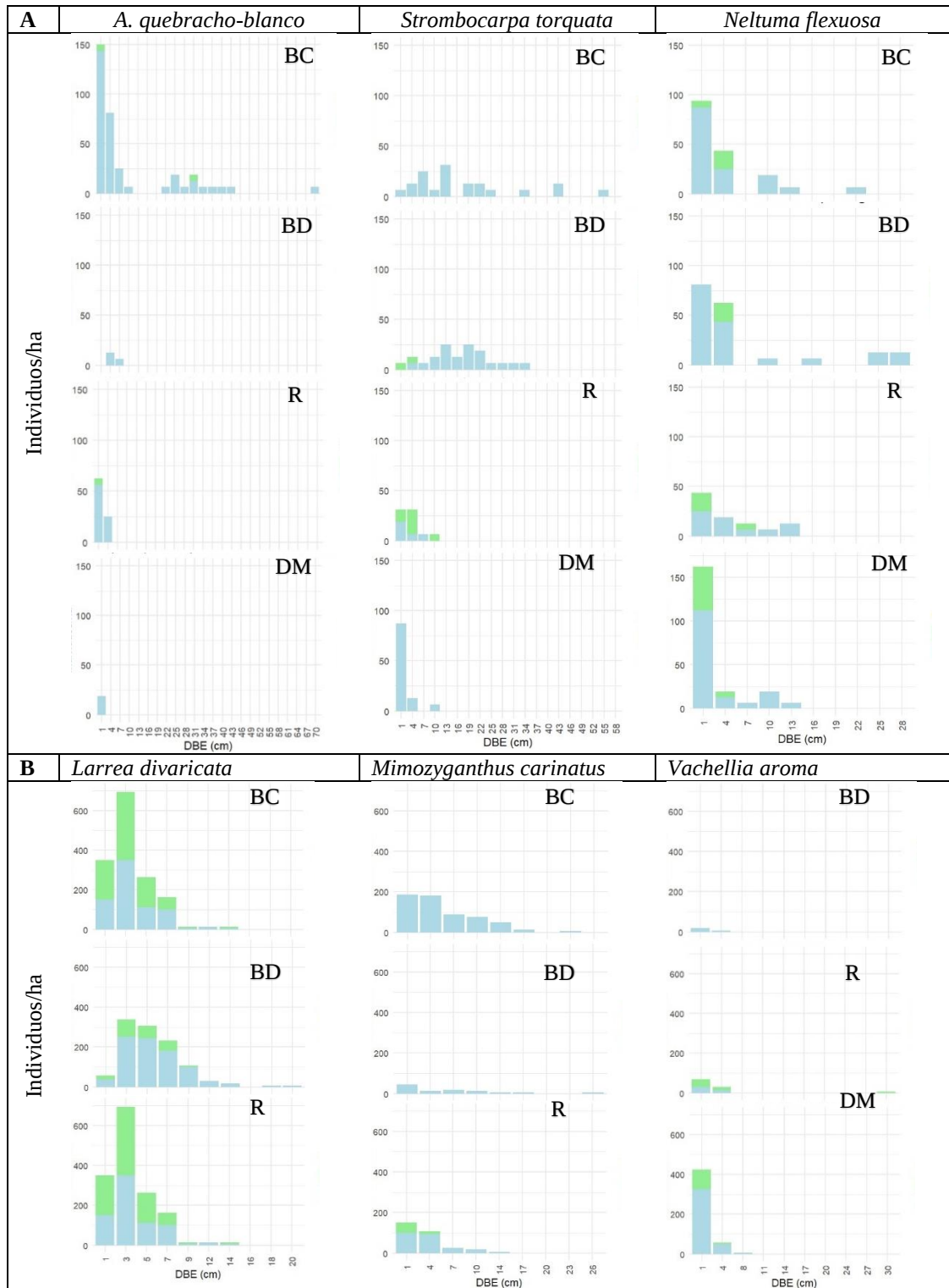
Para el caso de *N. flexuosa* la densidad promedio fue de 94 individuos.ha<sup>-1</sup> en el rolado y de 204 en el desarbustado manual. En el primer caso, el 27% de los individuos provenían de rebrote y en el segundo un 26%. En ambos tratamientos de remoción, los individuos correspondieron a clases inferiores a 15 cm de DBE. En el bosque degradado y el bosque conservado la densidad promedio fue de 181 individuos.ha<sup>-1</sup> (10% de rebrote) y de 169 respectivamente (15% de rebrote). Si bien en estos bosques la estructura de la

población fue más heterogénea que en los tratamientos de remoción, hubo una baja proporción de individuos adultos, siendo la mayoría de los individuos menores a los 6 cm de DBE (Figura 4.8).

La proporción de rebrote y la estructura poblacional de las especies de arbustos dominantes también se vio modificada por los tratamientos de remoción. En el rolado, la densidad promedio de *L. divaricata* fue de 1238 individuos.ha<sup>-1</sup>, distribuidos en clases inferiores a los 10 cm de DBE. En este tratamiento se observó un alto porcentaje de individuos rebrotados (84%), en comparación con el bosque degradado (20%) y el bosque conservado (50%). Para la misma especie, en el bosque degradado y bosque conservado observamos una densidad promedio de 1100 y 1506 individuos.ha<sup>-1</sup> respectivamente. En el bosque degradado la distribución de los individuos entre las clases fue más heterogénea que en el rolado, ya que la mayor proporción se concentró en clases menores a los 11 cm de DBE, pero también hubo una baja proporción de individuos con DBE de 22 cm. De forma similar en el bosque conservado encontramos una alta proporción de individuos en clases inferiores a los 9 cm de DBE, pero también se registraron individuos con DBE de 15 cm (Figura 4.8). En el desarbustado manual la especie estuvo ausente.

Para la especie *M. carinatus*, observamos individuos rebrotados sólo en el tratamiento de rolado (21%). Los individuos en este tratamiento se concentraron en clases menores a 11 cm de DBE, a diferencia del bosque degradado y del bosque conservado, en los cuales superaron los 23 y 26 cm de DBE, respectivamente. La densidad promedio de individuos fue mayor en el tratamiento de rolado (306 individuos.ha<sup>-1</sup>) que en el bosque degradado (106 individuos.ha<sup>-1</sup>). En el bosque conservado la densidad promedio fue de 613 individuos.ha<sup>-1</sup> (Figura 4.8). En el desarbustado manual la especie estuvo ausente.

En los tratamientos de rolado y desarbustado manual, *V. aroma* alcanzó densidades promedio de 106 y 408 individuos.ha<sup>-1</sup>, respectivamente, lo que representó un marcado aumento en comparación con el bosque degradado, donde solo se encontraron 25 individuos.ha<sup>-1</sup>. Además, se observó que en el tratamiento de rolado hubo un 59% de individuos provenientes de rebrote, mientras que en el desarbustado manual hubo un 29%. En general, tanto en el bosque degradado como en los tratamientos de remoción de arbustos la mayor parte de los individuos se concentraron en clases de DBE inferiores a 5 cm, aunque en el rolado también hubo una pequeña proporción de individuos dentro del rango de los 28 y 32 cm. En el bosque conservado la especie estuvo ausente.



**Figura 4.8** Distribución de frecuencias de los diámetros basales de especies de árboles (A) y arbustos (B) en el bosque conservado (BC), bosque degradado (BD), rolado (R), y desarbastado manual (DM) (n=3). Las barras representan los valores medios de individuos por hectárea en cada clase de diámetro basal equivalente (DBE). El color verde indica que los individuos se originaron de rebrote, y el color celeste que provinieron de semillas (ver detalle en la metodología). Nótese la diferencia en la escala de los ejes en las diferentes especies. Los valores en el eje X indican la marca de clase.

#### 4.5 Discusión

Ocho años después de la aplicación de prácticas de remoción de arbustos, encontramos que los arbustos que se intentan controlar, y los árboles que son dañados como efecto colateral, presentaron un síndrome foliar más adquisitivo y una mayor expresión de las estructuras defensivas (Cuadros 4.2 y 4.3). Sin embargo, reconocemos que considerar un único tamaño de individuos puede limitar el entendimiento del efecto de los tratamientos en la variación fenotípica de los caracteres estudiados. Estos resultados también se reflejaron a nivel de la comunidad leñosa, como se muestra en las medias ponderadas (Figura 4.4), lo que podría alterar diversos procesos del ecosistema (Conti et al. 2014; Vaieretti et al. 2021). La variación total en las medias ponderadas de los rasgos se debió a una mayor contribución de la variabilidad intraespecífica en comparación con la interespecífica (Figura 4.6). Esto podría entenderse como efecto del rebrote basal de la mayoría de las especies arbustivas, principalmente en el rolado donde no se generan cambios drásticos en la composición de especies (Blanco et al. 2005; Bravo et al. 2018, Capítulo 2). En el desarbustado manual, las características de esta práctica podrían ser más efectivas para el control de arbustos, y la resiliencia de la comunidad leñosa podría depender de los propágulos que llegan de áreas vecinas (Lipoma et al. 2017).

Por otro lado, observamos que la estrategia de regeneración de la biomasa aérea de las leñosas se modificó con el rolado, que incrementó la proporción de individuos originados a partir de rebrotes. En cambio, en el desarbustado manual, la proporción de individuos originados de rebrote fue similar al del bosque degradado (Figura 4.8).

#### 4.5.1 Cambios en los rasgos funcionales del espectro económico foliar y de defensa física de especies leñosas

El área foliar específica (AFE) resume el funcionamiento del espectro foliar, y exhibe cambios rápidos ante la remoción de biomasa, pero hasta ahora, en el Chaco Árido, sólo se había estudiado en relación al pastoreo o al fuego (Trigo 2018, Gorné et al. 2021; Del Corro 2022). Los incrementos en el AFE representan una forma rápida y económica para que las plantas recuperen su área foliar total, al mismo tiempo que indican la forma en que utilizan los recursos (Chapin 1997; Gorné y Díaz 2022). Encontramos que el AFE de la mayoría de los arbustos y árboles fue notablemente mayor en las parcelas con rolado y desarbustado manual (Cuadro 4.2). Este resultado es consistente con lo informado por Trigo (2018) con relación a especies leñosas del Chaco Árido pastoreadas por bovinos durante más de 9 años. En un contexto de liberación de recursos post-disturbio (Fernández y Maseda 2006), un mayor AFE implica el desplazamiento hacia estrategias más adquisitivas en el uso de los recursos de las plantas, por lo que les confiere un crecimiento más rápido (Wright et al. 2004), y posiblemente las haga más competitivas frente a los pastos nativos o la pastura implantada (*C. ciliaris*). En general, las hojas de los pastos presentan un síndrome adquisitivo que se refleja en una alta tasa de crecimiento, y que está asociado a su capacidad para tolerar la eliminación frecuente de biomasa (ej. pastoreo) (Oosterheld y McNaughton 1988; Wright et al. 2004). En contraste, las especies leñosas suelen evitar la herbivoría mediante diversos mecanismos físicos, químicos o una combinación de ellos (Moles et al. 2013; Tomlinson et al. 2016). Por lo tanto, podríamos esperar que a mediano plazo (5-10 años post-disturbio), los arbustos y árboles presenten un síndrome foliar más conservador, con hojas longevas y tasa fotosintética baja (Wright et al. 2004; Loto y Bravo 2020). Sin embargo, solo las hojas de las plantas del bosque conservado y bosque degradado mostraron esta estrategia foliar, siendo coincidente con

lo informado por Loto y Bravo (2020). En el caso del rolado y el desarbustado manual, los cambios hacia estrategias más adquisitivas (mayor AFE) a nivel de planta se reflejaron en toda la comunidad leñosa (medias ponderadas, Figura 4.4). Este cambio podría acelerar la descomposición de la hojarasca y modificar otros procesos del ecosistema (Vaieretti et al. 2021; Pérez-Harguindeguy et al. 2022).

En el rolado, la maquinaria causa un efecto similar al pastoreo intenso. Esto resulta en la construcción de hojas de bajo costo en términos de carbono, pero al mismo tiempo, se conserva o aumenta el área foliar y se refuerza la presencia de espinas para protegerlas (Cuadro 4.2 y 4.3). Esta misma estrategia también se observa en el desarbustado manual. Sin embargo, en este caso, la recuperación de arbustos es menor, lo que lleva a la dominancia de *V. aroma*, con hojas más adquisitivas y una mayor espinescencia. Según Bucher (1987) esta última estrategia de defensa en leñosas de Sud y Norteamérica está asociada a la coevolución de la flora con la mega-fauna extinta del terciario, pero actualmente es inducida por diversos tipos de disturbios (ej. fuego, control mecánico, pastoreo). En este Capítulo, observamos similitudes con el patrón de espinescencia encontrado en tres especies de arbustos comunes en áreas sujetas a rolado en los Estados Unidos (Schindler et al. 2004). De las seis especies con espinas que examinamos, cuatro mostraron un aumento en el número y la longitud de las espinas tras el rolado y el desarbustado manual (Cuadro 4.3). Esto contrasta con el posible compromiso sugerido por Trigo (2018) entre crear más espinas o aumentar su longitud. Sin embargo, estas diferencias podrían deberse a las características particulares del disturbio que las induce o a que, al no considerarse la biomasa total de las plantas, el compromiso no se exprese. Por ejemplo, podría ocurrir que se mantenga la misma biomasa total, con un mayor número de espinas y de mayor longitud, pero con una menor longitud de tallos.

Es posible que el síndrome foliar esté estrechamente asociado con los niveles de defensa física (Coley et al. 1985; Armani et al. 2020; Gorné 2020). En consonancia con Tomlinson et al. (2015), observamos incrementos en el AFE así como en la espinescencia de las plantas de parcelas con rolado y desarbustado manual. En términos generales, el desarrollo de nuevas estructuras, como tallos o espinas, implica una mayor inversión de carbono a expensas de las hojas, aunque esta relación también depende del tipo de espina que se forme (Armani et al. 2019). Armani et al. (2020) encontraron que las espinas no foliares son compatibles con las estrategias adquisitivas y las espinas foliares con las conservativas. Aunque no analizamos la relación de las espinas foliares de *A. quebracho-blanco* con su síndrome foliar, es posible que muestre una respuesta diferente al resto de las especies con espinas caulinarias. Además, es importante destacar que, en ciertos bosques, el desarrollo de espinas puede ser independiente del síndrome foliar (Gorné et al. 2021).

Por otra parte, las defensas físicas no solo incluyeron una mayor producción de espinas, sino también modificaciones de ramas individuales y tallos basales, como ha sido documentado en especies sometidas a otros tipos de disturbios (Tálamo y Caziani 2003; Ledesma et al. 2018). Aquí encontramos que el rolado y desarbustado manual condujeron a un aumento en la cantidad de tallos basales tanto a nivel de las plantas individuales como en la comunidad leñosa en su conjunto (Cuadro 4.3, Figura 4.4). Las defensas arquitectónicas buscan limitar el consumo de las hojas, que suelen ser más apetecibles después de un disturbio, como se observó en arbustos de parcelas roladas en Texas (Schindler et al. 2004). Sin embargo, en las parcelas que estudiamos el ganado bovino no representaría una limitante para el crecimiento de las plantas leñosas, ya que son de baja preferencia (Ferrando et al. 2001).

#### 4.5.2 El papel de la variabilidad intra e inter-específica en la variación de los rasgos

Bajo las mismas condiciones climáticas, la variabilidad intraespecífica, en comparación con la interespecífica, fue la principal fuerza que contribuyó a la variación de los rasgos y, posiblemente, a la resiliencia de las comunidades leñosas en las que se implementaron las prácticas de remoción de arbustos (Figura 4.6) (Díaz et al. 1999; Suding et al. 2008). Cuando la variabilidad interespecífica domina, la resistencia a los cambios ambientales tiende a ser menor (Kichenin et al. 2013), mientras que una mayor variabilidad intraespecífica puede amortiguar los efectos de los disturbios (Xiaolong et al. 2018). Si bien la composición florística de arbustos no cambió drásticamente en el rolado (Blanco et al. 2005; Capítulo 2), funcionalmente, no son las mismas que en el pre-disturbio. El desarbustado manual también muestra cambios, pero en este caso, parece estar relacionado con una reducción significativa en la riqueza y abundancia de especies, lo que impacta en las medias ponderadas de la comunidad, además de los ajustes en los rasgos de las especies dominantes (Grime 1998). Las parcelas de bosque conservado y bosque degradado ofrecen mayor diversidad, riqueza de especies, formas de vida, etc. que las parcelas con remoción de arbustos (Capítulo 2), lo cual podría ser fundamental para la resiliencia del ecosistema después de un disturbio (MacGillivray y Grime 1995; Díaz y Cabido 2001).

Aunque, a escala regional, los rasgos de las plantas están influenciados por las condiciones climáticas (Vaieretti et al. 2021), a nivel local y para el tamaño de individuos estudiados, se encontró que las prácticas de remoción de arbustos son fuertes determinantes de las características foliares y de las defensas físicas, y que esas respuestas están asociadas al potencial de la variabilidad intraespecífica (Díaz et al. 1999). Es importante señalar que en este estudio empleamos protocolos estandarizados que comparan los rasgos de individuos de un mismo tamaño en los distintos tratamientos, lo

que podría subestimar parte de la variabilidad intraespecífica debida a la deriva ontogénica. Así, examinar los patrones de cambio en los rasgos fenotípicos durante el crecimiento y desarrollo, en lugar de hacer comparaciones en una edad o tamaño particular, mejora la interpretación funcional de la variación fenotípica (Coleman et al. 1994). Por ello, es posible que las diferencias en la contribución de la variabilidad intraespecífica con la interespecífica sean aún mayores de lo observado (Albert et al. 2010; de Bello et al. 2011).

#### 4.5.3 Cambios en las estrategias de regeneración de la biomasa (rebrote vs. semilla)

En concordancia con nuestra hipótesis, las prácticas de remoción de arbustos cambiaron la proporción de plantas originadas a partir de rebrotes y semillas en comparación con el bosque degradado (Figura 4.7). Sin embargo, esto fue evidente solo en el rolado donde hubo una alta proporción de rebrote. En cambio, en el desarbustado manual la proporción de individuos generados de rebrote o semilla fue similar al del bosque degradado, con la diferencia de que hubo cambios en la composición de especies (Capítulo 2). Los árboles y arbustos combinan estrategias de regeneración para recuperar la biomasa aérea, utilizando tanto el rebrote como el reclutamiento de plantas a partir de semillas. Sin embargo, la magnitud en la que estas estrategias de regeneración son priorizadas por las especies es variable y estaría asociada al tipo de disturbio (Bellingham et al. 2000). Los antecedentes y resultados de esta tesis sugieren que el rebrote contribuye a mantener la composición de especies tras eventos de disturbios intensos de remoción, siendo clave para la resiliencia del ecosistema (Bond y Midgley 2001; Barchuk et al. 2006; Lipoma et al. 2016; Ledesma 2020).

Aunque no caracterizamos el patrón del rebrote (ej. cantidad o altura de rebrotes), los estudios muestran posibles diferencias intra e interespecíficas según la edad de las

plantas, la disponibilidad de nutrientes y la capacidad de almacenar reservas (Chapin 2000; Bellingham et al. 2000; Barchuk et al. 2006; Del Corro 2022). Nuestros resultados sugieren que, independientemente del tamaño de la planta dañada, los arbustos rebrotan después de ser rolados (Figura 4.8). Esto se refleja, por ejemplo, en la alta proporción de individuos pequeños ( $<5$  cm de DBE) que muestran claros signos de rebrote, especialmente en especies dominantes como *L. divaricata*. La similar densidad de plántulas (individuos con diámetro basal  $< 3$  cm) de esta especie tanto en el rolado como en el bosque degradado (Capítulo 2) podría ser consecuencia de la capacidad de rebrote. Sin embargo, este aspecto debe ser estudiado en profundidad en futuras investigaciones, considerando todos los individuos pre y post-disturbio, así como los distintos tamaños de las plantas.

Por otra parte, en concordancia con Del Corro (2020), encontramos que *L. divaricata* mostró un incremento en el área foliar específica en el tratamiento de rolado (Cuadro 4.2). Esto indicaría el cambio hacia una estrategia más adquisitiva del espectro foliar (mayor tasa fotosintética, mayor tasa de crecimiento relativa, etc.) que posiblemente contribuye al éxito y dominio de esta especie en las parcelas sometidas a rolado (Figura 4.8). En contraste, no se identificaron individuos de *L. divaricata* en las parcelas donde se realizó desarbustado manual. Suponemos que las raíces más superficiales de esta especie, en comparación con las de otras especies de arbustos, facilitan su eliminación completa sin dejar tocones con yemas que permitan el rebrote. En ese sentido, se ha demostrado que el uso de distintas herramientas manuales afecta de manera diferente la capacidad de rebrote de esta especie. El uso de picos para desarraigar plantas de *L. divaricata* es más efectivo que otras herramientas manuales (hacha, podón, tijeras de podar, etc.), y generalmente produce la erradicación de esta especie (Martínez Carretero y Dalmaso 2002). Así, en el desarbustado manual, la recuperación de esta especie podría

depender únicamente del banco de semillas del suelo, aunque se ha documentado que esta especie forma un banco de semillas no persistente (Marone et al. 1998).

En el caso de *A. quebracho-blanco*, una de las especies de árboles más importantes en los bosques conservados del Chaco Árido (Morello et al. 1985; Tálamo et al. 2015), encontramos que la densidad y el número de individuos generados por rebrote (7%) fueron escasos (Figura 4.8). Sin embargo, esta última estrategia de persistencia puede ser importante para la supervivencia de plántulas en bosques sometidos a estrés o disturbios (Barchuk et al. 2006). Es relevante notar que, en el bosque degradado, esta especie tampoco era dominante (Figura 4.8), lo cual podría estar relacionado con la larga historia de prácticas como la tala indiscriminada, el sobrepastoreo y el fuego en la región (Natenzon y Olivera 1994; Barchuk y Díaz 1999). En el desarbustado manual la densidad de individuos de *A. quebracho-blanco* fue baja, concentrados en clases diamétricas inferiores (<3 cm de DBE) y sin signos de rebrote. A diferencia de lo observado en los tratamientos evaluados (bosque degradado, rolado y desarbustado manual), el bosque conservado presentó una alta densidad de individuos, pero con una baja proporción de rebrote (Figura 4.8). Concordante con lo encontrado en la reserva Forestal Chancaní (Chaco Árido), estas parcelas de bosque presentan una estructura heterogénea en las clases diamétricas, lo que sugiere que las condiciones para el reclutamiento no ocurren todos los años, más bien muy infrecuentemente (Barchuk y Díaz 1999).

En sistemas altamente disturbados, como el desarbustado manual, cuando el rebrote no es factible o el banco de semillas no es persistente, la recuperación de las poblaciones de árboles podría depender de la colonización a partir de parches de vegetación cercanos (Lipoma et al. 2017). Una limitante es que algunas especies leñosas no son buenas competidoras con los pastos en la etapa de plántulas, lo que lleva a su rápida desaparición de esos bosques (Monegi et al. 2022). Algunas especies (ej. *A. quebracho-blanco*)

requieren de interacciones positivas (facilitación) con especies de arbustos para poder establecer un banco de plántulas persistente. Según Tálamo et al. (2015), el efecto nodriza de arbustos sobre *A. quebracho-blanco* solo es efectivo cuando esos arbustos presentan espinas (resistencia asociativa). En este contexto, el rolado podría ser una práctica más conservadora que el desarbustado manual, en la que los arbustos podrían facilitar la regeneración de árboles (Barchuk et al. 2008; Tálamo et al. 2015).

Consistente con lo informado por Barchuk et al. (2006), las parcelas roladas y con desarbustado manual presentaron una alta proporción de individuos en clases que incluyen plántulas y juveniles. Los juveniles de especies leñosas de la región chaqueña poseen una notable capacidad de rebrote que les confiere una larga persistencia en forma de bancos de juveniles (Barchuk y Díaz 1999; Barchuk et al. 2006). Esto se explicaría como consecuencia de que la remoción de la biomasa aérea estimula el desarrollo de las raíces y, a su vez, restringe el crecimiento aéreo (Barchuk et al. 2006). Se ha asociado a este tipo de estrategias de regeneración con mantener la generación actual, mientras que la estrategia de siembra se ha asociado con favorecer las generaciones futuras (Kruger et al. 1997; James 1984). Este último podría ser el caso de *V. aroma* en el desarbustado manual, que además sugiere la presencia de un banco de semillas persistente de la especie.

El rebrote es la estrategia predominante en el rolado, mientras que la siembra lo es en el desarbustado manual (Figura 4.7). Según Bellingham et al. (2000) es de esperar que los regímenes de disturbios menos graves (que no eliminan toda la biomasa aérea y que son de baja frecuencia) se asocien con mecanismos como el rebrote, mientras que los de mayor severidad se asocian con la regeneración a partir de semillas. En concordancia con la literatura, en las comunidades leñosas sometidas a distintos tipos de disturbios, estas estrategias de regeneración pueden funcionar simultáneamente, pero es común que predomine una de ellas (Bellingham et al. 2000; Kruger 1997; James 1984). Desde el

punto de vista del manejo de los sistemas chaqueños se deberá profundizar el conocimiento en cada una de ellas a nivel de especies y comunidades, a fin de poder conservar y manejar especies importantes para el ecosistema.

#### 4.6 Conclusiones

Las prácticas de remoción de arbustos modifican las estrategias de uso de recursos del espectro foliar de árboles y arbustos, volviéndose más adquisitivos. Además, inducen cambios en las estructuras defensivas -como un aumento en la espinescencia- y en la arquitectura de las plantas (mayor número de ramificaciones y de tallos basales). Estos cambios pueden dar lugar a comunidades dominadas por arbustos y árboles con porte arbustivo, las cuales son funcionalmente distintas que previo al tratamiento. Los cambios en los rasgos foliares y en las estructuras de defensa también se reflejaron a nivel comunitario, como se pudo comprobar a través del análisis de las medias ponderadas, y fueron explicados por una mayor contribución de la variabilidad intraespecífica que de la interespecífica. Por otro lado, el rolado y el desarbustado manual afectaron de manera diferente la estructura de la población de árboles y arbustos, y modificaron la proporción de individuos originados a partir de rebrotes y semillas. Encontramos estructuras irregulares de las poblaciones, con alta densidad de individuos en las clases inferiores ( $<5$  cm DBE) y baja densidad en las superiores ( $>5$  cm DBE). El rebrote fue la principal estrategia de regeneración de la biomasa aérea en el rolado, mientras que la siembra lo fue en el desarbustado manual.

## Capítulo 5

### Discusión y conclusiones generales



Bosque conservado rodeado por un arbustal, Campo Los Cerrillos, La Rioja, Argentina.

## Capítulo 5. Discusión y conclusiones generales

### 5.1 Marco teórico

Los bosques de todo el mundo están experimentando cambios acelerados debido a factores naturales y antrópicos. En los últimos 150 años, fenómenos como el aumento de la cobertura y densidad de arbustos han afectado una amplia gama de ecosistemas, incluyendo pastizales, sabanas y bosques secos (Archer et al. 2010). En particular, los bosques abiertos de zonas áridas están siendo especialmente impactados por este fenómeno global que se ve impulsado por diversos tipos de disturbios (Bestelmeyer et al. 2015). Las actividades como la ganadería y la tala intensiva han incrementado la presión sobre estos bosques, provocando la pérdida de servicios ecosistémicos. Esta situación es especialmente preocupante en la región del Chaco Seco argentino, donde se observa un alarmante retroceso de los bosques nativos.

En el sector más austral del Chaco Seco, conocido como Chaco Árido, se ha observado una variedad de estados de degradación del bosque nativo debido al desarrollo de la ganadería extensiva sin manejo adecuado y la tala intensiva en décadas pasadas (1900 a 1960) (Natenzon y Olivera 1994; Zeballos et al. 2023). Los bosques que han experimentado sobrepastoreo presentan una oferta de forraje limitada y una disminución en la calidad del suelo. Además, se destaca la baja cobertura de especies arbóreas en la mayoría de los bosques degradados. Aunque se han propuesto diferentes enfoques de manejo para mejorar la capacidad de carga ganadera, como ser la remoción de los arbustos y la siembra de especies de pastos exóticos, hasta ahora no se había prestado demasiada atención a la estructura forestal.

En la región chaqueña, las prácticas de remoción de arbustos, como el rolado y el desarbustado manual, se están volviendo cada vez más comunes. El rolado permite perturbar grandes extensiones en un corto período de tiempo. En contraste, el desarbustado manual es utilizado principalmente por pequeños productores con recursos económicos limitados. Estos productores buscan establecer pequeñas reservas de forraje para momentos clave de la gestión ganadera, como por ejemplo la época de parición.

En esta tesis planteamos como objetivo general evaluar a mediano plazo, los efectos del rolado y desarbustado manual en bosques degradados de Los Llanos de La Rioja, sobre la productividad primaria neta aérea, la diversidad de la vegetación, las propiedades físico-químicas del suelo y los rasgos funcionales de especies leñosas asociados al espectro económico foliar y la defensa física contra la herbivoría. En este capítulo, presentamos un resumen de los principales hallazgos y discutimos las contribuciones clave de la tesis. Además, planteamos posibles limitaciones de los resultados presentados y también líneas de investigación que podrían mejorar nuestra comprensión del impacto de las prácticas de remoción de arbustos. Esto podría contribuir al diseño de intervenciones selectivas que sean compatibles con la preservación de la composición botánica, la diversidad funcional, la calidad del suelo, el aumento de la producción forrajera y la restauración del bosque nativo.

## 5.2 Principales resultados de la tesis

A modo de síntesis e integración de los resultados obtenidos en los capítulos de esta tesis (capítulos 2, 3 y 4), se destacan los siguientes aspectos relevantes:

En concordancia con nuestra hipótesis y predicción del capítulo 2, las prácticas de remoción de arbustos tuvieron un impacto significativo en los atributos de la vegetación (cobertura, densidad, riqueza y diversidad), y la respuesta varió según el tipo de disturbio

aplicado (Figuras 2.2; 2.4; 2.5). En general, observamos una reducción en la cobertura de árboles en ambos tratamientos, mientras que la cobertura de arbustos se mantuvo baja en el desarbustado manual y similar al bosque degradado en el rolado. La cobertura de pastos se mantuvo alta (~80%) en el desarbustado manual, a diferencia del rolado (~45%). Sin embargo, el aumento en la cobertura de pastos en ambos tratamientos se atribuye a la siembra dominante de *C. ciliaris*. En el desarbustado manual, la dominancia de dicha especie se asoció a una disminución de la riqueza y diversidad de especies (Figura 2.5). En el caso de las especies leñosas, la capacidad de rebrote observada en el Capítulo 4 puede explicar parcialmente los resultados observados en las parcelas roladas (Figura 4.8).

Por otra parte, se destaca que tanto el rolado como el desarbustado manual reducen la densidad de árboles adultos, pero mantienen la densidad de plántulas y juveniles (Figura 2.4), lo cual es importante para la regeneración del bosque. Sin embargo, en el rolado, especies importantes por su rol ecológico y económico, como *N. flexuosa*, ven reducida la densidad de sus juveniles (Cuadro 2.2). Estos hallazgos resaltan la importancia de considerar la intensidad del disturbio y sus efectos en la composición botánica y estructura de la vegetación a mediano plazo.

Los árboles y arbustos fueron afectados por las prácticas de remoción. Sin embargo, en el rolado, los arbustos se recuperan más rápido. Este grupo funcional muestra la capacidad de compensar la pérdida de biomasa aérea mediante el rebrote basal y el desarrollo de estrategias más adquisitivas en los rasgos foliares, lo cual también los haría mejores competidores frente a la especie de pasto implantada. Aunque la especie implantada puede aprovechar los recursos disponibles en las etapas iniciales post-disturbio, a mediano y largo plazo los arbustos recuperan la biomasa aérea y desarrollan raíces profundas (Fernández y Maseda 2006; Kunst et al. 2016; Ledesma 2020). Esto les

permite, por ejemplo, acceder al agua en etapas críticas y avanzar en la sucesión hacia estados leñosos (Villagra et al. 2011; Bravo et al. 2018). Esto explicaría también la mayor estabilidad en la dinámica del IVN en las parcelas de bosque degradado y conservado (Figura 2.6; Cuadro 2.3). Por otra parte, puede considerarse que el rolado es un tratamiento poco efectivo para el control aéreo de los arbustos, ya que requiere repasos frecuentes, lo que podría resultar económicamente inviable para pequeños productores de Los Llanos de La Rioja.

Los cambios en la dominancia de grupos funcionales de la vegetación (árboles, arbustos, pastos) en el rolado y desarbustado manual tuvieron un impacto negativo en los parámetros de la dinámica del IVN con respecto al bosque degradado (Cuadro 2.3). Específicamente, el valor de la integral anual del IVN, así como los valores máximos y mínimos del IVN, fueron significativamente más bajos en ambos tratamientos de remoción en comparación con el bosque degradado, siendo aún más drásticos en el caso del desarbustado manual, donde también se acortó la longitud de la estación de crecimiento. Por el contrario, tanto el bosque conservado como el bosque degradado mostraron los valores más altos a lo largo de todo el periodo analizado (2013-2018). Esto puede explicarse por las diferencias en la composición botánica entre las parcelas con remoción de arbustos y las de bosque degradado y conservado (Figuras 2.3 y 2.4; Cuadro 2.1), y porque las especies leñosas, en comparación con las herbáceas, suelen ser menos dependientes de la disponibilidad de agua de lluvia (Villagra et al. 2011; Ledesma 2022). La evaluación de las series temporales de IVN, desagregadas en el componente leñoso y herbáceo en el Capítulo 2 (Figura 2.8), también confirmó esta dinámica más estable para las especies leñosas.

Con relación al capítulo 3, la hipótesis y predicción se cumplieron parcialmente, ya que encontramos cambios físicos, pero no químicos en las propiedades del suelo (Figuras

3.2 y 3.3). Además, encontramos cambios en la cobertura de suelo desnudo, mantillo y cobertura de la vegetación (Cuadro 3.1). El rolado mostró valores significativamente más altos de suelo desnudo en comparación con los demás tratamientos. Por otro lado, el desarbustado manual presentó valores de cobertura de la vegetación de más del 90%. Estos resultados están directamente relacionados con los cambios en la cobertura de grupos funcionales de la vegetación estudiados en el Capítulo 2.

Observamos una mayor compactación en la capa superficial del suelo en los tratamientos de remoción de arbustos (Figura 3.2 A y B). Tanto el rolado como el desarbustado manual mostraron valores significativamente más altos de resistencia mecánica y densidad aparente en la capa superficial del suelo (0-15 cm). Además, esta compactación redujo la tasa de infiltración en comparación con el bosque degradado (Figura 3.2 C). Resulta destacable que estudios anteriores en la región chaqueña han informado que las prácticas de remoción mecánica, con el uso de rolos, mejoran las propiedades físicas del suelo (Kunst et al. 2003). Sin embargo, los resultados de esta tesis sugieren que esos efectos beneficiosos podrían perderse a mediano plazo (5-10 años después del disturbio). Esto también se aplica a las características químicas del suelo, ya que se ha relacionado el aumento de la disponibilidad de nutrientes con la mayor incorporación o semi-incorporación de residuos leñosos. Sin embargo, los resultados de esta tesis (Figura 3.3) y estudios previos sugieren que este aumento en la disponibilidad de nutrientes en el suelo podría ser de corta duración (Anriquez et al. 2008).

Es importante destacar que, hasta donde tenemos conocimiento a nivel local, no existen estudios que hayan evaluado los cambios en la calidad físico-química del suelo a mediano y largo plazo en relación con prácticas como el desarbustado manual. Observamos que este tratamiento intensificó la compactación del suelo en comparación con el tratamiento de rolado, a pesar de presentar una alta cobertura de pastos que en

teoría podrían mejorar la estructura del suelo (porosidad, aireación, retención de agua, entre otros aspectos). En este contexto, subrayamos la importancia de conservar las especies leñosas, ya que existe amplia evidencia de su efecto beneficioso en la calidad del suelo y en la conservación de servicios ecosistémicos (Ordoñez et al. 2009; Eldridge y Soliveres 2014; Vaieretti et al. 2021).

Por otra parte, se comprobó la hipótesis y predicción del capítulo 4, que se refiere a los cambios en el espectro foliar, la defensa física y las estrategias de regeneración de las especies leñosas. Las especies sometidas al rolado y al desarbustado manual modificaron su estrategia principal de utilización de los recursos aéreos, lo cual se reflejó en cambios en el espectro económico foliar, pasando de un síndrome conservativo a uno más adquisitivo (Cuadro 4.2). Estos cambios se manifestaron tanto a nivel inter como intraespecífico. Además, los cambios en los rasgos foliares estuvieron acompañados por un incremento en las defensas estructurales, como la espinescencia y el número de ramificaciones y tallos basales (Cuadro 4.3). También observamos que estos patrones de cambio se ampliaron a nivel comunitario, con una significativa contribución de la variabilidad intraespecífica a la variación de total de los rasgos (Figura 4.6).

Finalmente, encontramos que las estrategias de regeneración (rebrote vs. siembra) de las especies de árboles y arbustos estuvieron asociadas al tipo de disturbio (rolado, y desmonte manual) (Figura 4.7). Fue notorio que el rebrote fue la estrategia principal de regeneración de la biomasa aérea de las especies en el rolado, mientras que la siembra fue en el desarbustado manual.

Un aspecto que merece ser tratado en futuras investigaciones es considerar las variaciones en los rasgos de las plantas por efecto de la deriva ontogénica. Como se menciona en el capítulo 4, algunos rasgos, como la producción de espinas pueden variar

con la edad o el tamaño de las plantas. En este caso, se deben considerar todos los tamaños o edades de los individuos para poder comprobar el efecto de un determinado tratamiento en la expresión de los rasgos (Coleman et al. 1994). En nuestro caso, solo se compararon tamaños similares de plantas entre los tratamientos, lo cual debe ser profundizado.

Otra de las limitantes que se deben tener en cuenta en esta tesis es la falta de información de las parcelas previo a ser disturbadas por el rolado y desarbustado manual. Cabe destacar que ampliar la serie temporal de IVN, incluyendo también dos años antes de haber sido aplicadas las prácticas de remoción de arbustos (Figura 2.6), mostró que antes de los disturbios, las parcelas sometidas a rolado y a desarbustado manual tenían el mismo IVN que las parcelas de bosque degradado. Este tipo de enfoques, en donde se reemplaza espacio por tiempo, se basan en la suposición de que es posible identificar áreas y condiciones de referencia que representan la situación previa al disturbio (Paruelo et al. 2005; Volante et al. 2012). Según Volante et al. (2012), una de las principales limitantes es que puede ser difícil identificar áreas de referencia que correspondan a la misma unidad de vegetación y que tengan condiciones ambientales similares. En nuestro caso, trabajamos en campos ganaderos cuya distribución espacial pertenece al mismo sitio ecológico (Figura 1.5, Cuadro 1.1). Por otra parte, el mismo autor menciona que otra de las limitaciones se debe a que las condiciones ambientales de referencia, como las climáticas, pueden cambiar con el tiempo. Si bien no contamos con una gama amplia de datos ambientales, los registros de precipitación de los últimos 10 años no muestran cambios significativos (datos no mostrados).

### 5.3 Implicancias para el manejo ganadero y la gestión de la vegetación

La ganadería extensiva en el Chaco Seco, especialmente en zonas áridas, se enfrenta a un importante desafío: encontrar un equilibrio entre la producción ganadera y la

conservación de la biodiversidad. En un contexto global de cambio climático y la proliferación de arbustos en los bosques secos, las prácticas de remoción de este tipo de bioformas y la siembra de pastos exóticos han surgido como alternativas para aumentar la disponibilidad de forraje para el ganado. No obstante, los resultados obtenidos a lo largo de los capítulos de esta tesis revelan la necesidad de replantear el enfoque de las intervenciones en la vegetación, adoptando una perspectiva más integral que no solo considere la provisión de forraje. Es fundamental considerar los impactos en la estructura, composición y funcionamiento de los ecosistemas, ya que los bosques sujetos a prácticas de remoción de arbustos experimentan cambios significativos en estos aspectos, lo que podría comprometer su sustentabilidad a mediano y largo plazo.

Nuestros resultados sugieren la necesidad de revisar las prácticas de remoción de arbustos aplicadas en la región, así como su frecuencia y magnitud. En este sentido, se ha comprobado que el aumento de la frecuencia de los disturbios puede reducir drásticamente servicios ecosistémicos clave, como el secuestro de carbono (Fernández et al. 2020). Un aspecto indirecto, pero no menos importante, es que a nivel local se ha avanzado en el diseño de estrategias de pastoreo con el objetivo de conservar los diversos grupos funcionales de la vegetación. Un ejemplo de ello es el sistema de pastoreo rotativo '6/6', que implica el pastoreo de parcelas roladas durante la estación de crecimiento, permitiendo así el descanso del bosque degradado (Blanco et al. 2005).

En el Capítulo 3, comprobamos que se producen cambios drásticos en la calidad física del suelo, lo que según otros estudios en la región puede tener un impacto negativo en los servicios de regulación, como la distribución del agua de lluvia (Magliano 2016). Por lo tanto, es importante considerar disturbios de menor magnitud, como el rolado de baja intensidad (RBI) realizado en la porción semiárida del Chaco Seco (Kunst et al. 2016). Además, los nuevos enfoques, como el Manejo de bosques con ganadería integrada

(MBGI), podrían proporcionar nuevos conocimientos que contribuyan tanto a la restauración de la capacidad forrajera a corto plazo como a la estructura forestal a largo plazo.

Es importante tener en cuenta que, si bien hasta el año 2016 solo el 3% de la superficie en la región llana de la provincia de La Rioja estaba implantada con la especie *C. ciliaris* (más de 120.000 ha) (Garay y Agüero 2016), el contexto socio-productivo actual podría llevar a un aumento significativo de las áreas disturbadas para la implantación de esta especie. Según las propuestas de manejo implementadas por instituciones como el INTA, se sugiere que una superficie implantada con *C. ciliaris* de hasta el 10% del establecimiento podría ser suficiente para mejorar o mantener la condición del 90% del bosque degradado restante (Blanco y Vera 2020). Sin embargo, motivados por el aumento de la receptividad ganadera que ofrece esta especie, los productores buscan aumentar estas superficies sin considerar un plan que integre especies leñosas en el sistema productivo.

Nuestros resultados indican que, al menos en el caso del rolado, esta práctica no es un buen controlador de arbustos, ya que la ausencia de una repetición del disturbio conduce a estados estables en los que la comunidad leñosa adquiere rasgos más adquisitivos y desarrolla estructuras defensivas más pronunciadas. Esto también ocurre en el desarbustado manual, aunque el proceso de recuperación de los arbustos es más lento. Además, nuestros resultados también muestran que, en el caso del rolado, después de 5-6 años la oferta de forraje de la pastura implantada disminuye hasta valores similares a los del bosque degradado, no siendo así en el desarbustado manual donde mantiene una cobertura de más del 85%. Sin embargo, en este contexto, las prácticas de remoción estudiadas podrían ofrecer una oportunidad para alcanzar estados con una relación equilibrada pastos/arbustos, y con mayor proporción de árboles. Las técnicas de raleo y

poda de árboles, la protección de renovales, las clausuras temporales para recolección de semillas y posterior siembra de reforestación, etc. podrían mejorar las prácticas de remoción actuales e incluirlas dentro de los objetivos de la ganadería de precisión que se propone en la región de estudio para los próximos años.

Finalmente, se destaca que la región de Los Llanos de La Rioja (~5 millones de hectáreas) posee más de 1 millón de hectáreas de la clase “bosques cerrados” (MAPBIOMAS 2022), que serían formaciones de quebracho (“quebrachales”) con un denso estrato arbustivo (Zeballos et al. 2023). En esta tesis, llamamos a esas formaciones “bosques conservados”. Además, casi 1.2 millones de hectáreas pertenecen a la categoría “bosques densos” y “bosques abiertos”, que según descripciones locales son arbustales densos y abiertos donde actualmente se aplican prácticas de remoción de arbustos para implantar *C. ciliaris*. Tanto en quebrachales (bosques conservados) como en arbustales (bosques degradados) se realiza ganadería extensiva. Actualmente, también se observa la aplicación de prácticas para aumentar la receptividad ganadera en los bosques conservados, por lo que su manejo debe ser cuidadoso.

Según el mapa actual de ordenamiento territorial que exige la ley de bosques N° 26.331, casi 550 mil hectáreas de Los Llanos de La Rioja se encuentran en la categoría amarilla, donde se podrían aplicar prácticas de MBGI o similares. Además, aproximadamente 250 mil hectáreas pertenecen a la categoría roja y se corresponden con la vegetación de los bosques conservados. Es notorio que grandes superficies ocupadas por bosques conservados se encuentran dentro de la categoría amarilla. Esto habilita a la aplicación de disturbios asociados a la ganadería, como los tratados en esta tesis, y podrían conducir a pérdidas importantes de biodiversidad. Por lo tanto, el estudio de las prácticas de remoción de arbustos en estos bosques debe ser considerado a futuro. Los bosques conservados descritos en esta tesis podrían considerarse un estado de referencia

a largo plazo desde el punto de vista forestal. Además, es posible que, con intervenciones menos drásticas (como rolados de baja intensidad y desarbustados selectivos), se puedan mantener niveles adecuados de productividad forrajera para desarrollar ganadería.

#### 5.4 Futuras líneas de investigación

Esta tesis aporta nuevos conocimientos sobre las respuestas de la vegetación, especialmente de las especies leñosas, y la diversidad funcional en general (grupos funcionales, composición de especies, etc.), así como también de los cambios en la calidad físico-química del suelo, que se producen en respuesta a las prácticas de remoción de arbustos (rolado y manual). Estos hallazgos proporcionan una base para la toma de decisiones sobre intervenciones en la vegetación en áreas de actividad ganadera del Chaco Árido. Asimismo, existen aspectos no abordados en esta tesis que merecen ser explorados en futuras investigaciones, como las siguientes:

- *Rasgos funcionales de la comunidad*: consideramos necesario incluir el componente herbáceo en los análisis de rasgos funcionales a nivel de planta y comunidad, debido a su importancia en procesos y servicios ecosistémicos. Además, se destaca la necesidad de incluir la variación fenotípica de los rasgos de las plantas como consecuencia del crecimiento y desarrollo (deriva ontogénica).
- *Estudio de la regeneración de especies leñosas de importancia ecológica y forrajera*: su estudio, considerando incluso las interacciones entre plantas (ej. facilitación), sería de gran importancia en estos bosques disturbados, ya que contribuiría al diseño de estrategias de recuperación del componente forestal.
- *Vínculo de la diversidad funcional con servicios ecosistémicos*: se requiere poder vincular cómo los cambios en la composición, estructura y funcionamiento de la

vegetación afectan diversos servicios ecosistémicos proporcionados por los bosques en sus distintos estados de conservación.

- *Diseño de nuevas estrategias de manejo del balance entre leñosas y herbáceas que sean más compatibles con la recuperación del bosque:* se requiere incluir prácticas como la protección de renovales, poda de formación, enriquecimiento, etc.
- *Determinación del tiempo y la trayectoria de recuperación de parcelas roladas y con desarbustado manual que son abandonados:* Es fundamental comprender las trayectorias a largo plazo que sigue la vegetación en las parcelas disturbadas y posteriormente abandonadas. Es necesario investigar cuán diferentes o similares pueden resultar estas parcelas en comparación con los bosques conservados, así como evaluar la respuesta en la productividad de la especie implantada (*C. ciliaris*).
- *Influencia de las aguadas (represas) en las características del suelo y la vegetación:* Aunque este tema no se aborda en la presente tesis, constituye un factor importante en la composición botánica de las comunidades vegetales del Chaco Árido. También se destaca la necesidad de realizar análisis a escala de micrositios.

## Bibliografía

- Adámoli, J., E. Sennhauser, J. M. Acero, and A. Rescia. 1990. Stress and disturbance: vegetation dynamics in the dry Chaco region of Argentina. *Journal of Biogeography* 17:491–500.
- Adema, E. O., D. E. Buschiazzo, F. J. Babinec, T. E. Rucci, and V. F. Gomez Hermida. 2004. Mechanical control of shrubs in a semiarid region of Argentina and its effect on soil water content and grassland productivity. *Agricultural Water Management* 68:185–194.
- Aide, T. M., M. L. Clark, H. R. Grau, D. López-Carr, M. A. Levy, D. Redo, M. Bonilla-Moheno, G. Riner, M. J. Andrade-Núñez, and M. Muñiz. 2013. Deforestation and Reforestation of Latin America and the Caribbean (2001-2010). *Biotropica* 45:262–271.
- Albert, C. H., W. Thuiller, N. G. Yoccoz, A. Soudant, F. Boucher, P. Saccone, and S. Lavorel. 2010. Intraspecific functional variability: Extent, structure and sources of variation. *Journal of Ecology* 98:604–613.
- Albert, C. H., F. Grassein, F. M. Schurr, G. Vieilledent, and C. Violle. 2011. When and how should intraspecific variability be considered in trait-based plant ecology?. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 13:217–225.
- Alvarez, J. A., P. E. Villagra, M. A. Cony, E. M. Cesca, and J. A. Boninsegna. 2006. Estructura y estado de conservación de los bosques de *Prosopis flexuosa* D.C. (Fabaceae, subfamilia: Mimosoideae) en el noreste de Mendoza (Argentina). *Revista Chilena de Historia Natural* 79:75–87.
- Anriquez A. L., A. Albanesi, C. Kunst, R. Ledesma, C. López, A. Rodriguez Torresi, and J. Godoy. 2005. Rolado de fachineles y calidad de suelos en el Chaco Occidental, Argentina. *Ciencia del Suelo* 23:145–157.
- Anriquez, A. L., R. Ledesma, C. Kunst, and A. S. Albanesi. 2008. El rolado y el agua en los suelos. Pp. 34–42 in C. Kunst, R. R. Ledesma, and M. Navall (eds). *RBI: rolado selectivo de baja intensidad*. Ediciones INTA, Santiago del Estero, Argentina.
- Anriquez, A. L., M. C. Barrionuevo, J. E. Silberman, N. J. Dominguez, J. A. D. Nuñez, and A. S. Albanesi. 2018. Impact of silvopastoral systems on microorganisms related to the N cycle. *Ciencia del Suelo* 36:117–128.
- Ansley, R. J., T. Zhang, and C. Cooper. 2018. Soil moisture, grass production and mesquite resprout architecture following mesquite above-ground mortality. *Water* 10:1243.
- Ansley, R. J., and M. J. Castellano. 2023. Vertical Brush Sculpting for Heterogeneity in Mesquite Savanna: Implementation and Effect on Grass Production. *Rangeland Ecology and Management* 88:12–21.
- Archer, S. R. 2010. Rangeland conservation and shrub encroachment: new perspectives on an old problem. Pp. 53–97 in J. Toit, R. Kock and J. Deutsch (eds). *Wild rangelands: conserving willife while maintaining livestock in semi-arid ecosystems*. Wiley-Blackwell Publishing, Oxford, Reino Unido.

- Archer S.R., E. M. Andersen, K. I. Predick, S. Schwinning, R. J. Steidl R, and S. R. Woods. 2017. Woody plant encroachment: causes and consequences. Pp 25–84 in D. D. Briske (eds). *Rangeland systems*. Springer International Publishing, Nueva York, USA.
- Armani, M., T. Charles-Dominique, K. E. Barton, and K. W. Tomlinson. 2019. Developmental constraints and resource environment shape early emergence and investment in spines in saplings. *Annals of Botany* 124:1133–1142.
- Armani, M., U. M. Goodale, T. Charles-Dominique, K. E. Barton, X. Yao, and K. W. Tomlinson. 2020. Structural defence is coupled with the leaf economic spectrum across saplings of spiny species. *Oikos* 129:740–752.
- Asner, G. P., A. J. Elmore, L. P. Olander, R. E. Martin, and A. T. Harris. 2004. Grazing Systems, Ecosystem Responses, and Global Change. *Annual Review of Environment and Resources* 29:261–299.
- Baldi, G. 2011. La impronta humana sobre la estructura y el funcionamiento de ecosistemas subtropicales secos. Tesis doctoral. Universidad de Buenos Aires, Buenos Aires, Argentina. Pp. 163.
- Baldi, G., and E. G. Jobbágy. 2012. Land use in the dry subtropics: Vegetation composition and production across contrasting human contexts. *Journal of Arid Environments* 76:115–127.
- Barchuk, A. H., E. B. Campos, C. Oviedo, and M. Del Pilar Diaz. 2006a. Supervivencia y crecimiento de plántulas de especies leñosas del Chaco Árido sometidas a remoción de la biomasa aérea. *Ecología Austral* 16:47–61.
- Barchuk, A. H., M. R. Iglesias, and C. Oviedo. 2006b. Rebrote basal de *Aspidosperma quebracho-blanco* en estado de plántula: Mecanismo de persistencia en el Chaco Árido. *Ecología Austral* 16:197–205.
- Barchuk, A. H., M. R. Iglesias, and M. N. Boetto. 2008. Spatial association of *Aspidosperma quebracho-blanco* juveniles with shrubs and conspecific adults in the Arid Chaco, Argentina. *Austral Ecology* 33:775–783.
- Barchuk, A. H., and M. Del Pilar Díaz. 1999. Regeneration and structure of *Aspidosperma quebracho-blanco* Schl. in the Arid Chaco (Cordoba, Argentina). *Forest Ecology and Management* 118:31–36.
- Barger, N. N., S. R. Archer, J. L. Campbell, C. Y. Huang, J. A. Morton, and A. K. Knapp. 2011. Woody plant proliferation in North American drylands: A synthesis of impacts on ecosystem carbon balance. *Journal of Geophysical Research* 116:1–17.
- Bastin, J. F., D. M. Griffith, C. E. R. Lehmann, C. A. E. Strömberg, C. L. Parr, R. T. Pennington, M. Sankaran, J. Ratnam, C. J. Still, R. L. Powell, N. P. Hanan, J. B. Nippert, C. P. Osborne, S. P. Good, T. M. Anderson, R. M. Holdo, J. W. Veldman, G. Durigan, K. W. Tomlinson, W. A. Hoffmann, S. Archibald, and W. J. Bond. 2017. Comment on “The extent of forest in dryland biomes.” *Science* 358:635–638.
- Bellingham, P. J., and A. D. Sparrow. 2000. Resprouting as a life history strategy in woody plant communities. *Oikos* 89:409–416.

- Bestelmeyer, B. T., G. S. Okin, M. C. Duniway, S. R. Archer, N. F. Sayre, J. C. Williamson, and J. E. Herrick. 2015. Desertification, land use, and the transformation of global drylands. *Frontiers in Ecology and the Environment* 13:28–36.
- Biurrun, F. N., M. Cabido, and L. J. Blanco. 2015. Consideraciones sobre la vegetación de La Rioja y su estado de conservación. Pp. 485–503 in R. Casas and G. Albarracín (eds). *El deterioro del suelo y del ambiente en la Argentina*. FECIC, Buenos Aires, Argentina.
- Blanco, L. J., C. A. Ferrando, F. N. Biurrun, E. L. Oriente, P. Namur, D. J. Recalde, and G. Berone. 2005. Vegetation responses to roller chopping and buffelgrass seeding in Argentina. *Rangeland Ecology and Management* 58:219–224.
- Blanco, L. J. 2017. Patrones espaciales y temporales de la productividad primaria neta aérea herbácea y leñosa en el Chaco Árido (Argentina). Tesis doctoral. Universidad de Buenos Aires, Buenos Aires. Argentina. Pp. 221.
- Blanco, L. J., M. Durante, D. Ferrante, R. E. Quiroga, M. Demaría, C. M. Di Bella, E. Adema, W. Agüero, R. Ahumada, M. Andrade, D. N. Arroyo, G. Barraza, S. Behr, D. Bendersky, F. Biurrun, G. Buono, L. Butti, C. Caruso, D. J. Celdran, M. S. Chicahuala, G. Ciari, G. Gaitan, G. García Martínez, C. Kunst, L. Lezana, J. Lopez, L. Luisoni, J. P. Martini, E. Massa, V. Massara Paletto, F. Murray, V. Nakamatsu, G. Oliva, W. Opazo, P. Oricchio, R. Pizzio, G. Siffredi, D. Teruel, V. Torres, V. Utrilla, P. Vargas, P. Vázquez, and M. Villablanca. 2019. Red nacional de monitoreo de pastizales naturales de Argentina: productividad forrajera de la vegetación extrapampeana. *Revista de Investigaciones Agropecuarias* 45:89–108.
- Blanco, J. L., and D. Vera. 2020. Manejo del pastizal en campos ganaderos de La Rioja: ¿alambrados o aguadas?. *Tecnoárido* 2:51–56.
- Boletta, P. E., A. C. Ravelo, A. M. Planchuelo, and M. Grilli. 2006. Assessing deforestation in the Argentine Chaco. *Forest Ecology and Management* 228:108–114.
- Bolnick, D. I., P. Amarasekare, M. S. Araújo, R. Bürger, J. M. Levine, M. Novak, V. H. W. Rudolf, S. J. Schreiber, M. C. Urban, and D. A. Vasseur. 2011. Why intraspecific trait variation matters in community ecology. *Trends in Ecology and Evolution* 26:183–192.
- Bond, W. J., and J. J. Midgley. 2001. Ecology of sprouting in woody plants the persistence niche. *Trends in ecology & evolution* 16:45–51.
- Bowd, E. J., D. B. Lindenmayer, S. C. Banks, and D. P. Blair. 2018. Logging and fire regimes alter plant communities. *Ecological Applications* 28:826–841.
- Bowers, J. E., and M. A. Dimmitt. 1994. Flowering phenology of six woody plants in the northern Sonoran Desert. *Bulletin of the Torrey Botanical Club* 121:215–229.
- Bowman, D. M. J. S., J. K. Balch, P. Artaxo, W. J. Bond, J. M. Carlson, M. A. Cochrane, C. M. D. Antonio, R. S. Defries, J. C. Doyle, S. P. Harrison, F. H. Johnston, J. E. Keeley, and M. A. Krawchuk. 2009. Fire in the Earth System. *Science* 324:481–484.
- Bravo, S., R. Abdala, F. Del Corro, V. Ibáñez-Moro, A. C. Santacruz-García, D. Loto,

- and F. Ojeda. 2018. Regeneración en especies de leñosas nativas del Chaco de Argentina y su respuesta a disturbios. Pp. 127–150 in A. M. Gimenez and B. de M. G. I., (eds). *Los Bosques y el futuro: consolidando un vínculo permanente en educación forestal*. UNSE-UFPR, Santiago del Estero, Argentina.
- Bravo, S. J. 2022. Long-Time Fire Effects in Native Woody Species from Argentine Chaco Region. *Modern Concepts & Developments in Agronomy* 11:1123–1125.
- Bregaglio, N., U. Karlin, and R. Coirini. 2001. Efecto del desmonte selectivo sobre la regeneración de la masa forestal y la producción de pasturas, en el Chaco Árido de la provincia de Córdoba, Argentina. *Multequina* 010:17–24.
- Bucher, E. 1987. Herbivory in arid and semi-arid regions of Argentina. *Revista Chilena de Historia Natural* 60:265–273.
- Calella, H. F., and R. R. Corzo. 2006. *El Chaco Árido de La Rioja: vegetación y suelos*. INTA, Buenos Aires, Argentina.
- Calow, P. 1987. Towards a Definition of Functional Ecology. *Functional Ecology* 1:57–61.
- Carbone, L. M., and R. Aguilar. 2016. Contrasting effects of fire frequency on plant traits of three dominant perennial herbs from Chaco Serrano. *Austral Ecology* 41:778–790.
- Carranza, C., L. Noe, C. Merlo, M. Ledesma, and A. Abril. 2012. Efecto del tipo de desmonte sobre la descomposición de pastos nativos e introducidos en el Chaco Árido de la Argentina. *Revista de Investigaciones Agropecuarias* 38:97–107.
- Chaichi, M. R., M. M. Saravi, and A. Malekian. 2005. Effects of Livestock Trampling on Soil Physical Properties and Vegetation Cover (Case Study: Lar Rangeland, Iran). *International Journal of Agriculture & Biology* 6:904–908.
- Chapin, F. S., E. D. Shule, and A. M. Mooney. 1990. The Ecology and Economics of Storage in Plants. *Annual Review of Ecology and Systematics* 21:423–447.
- Chapin, F. S., E. S. Zavaleta, V. T. Eviner, R. L. Naylor, P. M. Vitousek, H. L. Reynolds, D. U. Hooper, S. Lavorel, O. E. Sala, S. E. Hobbie, M. C. Mack, and S. Díaz. 2000. Consequences of changing biodiversity. *Nature* 405:234–242.
- Cleveland, R. B., W. S. Cleveland, J. E. McRae, and I. Terpenning. 1990. STL: a seasonal-trend Decomposition procedure based on loess. *Journal of Official Statistics* 6:3–73.
- Coirini, R., M. Karlin, G. Llaya, S. Sánchez, A. Contreras, and R. Zapata. 2017. Evaluación de prácticas de desmonte selectivo y clausuras temporales en sistemas degradados del Chaco árido (Argentina). *Revista de Ciencias Ambientales* 51:73–90.
- Coleman, J. S., D. M. McConnaughay, and D. D. Ackerly. 1994. Interpreting phenotypic variation in plants. *TREE* 9:187–191.
- Conti, G., L. Enrico, P. Jaureguiberry, A. Cuchietti, M. L. Lipoma, and D. Cabrol. 2018. El rol de la diversidad funcional en la provisión de múltiples servicios ecosistémicos:

- un análisis empírico en el Chaco Seco de Córdoba, Argentina central. *Ecosistemas* 27:60–74.
- Conti, G., E. Kowaljow, F. Baptist, C. Rumpel, A. Cuchietti, N. Pérez Harguindeguy, and S. Díaz. 2016. Altered soil carbon dynamics under different land-use regimes in subtropical seasonally-dry forests of central Argentina. *Plant and Soil* 403:375–387.
- Conti, G., N. Pérez-Harguindeguy, F. Quétier, L. D. Gorné, P. Jaureguiberry, G. A. Bertone, L. Enrico, A. Cuchietti, and S. Díaz. 2014. Large changes in carbon storage under different land-use regimes in subtropical seasonally dry forests of southern South America. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 197:68–76.
- Cotroneo, S. M., E. J. Jacobo, M. M. Brassiolo, and R. A. Golluscio. 2021. Forest degradation and short-term seasonal exclosure effects on biotic and abiotic factors linked to rangeland rehabilitation in semiarid Chaco, Argentina. *Arid Land Research and Management* 36:1–20.
- Dannehyrolles, V., S. Dupuis, G. Fortin, M. Leroyer, A. de Römer, R. Terrail, M. Vellend, Y. Boucher, J. Laflamme, Y. Bergeron, and D. Arseneault. 2019. Stronger influence of anthropogenic disturbance than climate change on century-scale compositional changes in northern forests. *Nature Communications* 10:1–7.
- Daryanto, S., D. J. Eldridge, and L. Wang. 2013. Spatial patterns of infiltration vary with disturbance in a shrub-encroached woodland. *Geomorphology* 194:57–64.
- De Baets, S., J. Poesen, A. Knapen, G. G. Barberá, and J. A. Navarro. 2007. Root characteristics of representative Mediterranean plant species and their erosion-reducing potential during concentrated runoff. *Plant and Soil* 294:169–183.
- De Bello, F., S. Lavorel, C. H. Albert, W. Thuiller, K. Grigulis, J. Dolezal, Š. Janeček, and J. Lepš. 2011. Quantifying the relevance of intraspecific trait variability for functional diversity. *Methods in Ecology and Evolution* 2:163–174.
- Del Corro, F. 2023. Comunidades leñosas nativas frente a disturbios antrópicos: un enfoque funcional en el Chaco semiárido, Argentina. Tesis doctoral. Universidad Nacional de Santiago del Estero, Santiago del Estero, Argentina. Pp. 130.
- Di Bella, C. M., J. M. Paruelo, J. E. Becerra, C. Bacour, and F. Baret. 2004. Effect of senescent leaves on NDVI-based estimates of fAPAR: Experimental and modelling evidences. *International Journal of Remote Sensing* 25:5415–5427.
- Di Rienzo, J. A., F. Casanoves, M. G. Balzarini, L. Gonzales, M. Tablada, and C. W. Robledo. 2008. InfoStat versión 2008. Grupo InfoStat-Universidad Nacional de Córdoba, Argentina.
- Díaz, S., M. Cabido, M. Zak, E. Martínez Carretero, and J. Aranibar. 1999. Plant functional traits, ecosystem structure and land-use history along a climatic gradient in central-western Argentina. *Journal of Vegetation Science* 10:651–660.
- Díaz, S., and M. Cabido. 2001. Vive la différence: Plant functional diversity matters to ecosystem processes. *Trends in Ecology and Evolution* 16:646–655.
- Díaz, S., J. Kattge, J. H. C. Cornelissen, I. J. Wright, S. Lavorel, S. Dray, B. Reu, M. Kleyer, C. Wirth, I. Colin Prentice, E. Garnier, G. Bönisch, M. Westoby, H. Poorter,

- P. B. Reich, A. T. Moles, J. Dickie, A. N. Gillison, A. E. Zanne, J. Chave, S. Joseph Wright, S. N. Sheremet Ev, H. Jactel, C. Baraloto, B. Cerabolini, S. Pierce, B. Shipley, D. Kirkup, F. Casanoves, J. S. Joswig, A. Günther, V. Falczuk, N. Rüger, M. D. Mahecha, and L. D. Gorné. 2016. The global spectrum of plant form and function. *Nature* 529:167–171.
- Ding, J., and D. J. Eldridge. 2019. Contrasting global effects of woody plant removal on ecosystem structure, function and composition. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 39:125–460.
- D’Odorico, P., G. S. Okin, and B. T. Bestelmeyer. 2012. A synthetic review of feedbacks and drivers of shrub encroachment in arid grasslands. *Ecohydrology* 5:520–530.
- Eldridge, D. J., M. A. Bowker, F. T. Maestre, E. Roger, J. F. Reynolds, and W. G. Whitford. 2011. Impacts of shrub encroachment on ecosystem structure and functioning: towards a global synthesis. *Ecology Letters* 14:709–722.
- Eldridge, D. J., and S. Soliveres. 2014. Are shrubs really a sign of declining ecosystem function? Disentangling the myths and truths of woody encroachment in Australia. *Australian Journal of Botany* 62:594–608.
- Eldridge, D. J., G. Beecham, and J. B. Grace. 2015. Do shrubs reduce the adverse effects of grazing on soil properties ?. *Ecohydrology* 8:1503-1513.
- Fajardo, A., and F. I. Piper. 2011. Intraspecific trait variation and covariation in a widespread tree species (*Nothofagus pumilio*) in southern Chile. *New Phytologist* 189:259–271.
- Fernández, P. D., Y. Le Polain de Waroux, E. G. Jobbágy, D. E. Loto, and I. N. Gasparri. 2020. A hard-to-keep promise: vegetation use and aboveground carbon storage in silvopastures of the Dry Chaco. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 303:107117.
- Fernández, R. J., and P. H. Maseda. 2006. Ecofisiología de arbustivas: Reconocimiento de síndromes para un mejor diagnóstico de la situación de arbustización. Pp. 47-55 *in* Jornadas de actualización técnica de Control y manejo del renoval. INTA-CREA, Universidad Nacional de Santiago del Estero.
- Ferrando, C. A., E. L. Oriente, F. N. Biurrun, D. J. Recalde, and P. Namur. 2001. Utilizacion de especies nativas por el ganado bovino en un ecosistema de los Llanos de La Rioja. Pp. 76-77 *in* Resúmenes I Congreso Nacional sobre Manejo de Pastizales Naturales. INTA-Centro Regional Santa Fe-Asociación Argentina para el Manejo de Pastizales Naturales.
- Flombaum, P., and O. E. Sala. 2008. Higher effect of plant species diversity on productivity in natural than artificial ecosystems. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 105:6087–6090.
- Funk, J. L., J. E. Larson, G. M. Ames, B. J. Butterfield, J. Cavender-Bares, J. Firn, D. C. Laughlin, A. E. Sutton-Grier, L. Williams, and J. Wright. 2017. Revisiting the Holy Grail: using plant functional traits to understand ecological processes. *Biological Reviews* 92:1156–1173.
- Garay, D. D., and J. Agüero. 2018. Determinación de áreas implantadas con buffel grass

- (*Cenchrus ciliaris* L.) en los Llanos de La Rioja. Ediciones INTA, La Rioja, Argentina.
- Garnier, E., J. Cortez, G. Billès, M. L. Navas, C. Roumet, M. Debussche, G. Laurent, A. Blanchard, D. Aubry, A. Bellmann, C. Neill, and J. P. Toussaint. 2004. Plant functional markers capture ecosystem properties during secondary succession. *Ecology* 85:2630–2637.
- Gasparri, N. I., H. R. Grau, and J. Gutiérrez Angonese. 2013. Linkages between soybean and neotropical deforestation: Coupling and transient decoupling dynamics in a multi-decadal analysis. *Global Environmental Change* 23:1605–1614.
- Gorné, L. D., S. Díaz, V. Minden, Y. Onoda, K. Kramer, C. Muir, S. T. Michaletz, S. Lavorel, J. Sharpe, S. Jansen, M. Slot, E. Chacon, and G. Boenisch. 2021. The acquisitive-conservative axis of leaf trait variation emerges even in homogeneous environments. *Annals of Botany* 129:709–721.
- Gorné, L. D., and S. Díaz. 2022. Herbivory, intraspecific trait variability and back to herbivory. *Oikos* 2022:e09054.
- Grime, J. P. 1977. Evidence for the existence of three primary strategies in plants and its relevance to ecological and evolutionary theor. *American Naturalist* 111:1169–1194.
- Grime, J. P. 1998. Benefits of plant diversity ti ecosystems: immediate, filter and founder effects. *Journal of Ecology* 86:902–910.
- Grossman, R. B., B. R. Brasher, D. P. Franzmeier, and J. L. Walker. 1968. Linear extensibility as calculated from natural-clod bulk density measurements. *Soil Science Society of America Journal* 32:570–573.
- Guevara, A., I. Garzarón, S. A. Castrillo, E. J. Condori, G. S. Córdoba, M. Méndez, J. M. Caro, F. Reckziegel, and M. R. Camardelli. 2024. Sustainable dry forest management for cattle ranching: The effects of deschampado practices on the shrub layer and the light environment in comparison to roller chopping. *Forest Ecology and Management* 560:121826.
- Guevara, J. C., E. G. Grünwaldt, O. R. Estevez, A. J. Bisigato, L. J. Blanco, F. N. Biurrun, C. A. Ferrando, C. C. Chirino, E. Morici, B. Fernández, L. I. Allegratti, and C. B. Passera. 2009. Range and livestock production in the Monte Desert, Argentina. *Journal of Arid Environments* 73:228–237.
- Hansen, M. C., P. V. Potapov, R. Moore, M. Hancher, S. A. Turubanova, A. Tyukavina, D. Thau, S. V. Stehman, S. J. Goetz, T. R. Loveland, A. Kommareddy, A. Egorov, L. Chini, C. O. Justice, and J. R. G. Townshend. 2013. High-resolution global maps of 21st-century forest cover change. *Science* 342:850–853.
- Harmon, M. E., B. G. Fasth, M. Yatskov, D. Kastendick, J. Rock, and C. W. Woodall. 2020. Release of coarse woody detritus-related carbon: A synthesis across forest biomes. *Carbon Balance and Management* 15:1–21.
- Hulshof, C. M., and N. G. Swenson. 2010. Variation in leaf functional trait values within and across individuals and species: an example from a Costa Rican dry forest. *Functional Ecology* 24:217–223.

- Huxman, T. E., B. P. Wilcox, D. D. Breshears, R. L. Scott, K. A. Snyder, E. E. Small, K. Hultine, W. T. Pockman, and R. B. Jackson. 2005. Ecohydrological implications of woody plant encroachment. *Ecology* 86:308–319.
- James, S. 1984. Lignotubers and burls: their structure, function and ecological significance in mediterranean ecosystems. *Botanical review* 50:225–266.
- Jaureguiberry, P., A. Cuchietti, L. D. Gorné, G. A. Bertone, and S. Díaz. 2020. Post-fire resprouting capacity of seasonally dry forest species-two quantitative indices. *Forest Ecology and Management* 473:118267.
- Jönsson, P., and L. Eklundh. 2004. TIMESAT: a program for analyzing time-series of satellite sensor data. *Computers and Geosciences* 30:833–845.
- Jung, V., C. H. Albert, C. Violle, G. Kunstler, G. Loucougaray, and T. Spiegelberger. 2014. Intraspecific trait variability mediates the response of subalpine grassland communities to extreme drought events. *Journal of Ecology* 102:45–53.
- Karlin, M. S., R. O. Coirini, A. Ringuelet, J. R. Bernasconi Salazar, A. Cora, A. M. Contreras, M. B. Bravo, and E. V. Buffa. 2021. Biophysical evaluation of fertility islands in the Arid Chaco (Argentina). *AgriScientia* 38:1–13.
- Kattge, J., S. Díaz, S. Lavorel, I. C. Prentice, P. Leadley, G. Bönsch, E. Garnier, M. Westoby, P. B. Reich, I. J. Wright, J. H. C. Cornelissen, C. Violle, S. P. Harrison, P. M. Van Bodegom, M. Reichstein, B. J. Enquist, N. A. Soudzilovskaia, D. D. Ackerly, M. Anand, O. Atkin, M. Bahn, T. R. Baker, D. Baldocchi, R. Bekker, C. C. Blanco, B. Blonder, W. J. Bond, R. Bradstock, D. E. Bunker, F. Casanoves, J. Cavender-Bares, J. Q. Chambers, F. S. Chapin, J. Chave, D. Coomes, W. K. Cornwell, J. M. Craine, B. H. Dobrin, L. Duarte, W. Durka, J. Elser, G. Esser, M. Estiarte, W. F. Fagan, J. Fang, F. Fernández-Méndez, A. Fidelis, B. Finegan, O. Flores, H. Ford, D. Frank, G. T. Freschet, N. M. Fyllas, R. V. Gallagher, W. A. Green, A. G. Gutierrez, T. Hickler, S. I. Higgins, J. G. Hodgson, A. Jalili, S. Jansen, C. A. Joly, A. J. Kerkhoff, D. Kirkup, K. Kitajima, M. Kleyer, S. Klotz, J. M. H. Knops, K. Kramer, I. Kühn, H. Kurokawa, D. Laughlin, T. D. Lee, M. Leishman, F. Lens, T. Lenz, S. L. Lewis, J. Lloyd, J. Llusià, F. Louault, S. Ma, M. D. Mahecha, P. Manning, T. Massad, B. E. Medlyn, J. Messier, A. T. Moles, S. C. Müller, K. Nadrowski, S. Naeem, Ü. Niinemets, S. Nöllert, A. Nüske, R. Ogaya, J. Oleksyn, V. G. Onipchenko, Y. Onoda, J. Ordoñez, G. Overbeck, W. A. Ozinga, S. Patiño, S. Paula, J. G. Pausas, J. Peñuelas, O. L. Phillips, V. Pillar, H. Poorter, L. Poorter, P. Poschlod, A. Prinzing, R. Proulx, A. Rammig, S. Reinsch, B. Reu, L. Sack, B. Salgado-Negret, J. Sardans, S. Shiodera, B. Shipley, A. Siefert, E. Sosinski, J. F. Soussana, E. Swaine, N. Swenson, K. Thompson, P. Thornton, M. Waldram, E. Weiher, M. White, S. White, S. J. Wright, B. Yguel, S. Zaehle, A. E. Zanne, and C. Wirth. 2011. TRY - a global database of plant traits. *Global Change Biology* 17:2905–2935.
- Kichenin, E., D. A. Wardle, D. A. Peltzer, C. W. Morse, and G. T. Freschet. 2013. Contrasting effects of plant inter- and intraspecific variation on community-level trait measures along an environmental gradient. *Functional Ecology* 27:1254–1261.
- Kruger, L. M., J. J. Midgley, and R. M. Cowling. 1997. Resprouters vs reseeders in South African forest trees; a model based on forest canopy height. *Functional Ecology*

11:101–105.

- Kunst, C., R. Ledesma, M. B. Nickish, G. Angella, D. Prieto, and J. Godoy. 2003. Rolado de fachinales e infiltración de agua en el suelo en el Chaco occidental argentino. *Revista de Investigaciones Agropecuarias* 32:105–122.
- Kunst, C., R. Ledesma, and M. Navall. 2008. Rolado selectivo de baja intensidad. INTA, Santiago del Estero, Argentina.
- Kunst, C., R. Ledesma, S. Bravo, A. Albanesi, A. Anriquez, H. van Meer, and J. Godoy. 2012. Disrupting woody steady states in the Chaco region (Argentina): responses to combined disturbance treatments. *Ecological Engineering* 42:42–53.
- Kunst, C., M. Navall, R. Ledesma, J. Silberman, A. Anríquez, D. Coria, S. Bravo, A. Gomez, A. Albanesi, D. Grasso, J. A. Dominguez Nuñez, A. Gonzalez, P. Tomsic, and J. Godoy. 2016. Silvopastoral systems in the western Chaco region, Argentina. Pp 63–87 in P. L. Peri, F. Dube, and A. Varella (eds). *Silvopastoral Systems in Southern South America*. Springer International Publishing, Switzerland.
- Lavorel, S., and E. Garnier. 2002. Predicting changes in community composition and ecosystem functioning from plant traits: revisiting the Holy Grail. *Functional Ecology* 16:545–556.
- Ledesma, R. R., A. Elías, C. Kunst, V. Navarrete, and J. Godoy. 2018. Efecto del rolado de baja intensidad (RBI) sobre la distribución radical de pastos y arbustos en un bosque del Chaco occidental. *Revista de Investigaciones Agropecuarias* 44:121–128.
- Ledesma, R. R. 2020. Mecanismos de coexistencia pastos-arbustos en sitios ecológicos del Chaco semiárido. Tesis doctoral. Universidad de Buenos Aires, Buenos Aires, Argentina. Pp. 165.
- Lepš, J., F. de Bello, P. Šmilauer, and J. Doležal. 2011. Community trait response to environment: disentangling species turnover vs intraspecific trait variability effects. *Ecography* 34:856–863.
- Lipoma, M. L., D. E. Gurvich, C. Urcelay, and S. Díaz. 2016. Plant community resilience in the face of fire: experimental evidence from a semi-arid shrubland. *Austral Ecology* 41:501–511.
- Lipoma, M. L., G. Funes, and S. Díaz. 2017. Fire effects on the soil seed bank and post-fire resilience of a semi-arid shrubland in central Argentina. *Austral Ecology* 43:46–55.
- Lizzi, J. M., and M. F. Garbulsky. 2023. Precipitation controls the annual net primary productivity in sown pastures across a precipitation gradient in dry subtropical Chaco. *Journal of Arid Environments* 208:104863.
- Lloret, F., H. Estevan, J. Vayreda, and J. Terradas. 2005. Fire regenerative syndromes of forest woody species across fire and climatic gradients. *Oecologia* 146:461–468.
- Loto, D., and S. Bravo. 2020. Species composition, structure, and functional traits in Argentine Chaco forests under two different disturbance histories. *Ecological Indicators* 113:106232.

- Lu, H., M. R. Raupach, T. R. McVicar, and D. J. Barrett. 2003. Decomposition of vegetation cover into woody and herbaceous components using AVHRR NDVI time series. *Remote Sensing of Environment* 86:1–18.
- MacGillivray, C. W., and J. P. Grime. 1995. Testing predictions of the resistance and resilience of vegetation subjected to extreme events. *Functional Ecology* 9:640–649.
- Magliano, P. N. 2016. Dinámica superficial del agua en el Chaco Seco : el papel de las precipitaciones y de la cobertura vegetal. Tesis doctoral. Universidad de Buenos Aires, Buenos Aires, Argentina. Pp. 113.
- Magliano, P. N., R. J. Fernández, E. L. Florio, F. Murray, and E. G. Jobbágy. 2017. Soil physical changes after conversion of woodlands to pastures in Dry Chaco rangelands (Argentina). *Rangeland Ecology and Management* 70:225–229.
- Magliano, P. N., J. I. Whitworth-Hulse, E. L. Florio, E. C. Aguirre, and L. J. Blanco. 2019. Interception loss, throughfall and stemflow by *Larrea divaricata*: the role of rainfall characteristics and plant morphological attributes. *Ecological Research* 34:1–12.
- Magliano, P. N., D. D. Breshears, F. Murray, M. J. Niborski, M. D. Noretto, C. B. Zou, and E. G. Jobágy. 2023. South American Dry Chaco rangelands: positive effects of cattle trampling and transit on ecohydrological functioning. *Ecological Applications* 33: e2800.
- Marchesini, V. A. 2011. Cambios en el uso de la tierra y el balance de agua en ecosistemas semiáridos : el desmonte selectivo en el Chaco árido analizado a diferentes escalas espaciales. Tesis doctoral. Universidad de Buenos Aires, Buenos Aires. Argentina. Pp. 119.
- Marchesini, V. A., R. J. Fernández, J. F. Reynolds, J. A. Sobrino, and C. M. Di Bella. 2015. Changes in evapotranspiration and phenology as consequences of shrub removal in dry forests of central Argentina. *Ecohydrology* 8:1304–1311.
- Marone, L., B. E. Rossi, and M. E. Horno. 1998. Timing and spatial patterning of seed dispersal and redistribution in a South American warm desert. *Plant Ecology* 137:143–150.
- Marquez, V., L. M. Carbone, A. L. Chiapero, L. Ashworth, A. A. Calviño, F. Zamudio, and R. Aguilar. 2022. Silvopastoral and peasant management effects on vegetation and soil quality in the arid chaco of central Argentina. *Journal of Arid Environments* 206:104845.
- Martinez Carretero, E., and A. Dalmasso. 2002. Response to cutting of *Larrea divaricata* and *L. cuneifolia* in Argentina. *Applied Vegetation Science* 5:127–133.
- Martinez Pastur, G. J., T. Schlichter, S. D. Matteucci, J. H. Gowda, A. H. Herrera, M. Toro Manríquez, M. V. Lencinas, J. M. Cellini, and P. L. Peri. 2020. Synergies and trade-offs on national conservation policy and agro-forestry management over forest loss in Argentina during the last decade. Pp 135–155 in C. Lorenzo (eds). *Latin America in times of global environmental change*. Springer, Cham, Suiza.
- Martinez Pastur, G., M. M. Amoroso, G. Baldi, M. D. Barrera, A. D. Brown, L. M. Chauchard, L. Galetto, L. A. Garibaldi, I. Gasparri, S. M. Kees, S. D. Matteucci, N.

- Politi, F. A. Roig, and P. L. Peri. 2023. ¿ Qué es un bosque nativo en la Argentina ? Marco conceptual para una correcta definición de acuerdo con las políticas institucionales nacionales y el conocimiento científico disponible. *Ecología Austral* 33:152–169.
- Meglioli, P. A. 2015. Efectos de los disturbios provocados por puestos ganaderos sobre el complejo agua-suelo-vegetación en ecosistemas áridos acoplados al acuífero freático. Tesis doctoral. Universidad Nacional de Cuyo, Mendoza, Argentina. Pp. 158.
- Messier, J., B. J. McGill, and M. J. Lechowicz. 2010. How do traits vary across ecological scales? a case for trait-based ecology. *Ecology Letters* 13:838–848.
- Miles, L., A. C. Newton, R. S. DeFries, C. Ravilious, I. May, S. Blyth, V. Kapos, and J. E. Gordon. 2006. A global overview of the conservation status of tropical dry forests. *Journal of Biogeography* 33:491–505.
- Moles, A.T., B. Peco, I. R. Wallis, W. J. Foley, A. G. B. Poore, E. W. Seabloom, P. A. Vesk, A. J. Bisigato, L. Cella-Pizarro, C. J. Clark, P. S. Cohen, W. K. Cornwell, W. Edwards, R. Ejrnæs, T. Gonzales-Ojeda, B. J. Graae, G. Hay, F. C. Lumbwe, B. Magaña-Rodríguez, B. D. Moore, P. L. Peri, J. R. Poulsen, J. C. Stegen, R. Veldtman, H. Von Zeipel, N. R. Andrew, S. L. Boulter, E. T. Borer, J. H. C. Cornelissen, A. G. Farji-Brener, J. L. De Gabriel, E. Jurado, L. A. Kyhn, B. Low, C. P. H. Mulder, K. Reardon-Smith, J. Rodríguez-Velázquez, A. De Fortier, Z. Zheng, P. G. Blendinger, B. J. Enquist, J. M. Facelli, T. Knight, J. D. Majer, M. Martínez-Ramos, P. McQuillan, and F. K. C. Hui. (2013). Correlations between physical and chemical defences in plants: tradeoffs, syndromes, or just many different ways to skin a herbivorous cat?. *New Phytologist* 198:252–263
- Monegi, P., N. R. Mkhize, T. J. Tjelele, D. Ward, and Z. Tsvuura. 2022. The impact of tree removal on standing grass biomass, seedling establishment and growth of woody species. *The Rangeland Journal* 44:25–32.
- Morello, J., L.A. Sancholuz, and C.A. Blanco. 1985. Estudio Macroecológico de los Llanos de La Rioja . Administracion de Parques Nacionales, Buenos aires, Argentina.
- Münzbergová, Z., V. Hadincová, H. Skálová, and V. Vandvik. 2017. Genetic differentiation and plasticity interact along temperature and precipitation gradients to determine plant performance under climate change. *Journal of Ecology* 105:1358–1373.
- Namur, P., J. M. Tessi, R. E. Avila, H. A. Retore, and C. A. Ferrando. 2014. Buffel grass: generalidades, implantacion y manejo para recuperacion de areas degradadas. Ediciones INTA, La Rioja, Argentina.
- Natenzon, C. E., and G. Olivera. 1994. La tala del bosque en los Llanos de La Rioja (1900-1960). *Desarrollo Económico* 34:263.
- Navall, M. 2011. Otra mirada del control del renoval: la integración silvopastoril. Pp. 39-47 in jornada de actualización técnica sobre manejo y control de renoval. INTA-CREA-Sociedad Rural Zonal de Frias.

- Nosetto, M. D., E. Luna Toledo, P. N. Magliano, P. Figuerola, L. J. Blanco, and E. G. Jobbágy. 2020. Contrasting CO<sub>2</sub> and water vapour fluxes in dry forest and pasture sites of central Argentina. *Ecohydrology*:1–15.
- Oosterheld, M., and S. J. McNaughton. 1988. Intraspecific variation in the response of *Themeda triandra* to defoliation: the effect of time of recovery and growth rates on compensatory growth. *Oecologia* 77:181–186.
- Ordoñez, J. C., P. M. Van Bodegom, J. P. M. Witte, I. J. Wright, P. B. Reich, and R. Aerts. 2009. A global study of relationships between leaf traits, climate and soil measures of nutrient fertility. *Global Ecology and Biogeography* 18:137–149.
- Paruelo, J. M., H. E. Epstein, W. K. Lauenroth, and I. C. Burke. 1997. ANPP estimates from NDVI for the central grassland region of the United States. *Ecology* 78:953–958.
- Paruelo, J. M., G. Pineiro, C. Oyonarte, D. Alcaraz-Segura, J. Cabello, and P. Escribano. 2005. Temporal and spatial patterns of ecosystem functioning in protected arid areas of Southeastern Spain. *Applied Vegetation Science* 8:93–102.
- Passera, C. B., A. D. Dalmaso, and O. Borsetto. 1983. Método del Point Quadrat Modificado. Pp. 135–152 in *Taller de arbustos forrajeros-Actas del II taller de arbustos forrajeros*. FAO-IADIZA, Mendoza, Argentina.
- Pennington, R. T., D. E. Prado, and C. A. Pendry. 2000. Neotropical seasonally dry forests and Quaternary vegetation changes. *Journal of Biogeography* 27:261–273.
- Peng, H. Y., X. Y. Li, G. Y. Li, Z. H. Zhang, S. Y. Zhang, L. Li, G. Q. Zhao, Z. Y. Jiang, and Y. J. Ma. 2013. Shrub encroachment with increasing anthropogenic disturbance in the semiarid inner Mongolian grasslands of China. *Catena* 109:39–48.
- Pérez Harguindeguy, N., S. Díaz, F. Vendramini, J. H. C. Cornelissen, D. E. Gurvich, and M. Cabido. 2003. Leaf traits and herbivore selection in the field and in cafeteria experiments. *Austral Ecology* 28:642–650.
- Pérez-Harguindeguy, N., S. Díaz, E. Garnier, S. Lavorel, H. Poorter, P. Jaureguiberry, M. S. Bret-Harte, W. K. Cornwell, J. M. Craine, D. E. Gurvich, C. Urcelay, E. J. Veneklaas, P. B. Reich, L. Poorter, I. J. Wright, P. Ray, L. Enrico, J. G. Pausas, A. C. De Vos, N. Buchmann, G. Funes, F. Quétier, J. G. Hodgson, K. Thompson, H. D. Morgan, H. ter Steege, M. G. A. van der Heijden, L. Sack, B. Blonder, P. Poschlod, M. V. Vaieretti, G. Conti, A. C. Staver, S. Aquino, and J. H. C. Cornelissen. 2013. Nuevo manual para la medición estandarizada de caracteres funcionales de plantas. *Australian Journal of Botany* 61:167–234.
- Pérez-Harguindeguy, N., A. M. Cingolani, N. Scientific, L. Enrico, M. V. Vaieretti, M. A. Giorgis, M. L. Moreno, V. Falczuk, D. E. Gurvich, G. A. Bertone, S. M. Díaz, and M. R. Cabido. 2022. How human-induced transitions from forest to treeless ecosystems affect litter decomposition. *Ecología Austral* 32:716–733.
- Peri, P. L., G. Martínez-Pastur, and T. Schlichter. 2021. Uso sostenible del bosque: aportes desde la silvicultura Argentina. Ministerio de Ambiente y Desarrollo Sostenible, Buenos Aires, Argentina.
- Piñeiro, G., M. Oosterheld, and J. M. Paruelo. 2006. Seasonal variation in aboveground

- production and radiation-use efficiency of temperate rangelands estimated through remote sensing. *Ecosystems* 9:357–373.
- Ragonese, A., and J. C. Castiglioni. 1970. La vegetación del Parque Chaqueño. *Boletín de la Sociedad Argentina de Botánica* 11:133–160.
- Raunkiaer, C. 1934. The life forms of plants and statistical plant geography. Clarendon Press, Oxford, Reino Unido.
- R Core Team (2022). R: A Language and Environment for Statistical Computing. R Foundation for Statistical Computing.
- Reich, P. B. 2014. The world-wide “fast-slow” plant economics spectrum: a traits manifesto. *Journal of Ecology* 102:275–301.
- Rejžek, M., R. D. Coria, C. Kunst, M. Svátek, J. Kvasnica, M. Navall, R. Ledesma, A. Gómez, and R. Matula. 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.
- Rogel, T. G., and R. J. Fernández Aldúncin. 2013. Pequeños productores del Chaco Árido del oeste argentino: sus perspectivas socioeconómicas. *UNLaR Ciencia* 1:19–26
- Rueda, C. V., G. Baldi, S. R. Verón, and E. G. Jobbágy. 2013. Apropiación humana de la producción primaria en el Chaco Seco. *Ecología Austral* 23:44–54.
- Sala, O. E., and F. T. Maestre. 2014. Grass-woodland transitions: determinants and consequences for ecosystem functioning and provisioning of services. *Journal of Ecology* 102:1357–1362.
- Salgado-Negret, B., Paz, H. 2015. Escalando de los rasgos funcionales a procesos poblacionales, comunitarios y ecosistémicos. Pp. 12-35 in Salgado-Negret, B. (eds). La ecología funcional como aproximación al estudio, manejo y conservación de la biodiversidad: protocolos y aplicaciones. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt, Bogotá, Colombia.
- Schindler, J. R., T. E. Fulbright, and T. D. A. Forbes. 2004. Long-term effects of roller chopping on antiherbivore defenses in three shrub species. *Journal of Arid Environments* 56:181–192.
- Schwinning, S., and O. E. Sala. 2004. Hierarchy of responses to resource pulses in arid and semi-arid ecosystems. *Oecologia* 141:211–220.
- Shannon, C. E., and W. Weaver. 1949. The mathematical theory of communication. University of Illinois Press:Urbana, Illinois, USA.
- Siefert, A., C. Violle, L. Chalmandrier, C. H. Albert, A. Taudiere, A. Fajardo, L. W. Aarssen, C. Baraloto, M. B. Carlucci, M. V. Cianciaruso, V. de L. Dantas, F. de Bello, L. D. S. Duarte, C. R. Fonseca, G. T. Freschet, S. Gaucherand, N. Gross, K. Hikosaka, B. Jackson, V. Jung, C. Kamiyama, M. Katabuchi, S. W. Kembel, E. Kichenin, N. J. B. Kraft, A. Lagerström, Y. Le Bagousse-Pinguet, Y. Li, N. Mason, J. Messier, T. Nakashizuka, J. M. Overton, D. A. Peltzer, I. M. Pérez-Ramos, V. D. Pillar, H. C. Prentice, S. Richardson, T. Sasaki, B. S. Schamp, C. Schöb, B. Shipley, M. Sundqvist, M. T. Sykes, M. Vandewalle, and D. A. Wardle. 2015. A global meta-

- analysis of the relative extent of intraspecific trait variation in plant communities. *Ecology Letters* 18:1406–1419.
- Siefert, A., and M. E. Ritchie. 2016. Intraspecific trait variation drives functional responses of old-field plant communities to nutrient enrichment. *Oecologia* 181:245–255.
- Silberman, J. E., L. Anriquez, A. J. Dominguez Nuñez, G. Kunst, C., and S. Albanesi, A. 2015. La cobertura arbórea en un sistema silvopastoril del Chaco y su contribución diferencial al suelo. *Ciencia del Suelo* 33:19–29.
- Somovilla Lumbreras, D., R. Paéz, E. G. Jobbágy, and M. D. Nosoetto. 2019. Cambios en el contenido de carbono orgánico del suelo tras el rolado de bosques secos en San Luis (Argentina). *Ecología Austral* 29:112–119.
- Stavi, I., E. D. Ungar, H. Lavee, and P. Sarah. 2008. Grazing-induced spatial variability of soil bulk density and content of moisture, organic carbon and calcium carbonate in a semi-arid rangeland. *Catena* 75:288–296.
- Steinaker, D. F., and S. D. Wilson. 2005. Belowground litter contributions to nitrogen cycling at a northern grassland-forest boundary. *Ecology* 86:2825–2833.
- Steinaker, D. F., E. G. Jobbágy, J. P. Martini, D. N. Arroyo, J. L. Pacheco, and V. A. Marchesini. 2016. Vegetation composition and structure changes following roller-chopping deforestation in central Argentina woodlands. *Journal of Arid Environments* 133:19–24.
- Stevens, N., C. E. R. Lehmann, B. P. Murphy, and G. Durigan. 2017. Savanna woody encroachment is widespread across three continents. *Global Change Biology* 23:235–244.
- Suding, K. N., and L. J. Goldstein. 2008. Testing the Holy Grail framework: using functional traits to predict ecosystem change. *New Phytologist* 180:559–562.
- Szymański, C. R., S. Tabeni, J. A. Alvarez, and C. M. Campos. 2021. Diversity of plants and mammals as indicators of the effects of land management types in woodlands. *Forest Ecosystems* 8:74.
- Tálamo, A., and S. M. Caziani. 2003. Variation in woody vegetation among sites with different disturbance histories in the Argentine Chaco. *Forest Ecology and Management* 184:79–92.
- Tálamo, A., A. H. Barchuk, L. A. Garibaldi, C. E. Trucco, S. Cardozo, and F. Mohr. 2015. Disentangling the effects of shrubs and herbivores on tree regeneration in a dry Chaco forest (Argentina). *Oecologia* 178:847–854.
- Taudiere, A., and C. Violle. 2016. Catia: an R package using functional traits to detect and quantify multi-level community assembly processes. *Ecography* 39:699–708.
- Tilman, D., J. Knops, D. Wedin, P. Reich, M. Ritchie, and E. Siemann. 1997. The Influence of functional diversity and composition on ecosystem processes. *Science* 277:12–15.
- Tomlinson, K. W., F. van Langevelde, D. Ward, H. H. T. Prins, S. de Bie, B. Vosman, E.

- V. S. B. Sampaio, and F. J. Sterck. 2016. Defence against vertebrate herbivores trades off into architectural and low nutrient strategies amongst savanna Fabaceae species. *Oikos* 125:126–136.
- Trigo, C. B. 2018. Efecto de la exclusión de ganado doméstico sobre la estructura y funcionalidad de una comunidad vegetal en el bosque chaqueño semiárido. Tesis doctoral. Universidad Nacional de Córdoba, Córdoba, Argentina. Pp. 175.
- Van Auken, O. W. 2000. Shrub Invasions of North American Semiarid Grasslands. *Annual Review of Ecology and Systematics* 31:197–215.
- Van Auken, O. W. 2009. Causes and consequences of woody plant encroachment into western North American grasslands. *Journal of Environmental Management* 90:2931–2942.
- Vaieretti, M. V., S. Díaz, D. Vile, and E. Garnier. 2007. Two measurement methods of leaf dry matter content produce similar results in a broad range of species. *Annals of Botany* 99:955–958.
- Vaieretti, M. V., M. A. Giorgis, A. M. Cingolani, L. Enrico, P. A. Tecco, D. E. Gurvich, M. Cabido, and N. Pérez Harguindeguy. 2021. Variation of leaf traits in plant communities of central Argentina under different climatic conditions and land use. *Ecología Austral* 31:372–389.
- Valladares, F., E. Gianoli, and J. M. Gómez. 2007. Ecological limits to plant phenotypic plasticity. *New Phytologist* 176:749–763.
- Vera, G., and D. Vera. 2019. Actores sociales que componen el territorio del INTA EEA La Rioja. *Tecnoárido* 1:35–42.
- Villagra, P. E. 2000. Aspectos ecológicos de los algarrobales argentinos. *Multequina* 9:35–51.
- Villagra, P. E., C. V. Giordano, J. Alvarez, J. B. Cavagnaro, A. Guevara, C. Sartor, C. B. Passera, and S. Greco. 2011. Ser planta en el desierto : estrategias de uso de agua y resistencia al estrés hídrico en el Monte Central de Argentina. *Ecología Austral* 21:29–42.
- Villagra, P. E., and J. A. Alvarez. 2019. Determinantes ambientales y desafíos para el ordenamiento forestal sustentable en los algarrobales del Monte, Argentina. *Ecología Austral* 29:146–155.
- Villagrán, E. 2009. El proceso de innovación tecnológica en áreas productivas marginales. El caso de la pastura de buffel grass en los establecimientos ganaderos del Departamento Chamical en los Llanos de La Rioja. Tesis de Maestría. FLACSO, Argentina. Pp.129.
- Villarino, S. H., G. A. Studdert, P. Baldassini, M. G. Cendoya, L. Ciuffoli, M. Mastrángelo, and G. Piñeiro. 2017. Deforestation impacts on soil organic carbon stocks in the semiarid Chaco region, Argentina. *Science of the Total Environment* 575:1056–1065.
- Violle, C., B. J. Enquist, B. J. McGill, L. Jiang, C. H. Albert, C. Hulshof, V. Jung, and J. Messier. 2012. The return of the variance: intraspecific variability in community

- ecology. *Trends in Ecology and Evolution* 27:244–252.
- Violle, C., M. L. Navas, D. Vile, E. Kazakou, C. Fortunel, I. Hummel, and E. Garnier. 2007. Let the concept of trait be functional!. *Oikos* 116:882–892.
- Volante, J. N., D. Alcaraz-Segura, M. J. Mosciaro, E. F. Viglizzo, and J. M. Paruelo. 2012. Ecosystem functional changes associated with land clearing in NW Argentina. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 154:12–22.
- Wessa, P. 2023. Free statistics software, office for research development and education, v 1.2.1. Available at <http://www.wessa.net/>
- Wilson, G. V., and R. J. Luxmoore. 1988. Infiltration, macroporosity, and mesoporosity distributions on two forested watersheds. *Soil Science Society of America Journal* 52:329–335.
- Wright, I. J., P. B. Reich, M. Westoby, D. D. Ackerly, Z. Baruch, F. Bongers, J. Cavender-Bares, T. Chapin, J. H. C. Cornellssen, M. Diemer, J. Flexas, E. Garnier, P. K. Groom, J. Gulias, K. Hikosaka, B. B. Lamont, T. Lee, W. Lee, C. Lusk, J. J. Midgley, M. L. Navas, Ü. Niinemets, J. Oleksyn, H. Osada, H. Poorter, P. Pool, L. Prior, V. I. Pyankov, C. Roumet, S. C. Thomas, M. G. Tjoelker, E. J. Veneklaas, and R. Villar. 2004. The worldwide leaf economics spectrum. *Nature* 428:821–827.
- Xialong, Z., Z. Guo, P. Zhang, and G. Du. 2018. Shift in community functional composition following nitrogen fertilization in an alpine meadow through intraspecific trait variation and community composition change. *Plant Soil* 431:389–302.
- Zarovali, M. P., M. D. Yiakoulaki, and V. P. Papanastasis. 2007. Effects of shrub encroachment on herbage production and nutritive value in semi-arid mediterranean grasslands. *Grass and Forage Science* 62:355–363.
- Zeballos, S. R., A.T. Acosta, W. D. Agüero, R. J. Ahumada, M. G. Almirón, D. S. Argibay, D. N. Arroyo, L. J. Blanco, F. N. Biurrun, J. J. Cantero, J. Márquez, A. Quiroga, R. E. Quiroga, and M. R. Cabido. 2023. Vegetation types of the Arid Chaco in Central Western Argentina. *Vegetation Classification and Survey* 4:167–188.
- Zerda, H. R., and J. L. Tiedemann. 2010. Dinámica temporal del NDVI del bosque y pastizal natural en el Chaco de la provincia de Santiago del Estero, Argentina. *Ambiência* 6:13–24.
- Zhou, X., Z. Guo, P. Zhang, and G. Du. 2018. Shift in community functional composition following nitrogen fertilization in an alpine meadow through intraspecific trait variation and community composition change. *Plant and Soil* 431:289–302.