

# TESIS DOCTORAL DE LA FACULTAD DE CIENCIAS AGRARIAS Y FORESTALES

**“Impacto del fuego en la defensa de las plantas:**

**Rasgos funcionales y síntesis de metabolitos secundarios en especies leñosas del  
Chaco semiárido de Argentina”**



por

MSc. Lic. *Ana Carolina Santacruz García*

*Dra. Sandra Bravo*  
INSIMA-FCF-UNSE (Directora)

*Dra. Mónica Azucena Nazareno*  
ICQ-FAYA-UNSE (Codirectora)

*Dr. Juan Manuel Cellini*  
UNLP (Asesor)



Facultad de Ciencias Agrarias y Forestales  
Universidad Nacional de la Plata  
La Plata, Argentina  
2020





---

**Firma de la candidata doctoral**



---

**Firma de la directora**



---

**Firma de la codirectora**



---

**Firma del asesor**

---

**Firma del jurado**

**Firma del jurado**

**Firma del jurado**

Este trabajo de Tesis Doctoral se realizó con una beca doctoral latinoamericana otorgada por el **Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas (CONICET)**, en el **Instituto de Silvicultura y Manejo de Bosques (INSIMA)** de la Facultad de Ciencias Forestales de la Universidad Nacional de Santiago del Estero y el **Laboratorio de Antioxidantes y Procesos Oxidativos (LAPOx)** perteneciente al Instituto de Ciencias Químicas de la Facultad de Agronomía y Agroindustrias de la Universidad Nacional de Santiago del Estero. La misma contiene los resultados de los muestreos y actividades experimentales realizados en la **Estación Experimental Agropecuaria “Francisco Cantos”,** EEA Santiago del Estero, perteneciente al Instituto Nacional de Tecnología Agropecuaria (INTA).

***“No sabemos si el mundo arderá hasta consumirse de nuevo, como lo prevé el mito maya, pero lo cierto es que el fuego, como elemento fundamental de las dinámicas ecológicas y sociales del planeta y el país, deberá ser objeto de mayor atención en estos años de sequía progresiva que se nos vienen.”***

*Brigitte Baptiste,*

*Exdirectora Instituto Humboldt, Colombia*

*A mi familia,*

## AGRADECIMIENTOS

*A la Facultad de Ciencias Agrarias y Forestales de la Universidad Nacional de La Plata por brindarme la posibilidad de doctorarme en su prestigiosa casa de estudios. A la Facultad de Ciencias Forestales y a la Facultad de Agronomía y Agroindustrias pertenecientes a la Universidad Nacional de Santiago del Estero por haberme brindado el espacio y el financiamiento para poder realizar este doctorado. A la Estación Experimental Francisco Cantos del INTA por permitirme realizar los ensayos experimentales en su predio. A CONICET, CICYT-UNSE e INTA por el apoyo económico que hizo posible este trabajo.*

*A Sandra, por haber dirigido esta tesis, por tantas horas de trabajo y su inmensa dedicación para obtener este fruto. Por su paciencia, constancia y apoyo día a día. Por desafiarme y motivarme a construir una mejor versión de mí misma.*

*A Mónica, por su tiempo, comprensión, enseñanzas y sabios consejos. Por tener siempre las palabras precisas en el momento indicado. Por abrirme las puertas de su laboratorio y de su grupo de investigación.*

*A Juan Manuel, por esa chispa que le pone a todo lo que hace. Por su apoyo constante, las risas y sus ocurrencias. Por su disponibilidad constante y por hacer de este camino algo más divertido.*

*A los Dres. Viviana Nicotra, Néstor Ignacio Gasparri y Pablo Villagra por aceptar evaluar esta tesis y por su tiempo para leerla.*

*A Flor y a Vale, por tantos momentos compartidos, charlas, consejos, y por su apoyo constante dentro y fuera del laboratorio. Por la hermosa amistad que cosechamos durante estos años.*

*A Puki por su disponibilidad constante, por tantos muestreos que realizamos juntos, por sus aventuras e historias que hacían amena la estadía cada día en el laboratorio. A Yeny, por compartir el día a día, por hacerme sentir como en casa y por sus deliciosos postres, que*

*endulzaron muchos bellos momentos. A Dante por sus preguntas y discusiones, que enriquecieron el trabajo investigativo. A Martin, Diego, Iván, Cristina y Juampy por sus risas, su colaboración y su paciencia con los muestreos en campo y con el procesamiento de las muestras, sin los cuales no habría sido posible culminar este proyecto.*

*A las chicas y chicos del Laboratorio de Antioxidantes y Procesos Oxidativos, Lore, Lauri, Meli, Nico, Dai, Marita, Mari, Vero y Dani, por compartir el día a día, por abrirme las puertas su laboratorio, por su tiempo, por sus charlas, por sus opiniones y por sus risas. A Gastón por nuestras infinitas charlas, por sus consejos y por los múltiples favores que hicieron que esta tesis poco a poco finalizara. A Mariana por su paciencia y su tiempo en las mediciones de compuestos fenólicos. A Sergio por su ayuda y colaboración en la determinación de compuestos volátiles.*

*A Víctor Navarrete y a José Godoy, por su inmensa colaboración durante el trabajo de campo en la estación experimental. Sin su ayuda no habría sido posible la obtención de los datos para esta tesis.*

*A mis padres, por su arduo trabajo y lucha constante, por hacer de nosotras grandes mujeres. Por darnos una familia llena de amor, ejemplo y comprensión. Por todas sus enseñanzas y anécdotas que se grabaron en nuestro corazón. A mis hermanas, por quererme y aguantarme. Por estar siempre presentes a pesar de la distancia. A mi abuelo, quién seguramente esté donde esté, debe estar diciendo que "¿para qué soy doctora de las que no curan?". Por su compañía, amor y picardías. A toda mi familia, por estar siempre.*

*A Mati, por ser mi compañero de vida y mi cómplice de aventuras. Por su paciencia, amor y respeto. Por sus risas y ocurrencias, así como por esos momentos en los que nos sentábamos a la par a descifrar esta tesis.*

*A mis amigos de antes y a mis amigos de ahora. A Marta, por haberme abierto las puertas de su casa y de su corazón. Por haberme acogido como su familia en Santiago, y por haberme hecho sentir como en casa desde que nos conocimos. A Doris, Amanda, Maria y Cintya, por tantos momentos de risas, charlas, consejos y ocurrencias. A Natalia, Tatiana, Javier, David, Laura, Marisol, Victoria, Andrés, por haber mantenido y afianzado el vínculo en la distancia.*

*Por sus palabras de aliento y por estar siempre dispuestos a recibirme con los brazos abiertos en nuestros esporádicos reencuentros. A Armando, por sus risas, sus disparates y sus consejos, y aunque ya no está con nosotros, seguramente estaría súper feliz celebrando esta conquista.*

*A mis queridas Amautas Huarmis, Anahí, Vanesa, Daiana, Lucía, Andrea, Felicitas, Antonela, Asael, Ivana, Sumampa, Pilar y Paula. Mujeres que me enseñaron a ver la ciencia desde otro punto de vista. Por caminar juntas persiguiendo el mismo objetivo, "ver una para ser una. Por todas las charlas, birras, sueños e ideas que se nos ocurren día a día en esta revolución feminista en la que creemos que la ciencia y la equidad de género son imprescindibles para el crecimiento y desarrollo de la sociedad.*

*A la Universidad pública, tanto en Colombia como en Argentina, ya que gracias a ellas puedo decir hoy aquí... ¡Gracias totales!*

**La mayor parte de los resultados de este trabajo de tesis dieron lugar a trabajos que fueron publicados y/o presentados en reuniones científicas**

## **PUBLICACIONES EN REVISTAS INTERNACIONALES CON REFERATO**

### ***Publicados***

**Santacruz-García, A.C.**; Bravo, S.; del Corro, F. y Ojeda, F. (2019). A comparative assessment of plant flammability through a functional approach: The case of woody species from Argentine Chaco region. *Austral Ecology*. 44, 1416–1429. doi:10.1111/aec.12815

- Kattge, J.; Bönsch, G.; Díaz, S., Lavorel, S.; Prentice, I.C.; Leadley, P.; Tautenhahn, S.; Werner, G.; ...**Santacruz-García, A.C.**...y Wirth, C. (2020). TRY plant trait database - enhanced coverage and open access. *Global Change Biology*. 26, 119–188.

## **PUBLICACIONES EN CAPÍTULOS DE LIBROS**

-Bravo, Sandra; Abdala, Roxana; del Corro, Florencia; Ibañez-Moro, Valeria; **Santacruz-García, Ana Carolina**; Loto, Dante y Ojeda, Fernando. 2018.En: Bosques del Futuro: Bolzón, Graciela y Gimenez Ana María (Ed.). "*Regeneración en especies de leñosas nativas del Chaco de Argentina y su respuesta a disturbios*". Cap. 10: pgs. "Convenio de Cooperación Internacional de Postgrados SPU-Capes UNSE-UFDP".Edición: Universidad Federal do Parana, Brasil.

## **PUBLICACIONES EN REUNIONES CIENTÍFICAS NACIONALES E INTERNACIONALES**

- *Contrastando la inflamabilidad: Quemadas experimentales vs. Epirradiador, un enfoque comparativo con miras hacia la gestión preventiva de grandes incendios* (2018). **Santacruz García, A.C.**; Bravo, S.; Ojeda, F.; Yáñez, D.; Espíndola, I. (2018). En el Libro de Resúmenes Congreso. XXVIII Reunión Argentina de Ecología. Mar del Plata.
- *Inflamabilidad de especies leñosas del Chaco semiárido a partir de rasgos funcionales* (2017). **Santacruz García, A.C.**; Bravo, S.; Rabello, M.; Ojeda, F.; Yáñez, D. En el Libro de Resúmenes V Congreso Nacional de Biodiversidad. Las Grutas.
- *Variación estacional de la inflamabilidad de combustibles en la temporada de fuego de la región chaqueña* (2016). **Santacruz-García, Ana Carolina**; Bravo, Sandra y Ojeda, Fernando. (2016). En el Libro de Resúmenes XXVII Reunión Argentina de Ecología y XXIII Reunión de la Sociedad de Ecología de Chile. Puerto Iguazú.

## **OTRAS PRESENTACIONES EN REUNIONES CIENTÍFICAS NACIONALES E INTERNACIONALES**

- **XXXVII Jornadas Argentinas de Botánica (Congreso)**. San Miguel de Tucumán, Tucumán (Argentina). 09 al 13 de septiembre de 2019. PONENTE (MODALIDAD ORAL). Trabajo presentado: "*¿Qué pasa bioquímicamente con las plantas cuando son quemadas? Biosíntesis de clorofilas y metabolitos secundarios en respuesta al fuego*"
- **II Congreso Internacional Gran Chaco Americano, Territorio e Innovación – CONGRACHA-** La Banda, Santiago del Estero (Argentina). 05 y 06 de octubre de 2017. PONENTE PÓSTER (MODALIDAD ORAL). Trabajo presentado: "*¿La fenología foliar y el hábito de crecimiento inciden en la inflamabilidad de especies leñosas?*"
- **XXIX Jornadas Forestales de Entre Ríos-INTA (Congreso)**. Concordia, Entre Ríos (Argentina). 24-25 de septiembre de 2015. PONENTE (MODALIDAD PÓSTER). Trabajo presentado: "*Rasgos funcionales asociados a la inflamabilidad de combustibles en latifoliadas en el Chaco Semiárido*"



## ÍNDICE

<b>RESUMEN</b> .....	1
<b>ABSTRACT</b> .....	4
<b>I. CAPÍTULO 1: "INTRODUCCIÓN"</b> .....	7
<b>1. INTRODUCCIÓN GENERAL</b> .....	8
<b>1.1</b> El fuego como disturbio.....	8
<b>1.2</b> Respuesta de la vegetación al fuego.....	11
<b>1.3</b> Enfoque funcional.....	14
<b>1.4</b> Composición bioquímica de las plantas.....	18
<b>2. PROBLEMA DE INVESTIGACIÓN</b> .....	20
<b>3. OBJETIVOS</b> .....	21
<b>3.1</b> Objetivo general.....	21
<b>3.2</b> Objetivos específicos.....	22
<b>4. HIPÓTESIS Y PREDICCIONES</b> .....	22
<b>5. ORGANIZACIÓN GENERAL DE LA TESIS</b> .....	24
<b>6. METODOLOGÍA GENERAL</b> .....	25
<b>6.1</b> Selección del área de estudio y de las especies representativas.....	26
<b>6.2</b> Selección de rasgos funcionales considerados.....	30

6.3	Mediciones de inflamabilidad.....	31
6.4	Determinación de pigmentos fotosintéticos y metabolitos secundarios post- fuego.....	32
6.5	Análisis de datos.....	33
<b>II. CAPÍTULO 2:</b>	<b>"RASGOS FUNCIONALES ASOCIADOS A LA INFLAMABILIDAD"</b> .....	<b>34</b>
1.	INTRODUCCIÓN.....	35
1.1	Enfoque funcional.....	37
2.	OBJETIVOS.....	40
3.	HIPÓTESIS.....	40
4.	MATERIALES Y MÉTODOS.....	41
4.1	Área de estudio.....	41
4.2	Rasgos funcionales y su variación estacional.....	41
4.3	Análisis estadístico.....	44
5.	RESULTADOS.....	46
5.1	Variación interespecífica de la inflamabilidad.....	46
5.2	Variaciones estacionales en la inflamabilidad.....	51

6. DISCUSIÓN.....	55
6.1 Inflamabilidad de las especies nativas de la Región Chaqueña.....	55
6.2 Efecto de la estacionalidad en la inflamabilidad.....	59
7. CONCLUSIONES.....	60
<b>III. CAPÍTULO 3: “BIOSÍNTESIS DE PIGMENTOS FOTOSINTÉTICOS COMO BIOINDICADORES DE LA TOLERANCIA; CLOROFILAS Y CAROTENOIDES” .....</b>	<b>61</b>
1. INTRODUCCIÓN.....	62
2. OBJETIVOS.....	65
3. HIPÓTESIS.....	66
4. MATERIALES Y MÉTODOS.....	66
4.1 Caracterización de quemas experimentales .....	66
4.2 Evaluación del contenido de clorofilas y carotenoides.....	68
4.3 Análisis estadístico.....	69
5. RESULTADOS.....	70
5.1 Evaluación del contenido de clorofilas y carotenos .....	70
6. DISCUSIÓN.....	80
7. CONCLUSIONES.....	85

<b>IV. CAPÍTULO 4: “BIOSÍNTESIS DE METABOLITOS SECUNDARIOS RELACIONADOS A LA TOLERANCIA DE LA VEGETACIÓN AL FUEGO: Compuestos fenólicos, taninos condensados y compuestos volátiles”</b> .....	86
<b>1. INTRODUCCIÓN</b> .....	87
<b>2. OBJETIVOS</b> .....	93
<b>3. HIPÓTESIS</b> .....	93
<b>4. MATERIALES Y MÉTODOS</b> .....	94
<b>4.1</b> Evaluación del contenido de compuestos volátiles .....	94
<b>4.2</b> Determinaciones de compuestos fenólicos y taninos condensados .....	96
<b>4.3</b> Análisis estadístico.....	98
<b>5. RESULTADOS</b> .....	99
<b>5.1</b> Evaluación del contenido de compuestos volátiles .....	99
<b>5.2</b> Determinaciones de compuestos fenólicos y taninos condensados extraíbles.....	100
<b>6. DISCUSIÓN</b> .....	106
<b>7. CONCLUSIONES</b> .....	111

<b>V. CAPÍTULO 5: "SINERGIA ENTRE RASGOS FUNCIONALES Y LA RESPUESTA BIOQUÍMICA DE LA VEGETACIÓN EN EL COMPORTAMIENTO DE LAS ESPECIES FRENTE AL FUEGO.....</b>	<b>112</b>
<b>1. INTRODUCCIÓN.....</b>	<b>113</b>
<b>2. OBJETIVOS.....</b>	<b>116</b>
<b>3. HIPÓTESIS.....</b>	<b>117</b>
<b>4. MATERIALES Y MÉTODOS.....</b>	<b>117</b>
<b>4.1 Quemias experimentales.....</b>	<b>117</b>
<b>4.2 Análisis estadístico.....</b>	<b>119</b>
<b>5. RESULTADOS.....</b>	<b>121</b>
<b>5.1 Comparación del grado de inflamabilidad de las especies con diferentes metodologías .....</b>	<b>121</b>
<b>5.2 Tolerancia al fuego: Relación entre la biomasa consumida y la respuesta bioquímica de las plantas .....</b>	<b>125</b>
<b>5.3 Sinergia entre rasgos funcionales y la biosíntesis de compuestos bioquímicos en el comportamiento de la vegetación frente al fuego.....</b>	<b>130</b>
<b>6. DISCUSIÓN.....</b>	<b>133</b>
<b>6.1 Comparación del grado de inflamabilidad según las metodologías empleadas.....</b>	<b>133</b>

6.2 Tolerancia al fuego: Relación entre la biomasa consumida y la respuesta bioquímica de las plantas .....	135
6.3 Sinergia entre rasgos funcionales y la biosíntesis de compuestos bioquímicos en el comportamiento de la vegetación frente al fuego.....	136
6.4 Implicancias en el manejo forestal.....	138
7. CONCLUSIONES.....	139
<b>VI. CAPÍTULO 6: "CONCLUSIONES GENERALES".....</b>	<b>141</b>
<b>REFERENCIAS.....</b>	<b>144</b>

## ÍNDICE DE FIGURAS

**Figura 1.** Esquema de los atributos del comportamiento de la vegetación frente al fuego evaluados durante el desarrollo de la presente tesis. Esta investigación profundizó en la determinación de la inflamabilidad de las especies a través del enfoque funcional y de quemas experimentales, con el propósito de obtener herramientas para el análisis de los mecanismos que median las respuestas de las plantas al fuego. Además, se realizó la evaluación, pre y post-quemas experimentales de pigmentos que sostienen la fotosíntesis y permiten la acumulación de reservas suficientes para rebrotar. La cuantificación de metabolitos secundarios con actividad antioxidante frente al estrés, y de aquellos responsables de incrementar la inflamabilidad (compuestos volátiles), permitieron valorar la estabilidad bioquímica de las especies estudiadas frente al disturbio en una corta escala temporal. El bloque de color lila reúne los principales objetivos de esta tesis. ....14

**Figura 2.** Enfoque funcional, considerando el sistema respuesta-efecto (Tomado de Salgado Negret 2015). **(1)** Existe un pool de especies con rasgos funcionales particulares a nivel regional. La variedad de colores en los círculos representa la composición funcional a nivel regional, y el tamaño de éstos representa la dominancia funcional. **(2)** Ante un cambio ambiental, las especies reaccionan a través de los rasgos funcionales de respuesta. Las especies con rasgos funcionales de respuesta más apropiados para sobrevivir y reproducirse bajo esas condiciones ambientales aumentarán su dominancia funcional en el ecosistema, contrario a las especies con rasgos funcionales de respuesta con menor capacidad de sobrevivir al disturbio, las cuales disminuirán su dominancia funcional en el ecosistema (Cambios representados por el tamaño de los círculos). **(3)** Los rasgos que generan cambios en los procesos ecosistémicos son conocidos como rasgos funcionales de efecto. Hay cambios ambientales que, a través de la alteración en la composición y dominancia funcional de la comunidad, pueden generar modificaciones directas en los procesos ecosistémicos. Esto se debe al subconjunto de rasgos funcionales que son tanto de respuesta como de efecto (intersección de círculos) o al conjunto de rasgos de respuesta y efecto que son distintos entre sí, pero que están correlacionados. ....16

**Figura 3.** Diseño metodológico general para la tesis propuesta.....26

**Figura 4.** (A) Localización del área de estudio en la Región del Gran Chaco Americano, (B) Localización de la Estación Experimental Agropecuaria (EEA) Francisco Cantos perteneciente al Instituto Nacional de Tecnología Agropecuaria (INTA) en la provincia de Santiago del Estero ubicada al sur de la región del Gran Chaco Americano, (C) Localización del sitio de estudio dentro de la estación experimental.....27

**Figura 5.** Sitio de estudio. Bosque disturbado con fuegos y rolados de baja intensidad.....28

**Figura 6.** Media del grado de inflamabilidad (GI) de seis especies leñosas nativas de la región del Chaco Occidental, Argentina. La línea roja marca el valor de referencia del GI medio. Letras iguales indican que no hay diferencias significativas en el GI. En el cuadro del gráfico, el límite del cuadro más cercano a uno indica el primer cuartil (Q1), una línea negra dentro del cuadro marca la mediana, un

punto negro dentro del cuadro marca la media y el límite del cuadro más alejado de cero indica el tercer cuartil (Q3). Los bigotes arriba y abajo del cuadro indican los percentiles 10 y 90. Diferentes letras indican diferencias significativas entre las especies., según el método de comparación de LSD Fisher con  $\alpha$ : 0,05, n = 60 individuos. Referencias: AQB= *A. quebracho-blanco*, SM= *S. mistol*, CE= *C. ehrenbergiana*, SL= *S. lorentzii*, SJ= *S. johnstonii*, AE= *A. emarginata*.....48

**Figura 7.** Dendrograma resultante del análisis de conglomerados (método Ward y distancia euclidiana) para seis especies leñosas nativas de la región del Chaco Occidental, Argentina; basado en ocho rasgos funcionales relacionados con la inflamabilidad, persistencia foliar y hábito de crecimiento. Referencias: AQB=*A. quebracho-blanco*, SM=*S. mistol*, CE=*C. ehrenbergiana*, SL=*S. lorentzii*, SJ=*S. johnstonii*, AE=*A. emarginata*.....49

**Figura 8.** Análisis de componentes principales (ACP) de los rasgos funcionales asociados a la inflamabilidad, persistencia foliar y hábito de crecimiento de seis especies leñosas nativas en la Región del Chaco semiárido (Tendencia general). La ordenación se basó en ocho rasgos funcionales en seis individuos por especie. AFE= Área foliar específica, AF= Área foliar, CAF= Contenido de agua foliar, Alt min. Canop (m)= Altura mínima a la canopia; PCO1 = Primera coordenada principal, representa el hábito de crecimiento; PCO2 = Segunda coordenada principal, representa la persistencia foliar. Marcadores: Fucsia: *S. johnstonii*; Azul oscuro: *A. emarginata*; Amarillo: *S. mistol*; Verde: *C. ehrenbergiana*; Rojo: *S. lorentzii*; Azul claro: *A. quebracho-blanco*.....51

**Figura 9.** Media del grado de inflamabilidad (GI) de 6 especies leñosas nativas de la región del Chaco Occidental, Argentina, en diferentes fechas de muestreo a lo largo de la temporada de fuego (junio a octubre) y la temporada de lluvias (diciembre a marzo). . En el cuadro del gráfico, el límite del cuadro más cercano a uno indica el primer cuartil (Q1), una línea negra dentro del cuadro marca la mediana, un punto negro dentro del cuadro marca la media y el límite del cuadro más alejado de cero indica el tercer cuartil (Q3). Los bigotes arriba y abajo del cuadro indican los percentiles 10 y 90. Letras iguales indican que no hay diferencias significativas en el GI, según el método de comparación de LSD Fisher con  $\alpha$ : 0,05, n = 80 individuos por especie. La línea roja marca el valor de referencia del GI medio.....52

**Figura 10.** Media del grado de inflamabilidad (GI) de 6 especies leñosas nativas de la región del Chaco Occidental, Argentina, según el hábito de crecimiento, en diferentes fechas de muestreo a lo largo de la temporada de fuego (junio a octubre) y la temporada de lluvias (diciembre a marzo). En el cuadro del gráfico, el límite del cuadro más cercano a uno indica el primer cuartil (Q1), una línea negra dentro del cuadro marca la mediana, un punto negro dentro del cuadro marca la media y el límite del cuadro más alejado de cero indica el tercer cuartil (Q3). Los bigotes arriba y abajo del cuadro indican los percentiles 10 y 90. Letras iguales indican que no hay diferencias significativas en el GI, según el método de comparación de LSD Fisher con  $\alpha$ : 0,05, n = 60 individuos.....53

**Figura 11.** Media del grado de inflamabilidad (GI) de 6 especies leñosas nativas de la región del Chaco Occidental, Argentina, según la persistencia foliar, en diferentes fechas de muestreo a lo largo de la temporada de fuego (mayo a octubre) y la temporada de lluvias (diciembre a marzo). . En el cuadro del gráfico, el límite del cuadro más cercano a uno indica el primer cuartil (Q1), una línea negra dentro del cuadro marca la mediana, un punto negro dentro del cuadro marca la media y el límite del cuadro

más alejado de cero indica el tercer cuartil (Q3). Los bigotes arriba y abajo del cuadro indican los percentiles 10 y 90. Letras iguales indican que no hay diferencias significativas en el GI, según el método de comparación de LSD Fisher con  $\alpha$ : 0,05, n = 60 individuos.....54

**Figura 12.** Mecanismos fisiológicos de adaptación y sobrevivencia de las plantas al fuego. Adaptado de Covarrubias (2007).....63

**Figura 13.** Parcela individual de *S. lorentzii* durante una quema experimental.....67

**Figura 14.** Contenido total de clorofilas expresado en  $\mu\text{g g}^{-1}$  de peso seco en seis especies de leñosas del Chaco semiárido en función de la respuesta al fuego (C=Plantas control; Q= Plantas quemadas). Se recogieron muestras de cinco plantas individuales seis y doce meses después de la quema experimental en octubre de 2016 (QE 2016). Como control, se recolectaron cinco plantas individuales sin quemar en el mismo sitio de quema. En el cuadro del gráfico, el límite del cuadro más cercano a cero indica el primer cuartil (Q1), una línea negra dentro del cuadro marca la mediana, un punto negro dentro del cuadro marca la media y el límite del cuadro más alejado de cero Indica el tercer cuartil (Q3). Los bigotes arriba y abajo del cuadro indican los percentiles 10 y 90. Diferentes letras indican diferencias significativas entre las fechas de muestreo, según el procedimiento de comparación de LSD Fisher con  $\alpha$ : 0,05, n = 30 plantas individuales por tratamiento cada fecha de muestreo. Referencias: SL = *S. lorentzii*, SJ = *S. johnstonii*, SM = *S. mistol*, AQB = *A. quebracho-blanco*, CE = *C. ehrenbergiana*, AE = *A. emarginata*.....73

**Figura 15.** Contenido total de clorofilas expresado en  $\mu\text{g g}^{-1}$  de peso seco en seis especies de leñosas del Chaco semiárido en función del tiempo desde la QE 2016 (6 y 12 meses). Se recogieron muestras de cinco plantas individuales seis y doce meses después de la quema experimental en octubre de 2016 (QE 2016). Como control, se recolectaron cinco plantas individuales sin quemar en el mismo sitio de quema. En el cuadro del gráfico, el límite del cuadro más cercano a cero indica el primer cuartil (Q1), una línea negra dentro del cuadro marca la mediana, un punto negro dentro del cuadro marca la media y el límite del cuadro más alejado de cero Indica el tercer cuartil (Q3). Los bigotes arriba y abajo del cuadro indican los percentiles 10 y 90. Diferentes letras indican diferencias significativas entre las fechas de muestreo, según el procedimiento de comparación de LSD Fisher con  $\alpha$ : 0,05, n = 30 plantas individuales por tratamiento cada fecha de muestreo. Referencias: SL = *S. lorentzii*, SJ = *S. johnstonii*, SM = *S. mistol*, AQB = *A. quebracho-blanco*, CE = *C. ehrenbergiana*, AE = *A. emarginata*.....74

**Figura 16.** Contenido total de carotenoides expresado en  $\mu\text{g g}^{-1}$  de peso seco en seis especies de leñosas del Chaco semiárido en función de la respuesta al fuego (C=Plantas control; Q= Plantas quemadas). Se recogieron muestras de cinco plantas individuales seis y doce meses después de la quema experimental en octubre de 2016 (QE 2016). Como control, se recolectaron cinco plantas individuales sin quemar en el mismo sitio de quema. En el cuadro del gráfico, el límite del cuadro más cercano a cero indica el primer cuartil (Q1), una línea negra dentro del cuadro marca la mediana, un punto negro dentro del cuadro marca la media y el límite del cuadro más alejado de cero Indica el tercer cuartil (Q3). Los bigotes arriba y abajo del cuadro indican los percentiles 10 y 90. Diferentes letras indican diferencias significativas entre las fechas de muestreo, según el procedimiento de comparación de LSD Fisher con  $\alpha$ : 0,05, n = 30 plantas individuales por tratamiento cada fecha de

muestreo. Referencias: SL = *S. lorentzii*, SJ = *S. johnstonii*, SM = *S. mistol*, AQB = *A. quebracho-blanco*, CE = *C. ehrenbergiana*, AE = *A. emarginata*.....78

**Figura 17.** Contenido total de carotenoides expresado en  $\mu\text{g g}^{-1}$  de peso seco en seis especies de leñosas del Chaco semiárido en función del tiempo desde la QE 2016 (6 y 12 meses). Se recogieron muestras de cinco plantas individuales seis y doce meses después de la quema experimental en octubre de 2016 (QE 2016). Como control, se recolectaron cinco plantas individuales sin quemar en el mismo sitio de quema. En el cuadro del gráfico, el límite del cuadro más cercano a cero indica el primer cuartil (Q1), una línea negra dentro del cuadro marca la mediana, un punto negro dentro del cuadro marca la media y el límite del cuadro más alejado de cero Indica el tercer cuartil (Q3). Los bigotes arriba y abajo del cuadro indican los percentiles 10 y 90. Diferentes letras indican diferencias significativas entre las fechas de muestreo, según el procedimiento de comparación de LSD Fisher con  $\alpha$ : 0,05, n = 30 plantas individuales por tratamiento cada fecha de muestreo. Referencias: SL = *S. lorentzii*, SJ = *S. johnstonii*, SM = *S. mistol*, AQB = *A. quebracho-blanco*, CE = *C. ehrenbergiana*, AE = *A. emarginata*.....79

**Figura 18. (A)** Contenido de compuestos fenólicos totales ( $\text{mg de GA } 100 \text{ mg}^{-1}$  de peso seco) en respuesta a tres quemas experimentales (QE) de 2016-2018; **(B)** cuantificado en hojas de seis especies leñosas de la región del Chaco occidental, Argentina, recolectadas durante noviembre de 2018. Muestras de cinco plantas individuales se quemaron durante tres quemas experimentales diferentes (QE). Cada QE se realizó al final de la temporada de fuego (septiembre u octubre) en un año diferente (2016, 2017 y 2018). Ninguna planta fue quemada dos veces. En el diagrama de caja, el límite de la caja más cercano a cero indica el primer cuartil (Q<sub>1</sub>), la línea negra dentro de la caja indica la mediana, el punto negro dentro de la caja indica la media y el límite de la caja más alejado de cero indica el tercer cuartil (Q<sub>3</sub>). Los bigotes arriba y debajo de la caja indican los percentiles 10 y 90. Diferentes letras indican diferencias significativas entre las fechas de muestreo, según el procedimiento de comparación de LSD Fisher con  $\alpha$ : 0,05, n = 30 plantas individuales en cada QE y 30 plantas individuales como control. Referencias: SL = *S. lorentzii*, SJ = *S. johnstonii*, SM = *S. mistol*, AQB = *A. quebracho-blanco*, CE = *C. ehrenbergiana*, AE = *A. emarginata*.....103

**Figura 19. (A)** Concentración de taninos condensados extraíbles (TCE, g de cianidin-3-glucósido  $100 \text{ g}^{-1}$  peso seco) en respuesta a tres quemas experimentales (QE) de 2016-2018; **(B)** cuantificado en hojas de seis especies leñosas de la región del Chaco occidental, Argentina, recolectadas durante noviembre de 2018. Muestras de cinco plantas individuales fueron quemadas durante tres quemas experimentales diferentes (QE). Cada QE se realizó al final de la temporada de fuego (septiembre u octubre) en un año diferente (2016, 2017 y 2018). Ninguna planta fue quemada dos veces. En el diagrama de caja, el límite de la caja más cercano a cero indica el primer cuartil (Q<sub>1</sub>), la línea negra dentro de la caja indica la mediana, el punto negro dentro de la caja indica la media y el límite de la caja más alejado de cero indica el tercer cuartil (Q<sub>3</sub>). Los bigotes arriba y debajo de la caja indican los percentiles 10 y 90. Diferentes letras indican diferencias significativas entre las fechas de muestreo, según el procedimiento de comparación de LSD Fisher con  $\alpha$ : 0,05, n = 30 plantas individuales en cada QE y 30 plantas individuales como control. Referencias: SM = *S. mistol*, SJ = *S. johnstonii*, SL = *S. lorentzii*, AE = *A. emarginata*, AQB = *A. quebracho-blanco*, CE = *C. ehrenbergiana*.....105

**Figura 20.** Análisis de componentes principales (ACP) de la inflamabilidad determinada a partir de quemas experimentales, para seis especies de la región chaqueña. El ordenamiento estuvo basado en tres componentes de la inflamabilidad: altura quemada de la planta (LQ), tiempo de combustión (TC) y biomasa quemada (BQ). Referencias: AE, *Atamisquea emarginata*; AQB, *Aspidosperma quebracho-blanco*; CE, *Celtis ehrenbergiana*; SJ, *Schinus johnstonii*; SL, *Schinopsis lorentzii*; y SM, *Sarcomphalus mistol*.....122

**Figura 21.** Grado de inflamabilidad (GI) de seis especies leñosas del Chaco semiárido, estimado mediante **(A)** rasgos funcionales (Pérez-Harguindeguy et al., 2013) y mediante **(B)** quemas experimentales (Bravo et al., 2014), utilizando para este enfoque, el primer eje del análisis de componentes principales (ACP). Las variables consideradas en el ACP fueron longitud de planta quemada, tiempo de combustión y biomasa quemada. La CP1 explica el 67.8% de la variabilidad de los datos.....124

**Figura 22.** Comparación del grado de inflamabilidad (GI) obtenido a partir de rasgos funcionales y a partir de la realización de quemas experimentales. Seis especies de leñosas fueron comunes en los dos métodos. La línea verde indica el lugar dónde los puntos tendrían una correlación perfecta entre ambos métodos. Las especies por debajo de la línea fueron más inflamables a través del método de rasgos funcionales, mientras que las especies por encima de la línea fueron más inflamables por la determinación mediante quemas experimentales. Las comparaciones entre ambos métodos se realizaron con datos de octubre de 2017.....125

**Figura 23.** Análisis de componentes principales (ACP) de la relación entre la biomasa consumida durante las quemas experimentales y la composición bioquímica de la vegetación. El ordenamiento estuvo basado en el contenido total de clorofilas, carotenoides, compuestos fenólicos, compuestos volátiles y taninos, así como en la biomasa quemada (BQ). Referencias: AQB, *Aspidosperma quebracho-blanco*; CE, *Celtis ehrenbergiana*; SJ, *Schinus johnstonii*; SL, *Schinopsis lorentzii*; y SM, *Sarcomphalus mistol*.....126

**Figura 24.** Análisis de componentes principales (ACP) de la respuesta bioquímica de la vegetación al fuego. El ordenamiento estuvo basado en el contenido total de clorofilas, carotenoides, compuestos fenólicos, compuestos volátiles y taninos. Referencias: AQB, *Aspidosperma quebracho-blanco*; CE, *Celtis ehrenbergiana*; SJ, *Schinus johnstonii*; SL, *Schinopsis lorentzii*; y SM, *Sarcomphalus mistol*.....128

**Figura 25.** Correlación entre la biomasa consumida durante las quemas experimentales (BQ, %) y la primera componente (CP1) del ACP de la respuesta bioquímica de la vegetación al fuego. *A emarginata* no fue incluida en el análisis debido a la ausencia de ejemplares en el área destinada a quemas experimentales durante las determinaciones del contenido de volátiles. La línea verde indica el lugar dónde existiría una correlación perfecta entre la biomasa quemada y la composición bioquímica de la vegetación. Las especies por debajo de la línea tienen mayor contenido de compuestos bioactivos con relación al porcentaje de biomasa consumida durante las quemas experimentales, mientras que las especies por encima de la línea tuvieron mayor pérdida de biomasa durante las quemas experimentales en comparación con el contenido de compuestos bioactivos que biosintetizaron después del fuego.....129

## ÍNDICE DE TABLAS

<b>Tabla 1.</b> Hipótesis y predicciones planteadas para el desarrollo de la presente tesis.....	23
<b>Tabla 2.</b> Familia botánica, hábito de crecimiento, persistencia foliar y abundancia relativa para las especies seleccionadas para el estudio. La abundancia relativa se determinó a través de un relevamiento florístico realizado en el área de estudio (Del Corro et al., 2020).....	30
<b>Tabla 3.</b> Rasgos funcionales considerados para el desarrollo de la presente tesis y función ecosistémica de la que proporcionan información, tomando como base antecedentes y referencias de (a) Blackhall et al., 2012; (b) Cornelissen et al., 2003; (c) Jaureguiberry, 2012; (d) Ormeño et al., 2009 y (e) Pérez-Harguindeguy et al., 2013, (f) Zizka, Govender, y Higgins, 2014 así como (g) resultados propios. Los signos "+" y "-" indican la asociación positiva o negativa del rasgo funcional con la función ecosistémica de la que proporcionan información (desde la perspectiva de la planta); por ejemplo, en cuanto a la tolerancia, una asociación positiva indica una mayor capacidad de la planta para sobrevivir al fuego y una asociación positiva con la inflamabilidad, indica una mayor capacidad de la especie para entrar en ignición y sostener el fuego. La "x" corresponde a rasgos funcionales categóricos, en los que no se puede aducir una relación de proporcionalidad con la función ecosistémica de la que brinda información.....	31
<b>Tabla 4.</b> Media (M) y desviación estándar (DE) para ocho rasgos funcionales vinculados a la inflamabilidad de 6 seis especies nativas evaluados en dos sitios experimentales (Sitio A y B) en bosques del Chaco semiárido de Argentina. Referencias: Alt. Total: Altura total (m); Alt. mín, Altura mínima de canopia (m); AF, Área foliar (mm <sup>2</sup> ); AFE, Área foliar específica (mm <sup>2</sup> mg <sup>-1</sup> ); CAF, Contenido de agua foliar (g H <sub>2</sub> O g hoja <sup>-1</sup> ); Hojarasca, (Categorías de 1-5); Volátiles, (Categorías de 1-5); Ramas m., Ramas muertas (%); GI, Grado de inflamabilidad (Categorías de 1-5 siguiendo a (Pérez-Harguindeguy et al., 2013).....	47
<b>Tabla 5.</b> Resultados del modelo lineal general de la variación interespecífica de la inflamabilidad de la variación estacional. Modelo: <i>Grado de inflamabilidad</i> = <i>Mes</i> + <i>Especie</i> + <i>Error</i> . R <sup>2</sup> = 0.69, AIC= -43.16, BIC= 6.69, N=480.....	48
<b>Tabla 6.</b> Factores de carga de los diferentes rasgos considerados en la definición de los dos ejes principales del ACP de la Fig. 8 obtenidos de una matriz de 10 rasgos x 6 especies leñosas. Los valores están ordenados de acuerdo con la magnitud absoluta del eje 1. Los valores más altos de cada eje están resaltados en negritas. Entre paréntesis figura el porcentaje de varianza explicado por cada eje.....	50
<b>Tabla 7.</b> Resultados del modelo lineal mixto corregido por heterocedasticidad. Modelo: <i>Grado de inflamabilidad</i> = <i>Mes</i> + <i>Habito de crecimiento</i> + <i>Error</i> . R <sup>2</sup> = 0.36, AIC= 269.03, BIC= 314.76, N=480.....	53

**Tabla 8.** Resultados del modelo lineal mixto corregido por heterocedasticidad. Modelo: *Grado de inflamabilidad*= Mes + Fenología foliar + Error.  $R^2= 0.15$ , AIC= 420.05, BIC= 461.62, N=480.....54

**Tabla 9.** Media y coeficiente de variación para el contenido de clorofila total, clorofila *a*, clorofila *b* y el contenido total de carotenoides en hojas de seis especies leñosas de la región Chaqueña. Se recogieron muestras de cinco plantas individuales, seis y doce meses después de la quema experimental de 2016 (QE 2016). Como control, se recolectaron cinco plantas individuales sin quemar en el mismo sitio de quema. Las unidades de las medidas fueron  $\mu\text{g g}^{-1}$  de peso seco.....71

**Tabla 10 .** Resultados del modelo lineal mixto del contenido total de clorofilas en respuesta a las quemas experimentales. Modelo: *Concentración de clorofilas*= Especie+ Tratamiento(Quemado/No quemado)+ Tiempo de respuesta (6/12 meses)+Especie\*Tratamiento + Especie\*Tiempo de respuesta + Tratamiento\* Tiempo de respuesta + Especie\*Tratamiento\*Tiempo de respuesta +Error.  $R^2= 0.60$ , AIC= 1451.89, BIC= 1518.56, N=120.....72

**Tabla 11.** Resultados del modelo lineal mixto del contenido total de clorofila *a* y clorofila *b* en respuesta a las quemas experimentales. Modelo para clorofila *a*: *Concentración de clorofila a*= Especie+ Tratamiento(Q/NQ)+ Tiempo de respuesta (6/12 meses)+Especie\*Tratamiento + Especie\*Tiempo de respuesta + Tratamiento\* Tiempo de respuesta + Especie\*Tratamiento\*Tiempo de respuesta +Error. Efecto aleatorio individuo .  $R^2= 0.61$ , AIC= 1409.49, BIC= 1476.16, N=120. Modelo para clorofila *b*: *Concentración de clorofila b*= Especie+ Tratamiento(Q/NQ)+ Tiempo de respuesta (6/12 meses)+Especie\*Tratamiento + Especie\*Tiempo de respuesta + Tratamiento\* Tiempo de respuesta + Especie\*Tratamiento\*Tiempo de respuesta +Error. Efecto aleatorio individuo.  $R^2= 0.59$ , AIC= 1271.31, BIC= 1337.98, N=120.....75

**Tabla 12.** Resultados del modelo lineal mixto del contenido de carotenoides en respuesta a las quemas experimentales. Modelo: *Concentración de clorofilas*= Especie+ Tratamiento(Quemado/No quemado)+ Tiempo de respuesta (6/12 meses)+Especie\*Tratamiento + Especie\*Tiempo de respuesta + Tratamiento\* Tiempo de respuesta + Especie\*Tratamiento\*Tiempo de respuesta +Error.  $R^2= 0.60$ , AIC= 1451.89, BIC= 1518.56, N=120.....77

**Tabla 13.** Media y desviación estándar para el contenido de taninos condensados extraíbles (TCE) y para el contenido de compuestos fenólicos totales (CFT) en hojas de seis especies leñosas de la región chaqueña, Argentina, recolectadas durante noviembre de 2018. Se recolectaron muestras de cinco plantas por especie quemadas durante tres quemas experimentales (QE). Cada QE se realizó al final de la temporada de fuego (septiembre u octubre) durante tres años consecutivos (2016, 2017 y 2018). Ninguna planta fue quemada dos veces. Los individuos de *A emarginata* no fueron quemados durante 2018 debido a la ausencia de ejemplares de esta especie en la parcela destinada a quemarse durante dicho año. Referencias: Meses=Meses transcurridos desde la QE, TCE = Taninos condensados extraíbles (g de cianidin-3-glucósido 100  $\text{g}^{-1}$  peso seco); CFT = Compuestos fenólicos totales (mg de ácido gálico 100  $\text{mg}^{-1}$  de la muestra); CV = Coeficiente de variación.....101

<b>Tabla 14.</b> Resultados del modelo generalizado mixto de la concentración de compuestos fenólicos en respuesta a las quemas experimentales. Modelo: [ <i>Compuestos fenólicos</i> ]= <i>Especie</i> + <i>Tratamiento (Tiempo desde la QE)</i> + <i>Error</i> . AIC=125.05, BIC=155.2.....	102
<b>Tabla 15.</b> Resultados del modelo generalizado mixto de la concentración de taninos en respuesta a las quemas experimentales. Modelo: [ <i>Taninos</i> ]= <i>Especie</i> + <i>Tratamiento (Tiempo desde la QE)</i> + <i>Error</i> . AIC=111.1, BIC=141.3.....	104
<b>Tabla 16.</b> Valores de los tres componentes de la inflamabilidad determinados a partir de quemas experimentales, para seis especies leñosas de la región chaqueña. LQ= Altura de planta quemada (cm), BQ= Biomasa quemada (%) y TiC= Tiempo de combustión (s).....	121
<b>Tabla 17.</b> Factores de carga de los compuestos bioactivos considerados en la definición de los dos ejes principales del ACP de la Fig. 24 obtenidos de una matriz de 5 compuestos diferentes x 6 especies leñosas. Los valores están ordenados de acuerdo con la magnitud absoluta del eje 1. Los valores más altos de cada eje están resaltados en negritas. Entre paréntesis figura el porcentaje de varianza explicado por cada eje.....	127
<b>Tabla 18.</b> Coeficientes de correlación de Pearson entre rasgos funcionales asociados a la inflamabilidad y contenidos totales de pigmentos fotosintéticos y metabolitos secundarios post quema. Los valores marcados con * = P < 0.05; ** =P < 0.01; *** = P < 0.001; m= P< 0.1 (marginal). Ver detalles sobre la medición de las variables en el texto principal. Las celdas sombreadas con diferente color indican los bloques de correlaciones que se analizaron en la discusión. Cada color corresponde a un bloque de correlación. Referencias: GI RF=Grado de inflamabilidad a partir de rasgos funcionales; Alt. T=Altura total; Alt. m.=Altura mínima a la canopia; AF=Área foliar; AFE=Área foliar específica; CAF=Contenido de agua foliar; Hojar.=% de hojarasca; Vol.RF=Contenido de compuestos volátiles estimado categóricamente; Ram. M.=Retención de ramas muertas; Rta B.=CP1 del ACP de la composición química post-fuego; Clo. T=Contenido total de clorofilas; Clo. a=Contenido de clorofila a; Clo b=Contenido de clorofila b; Carot.= Contenido de carotenoides; Tanin.=Contenido de taninos; Fenól.= Contenido de compuestos fenólicos; Vol. (B)= Contenido de compuestos volátiles estimado mediante GC-MS.....	133

## TABLA DE ABREVIATURAS

---

<b>ACP</b>	Análisis de Componentes Principales
<b>AF</b>	Área foliar
<b>AFE</b>	Área foliar específica
<b>BQ</b>	Biomasa quemada
<b>CAF</b>	Contenido de agua foliar
<b>COVs</b>	Compuestos orgánicos volátiles
<b>CP1</b>	Primera componente principal
<b>CP2</b>	Segunda componente principal
<b>GI</b>	Grado de inflamabilidad
<b>GLM</b>	Modelo lineal generalizado
<b>GLMM</b>	Modelo lineal generalizado mixto
<b>LQ</b>	Longitud de planta quemada
<b>MM</b>	Modelo lineal mixto
<b>PcoA</b>	Análisis de Coordenadas Principales
<b>QE</b>	Quemas experimentales
<b>TC</b>	Taninos condensados
<b>TCE</b>	Taninos condensados extraíbles
<b>TH</b>	Taninos hidrolizables
<b>TIC</b>	Tiempo de combustión

---



## RESUMEN

*El fuego es un proceso ecológico que influye en la distribución global de los ecosistemas, así como en el mantenimiento de la estructura y la función de las comunidades vegetales. En los sistemas forestales, el régimen de fuego está condicionado por una multiplicidad de factores bióticos y abióticos, que incluyen a las condiciones climáticas y la disponibilidad de combustibles vegetales, entre otros. Bajo el escenario actual de cambio global y/o de uso de la tierra, los incendios forestales han aumentado su severidad y frecuencia en diferentes regiones del mundo, modificando la estructura y funcionalidad de las comunidades vegetales. El estudio de las adaptaciones morfológicas, fisiológicas y bioquímicas de las especies es determinante para comprender la dinámica de la vegetación post-disturbio.*

*El comportamiento de la vegetación frente al fuego abarca dos estrategias, la **inflamabilidad**, conocida como la capacidad de las especies para entrar en ignición y consumirse, y la **tolerancia al fuego**, relacionada con la capacidad de la planta para regenerarse y sobrevivir al disturbio. La presente tesis evaluó la inflamabilidad desde un enfoque funcional y la tolerancia a partir de la composición bioquímica de las plantas (pigmentos fotosintéticos y metabolitos secundarios). En este contexto, en el presente estudio se propuso analizar cambios en rasgos funcionales y en la biosíntesis de compuestos químicos en respuesta al fuego en especies leñosas en bosques del Chaco semiárido de Argentina. Antecedentes sugieren que los rasgos funcionales podrían modificarse en respuesta al fuego e interactuar condicionando la recurrencia de este disturbio. Además, el estrés producido por los incendios, sobre la mayor parte de las comunidades vegetales promueve la biosíntesis y liberación de compuestos*

*bioactivos, que les otorga tolerancia frente a nuevos eventos de características similares o de mayor severidad.*

*Se seleccionaron seis especies leñosas nativas del Chaco semiárido que representan el 63% de la cobertura vegetal leñosa, éstas se caracterizan por tener persistencia foliar, hábito de crecimiento e inflamabilidad contrastante. Se realizaron tres quemas experimentales (QE), durante tres años consecutivos (2016, 2017 y 2018), con el fin de determinar con mayor certeza el comportamiento de las especies frente al fuego. Para evaluar la inflamabilidad y sus cambios estacionales, se midieron ocho rasgos funcionales a lo largo de la temporada de fuego y la de lluvias. Estos análisis se complementaron incluyendo a la persistencia foliar y al hábito de crecimiento como variables. Para evaluar la tolerancia al fuego, se analizaron cambios en la concentración de clorofilas, carotenoides, compuestos volátiles, compuestos fenólicos y taninos como respuesta al disturbio. A la vez, se determinó la dinámica temporal en la biosíntesis de estos compuestos.*

*Los resultados indicaron que la altura de la planta, el área foliar específica, el contenido de compuestos volátiles y el contenido de agua foliar fueron los rasgos funcionales más relevantes en la definición de grupos de especies de diferente inflamabilidad. El contenido de clorofilas y carotenoides no difirió significativamente entre plantas quemadas y no quemadas, lo que podría ser un indicador de la tolerancia bioquímica de estas especies al estrés físico y a la defoliación producida por el fuego. El contenido de compuestos volátiles aumentó como respuesta a las QE, lo que sugiere que estos compuestos promueven una retroalimentación positiva de la inflamabilidad. Los contenidos de compuestos fenólicos y taninos aumentaron incluso hasta dos años después del disturbio, lo que podría considerarse como una respuesta*

*indirecta al fuego y a las condiciones post-disturbio, debido a la naturaleza antioxidante de estos compuestos.*

*Los métodos para determinar la inflamabilidad (rasgos funcionales y QE) mostraron una correlación significativa, lo cual permite la posibilidad de seleccionar el método más apropiado según el tamaño del área a evaluar y a la disponibilidad de recursos técnicos. La respuesta bioquímica de la vegetación tuvo una significativa correlación positiva con la biomasa consumida durante las QE, lo que indica que la composición bioquímica de la vegetación está relacionada directamente con la severidad del disturbio. Pocos estudios en el mundo han considerado en conjunto la relación entre la inflamabilidad y tolerancia de la vegetación al fuego. Estos resultados contribuyen al conocimiento de las estrategias de la vegetación frente al fuego, siendo aplicables al manejo sustentable de las comunidades vegetales. Además, proporciona información relevante para ajustar protocolos de prevención de incendios forestales y manejo forestal post-disturbio, brindando valoración más precisa sobre los efectos de estos eventos sobre los ecosistemas a largo plazo.*

## ABSTRACT

*Fire is an ecological process that influences the global distribution of ecosystems, as well as maintaining the structure and function of plant communities. In forest systems, fire regime is conditioned by a multiplicity of biotic and abiotic factors, including climate conditions and the availability of plant fuels, among other factors. Under the current scenario of global change and/ or land use, forest fires have increased their severity and frequency in different regions of the world, modifying the structure and functionality of plant communities. The study of morphological, physiological and biochemical adaptations of the species is decisive in order to understand the dynamics of the vegetation after fire.*

*The behavior of vegetation towards fire comprises two strategies, **flammability**, known as the ability of species to enter ignition and consumption, and **tolerance to fire**, related to the ability of plant to regenerate and survive disturbance. This thesis evaluated the flammability from a functional approach and the plant tolerance based on the biochemical composition of plants (photosynthetic pigments and secondary metabolites). The present study proposed to analyze changes in functional characteristics and chemical compound biosynthesis in response to fire in woody species in forests of the semiarid Chaco of Argentina. The specific background literature suggests that functional traits can be modified in response to fire and interact conditioning the recurrence of this disorder. In addition, on most of the plant communities, the stress caused by fire promotes the biosynthesis and release of bioactive compounds, which give them tolerance against new fire events of similar or even more severe characteristics.*

*Six woody species native to the semiarid Chaco were selected, representing 63% of the woody vegetation cover, which are characterized by having contrasting foliar persistence, growth habit and flammability. Three experimental burns (EB) were performed for three consecutive years (2016, 2017 and 2018), in order to determine with greater certainty, the comparative behavior of the species against fire. To assess flammability and its seasonal variation, eight functional characteristics were measured throughout both the fire and the rainy seasons. These analyzes were complemented by including foliar persistence and growth habit as variables. To evaluate fire tolerance, this study analyzed changes in concentrations of chlorophylls, carotenoids, volatile compounds, phenolic compounds and tannins in response to disturbance. At the same time, the temporal dynamics in the biosynthesis of these compounds were determined.*

*The results showed that plant height, specific leaf area, volatile compound content and foliar water content were the most relevant functional traits in the definition of groups of species with different flammability. Chlorophyll and carotenoid contents do not specifically differ between burned and unburned plants, which could be an indicator of the biochemical tolerance of these species to physical stress and defoliation induced by fire. The content of volatile compounds increased in response to EB suggesting that these compounds promote a positive feedback of flammability. The contents of phenolic and tannin compounds increased even up to two years after EB, which could be considered as an indirect response to fire and post-disturbance conditions, due to the antioxidant nature of these compounds.*

*The flammability determinations showed a significant correlation between functional traits and EB. These results proposed the selection of the most specific method according to the size*

*of the area to be evaluated and the availability of technical resources. A significant positive correlation between the biochemical response of vegetation and the biomass consumed during the EB, indicated that the specific plant biochemical composition is directly related to the severity of the disturbance. Few studies in the world have taken together the relationship between vegetation flammability and the plant tolerance to fire. These results contribute to the knowledge of the vegetation strategies against fire, being relevant for the sustainable management of plant communities. In addition, it provides relevant information to adjust forest fire prevention and post disturbance forest management protocols, providing the most accurate assessment of the long-term effects of these events on the ecosystems.*



# Capítulo 1

## Introducción general

## CAPÍTULO 1

# INTRODUCCIÓN

## 1. INTRODUCCIÓN GENERAL

### 1.1 El fuego como disturbio

El fuego es un disturbio recurrente en regiones con climas estacionales donde la acumulación de combustibles y la alternancia de períodos de diferente disponibilidad de agua predisponen para la ocurrencia de estos eventos (Pausas y Moreira, 2012). En paisajes bajo climas semiáridos, la estacionalidad climática y las características de la vegetación promueven la ocurrencia de fuegos, transformándose en las últimas décadas, en eventos de severidad y extensión creciente (Bravo, Kunst, Gimenez, y Moglia, 2001).

Sin embargo, bajo el actual escenario de cambio climático y de uso de la tierra, sobre todo en países en vías de desarrollo, los incendios han incrementado significativamente su frecuencia y severidad, aún en ambientes de selvas y bosques tropicales donde no eran un disturbio frecuente (Alvarado-Celestino, 2006; Barlow y Peres, 2004; Neri-Pérez y Rodríguez-Trejo, 2009). En ambientes donde el fuego forma parte de la dinámica natural de las comunidades vegetales, conocidos como "*fire-prone ecosystems*" algunas especies desarrollan rasgos estructurales y funcionales que favorecen su inflamabilidad como parte de las estrategias de sobrevivencia al disturbio, ya que parte de sus ciclos reproductivos y restablecimiento de poblaciones y comunidades depende de este disturbio (Bond y Keeley,

2005; Montenegro, Ginocchio, Segura, Keely, y Gómez, 2004). No obstante, las estrategias de algunas especies son poco eficientes para restablecerse luego de incendios lo que las torna susceptibles a fuegos recurrentes (Varner et al., 2009). El estudio de las características morfológicas, fisiológicas y bioquímicas de las especies es determinante para comprender la dinámica post-disturbio en ecosistemas expuestos a cambio climático y/o de uso de la tierra (Bruelheide et al., 2018; Tumino, Duff, Goodger, y Cawson, 2019).

El Chaco semiárido de Argentina es una de las regiones donde el fuego y las inundaciones constituyen los disturbios más frecuentes, responsables ambos del modelado del paisaje de bosques, sabanas y pastizales (Bucher, 1982; y Torella y Adámoli, 2005). Los incendios se originan en pastizales y sabanas dominadas por especies altamente inflamables como *Elionorus muticus* sp. y algunas latifoliadas herbáceas como *Lippia turbinata* y *Aloysia gratissima*. El uso del fuego en estos ambientes se extiende desde tiempos precolombinos, aunque hay evidencias históricas y paleoambientales que refieren una extensa historia de fuego durante los últimos siglos. En los bosques del Chaco que han sido sobreexplotados o sobrepastoreados, las especies arbóreas y arbustivas de madera dura coexisten con distintos grados de dominancia, lo que crea diferentes modelos de combustibles y distinta susceptibilidad a la ocurrencia y propagación de incendios (Bravo et al., 2001; Grau et al., 2015). Esta susceptibilidad aparece frecuentemente ligada a la existencia de combustible fino dentro del bosque que propague el fuego (Jaureguiberry, 2012).

Se ha analizado el efecto del contenido de humedad de los combustibles en pastizales y sabanas del Chaco semiárido sobre el comportamiento del fuego (Kunst et al., 2014) y la relación entre el contenido de humedad en hojas con la extensión y severidad de los

incendios (Argañaraz et al., 2016). Los aspectos bioquímicos vinculados a la inflamabilidad de combustibles no han sido explorados previamente en bosques del Chaco semiárido.

Los rasgos funcionales vinculados a la inflamabilidad de leñosas hacen énfasis en los rasgos foliares como el contenido de humedad, área foliar, área foliar específica y resistencia de la lámina sobre la inflamabilidad de los combustibles. El área foliar específica es una de las variables más usadas para evaluar la inflamabilidad y la captura de recursos en ambientes disturbados, debido a que tiene incidencia directa en la productividad primaria neta (Blackhall, Raffaella, y Veblen, 2012). Los aspectos bioquímicos vinculados a la inflamabilidad de combustibles, especialmente el efecto de la química foliar han sido también explorados, con énfasis en la presencia de compuestos fenólicos, resinas, aceites y terpenos, considerados promotores del fuego (Cannac et al., 2009; Della Rocca et al., 2017; Ormeño et al., 2009; Zhao, Shu, y Wang, 2012; Bowman, French, y Prior, 2014; Della Rocca et al., 2017). Así también, otros trabajos estudian el papel retardante del fuego, compuestos como sales de calcio, fosfatos de amonio, sulfatos de amonio, silicatos, entre otros, podrían contribuir como elementos de prevención frente a incendios (Lioudakis, Vorisis, y Agiovlasis, 2006; Scarff y Westoby, 2008).

Estudios a nivel de comunidad serían muy valiosos para delinear de manera más sustentable y eficiente los planes de manejo del fuego, sobre todo en bosques nativos como los del Chaco. Las características climáticas de la región chaqueña Argentina, con un clima semiárido marcadamente estacional, produce variaciones en la inflamabilidad de combustibles (pastos, hojarasca y residuos leñosos) a lo largo de la temporada de fuego (Kunst y Bravo, 2003). Kunst et al., (2012, 2014) determinaron las variaciones en el contenido

de humedad de combustibles vegetales, relacionándolos a la severidad de las quemadas en diferentes épocas de la temporada de fuego, dentro de la región chaqueña.

Argañaraz et al., (2016) establecieron la relación entre el contenido de humedad en hojas y la extensión y severidad de los incendios a partir de imágenes satelitales. Landi et al. (2017) comunicaron diferencias en la inflamabilidad de diferentes coberturas vegetales (pastizales, sabanas y bosques) del Chaco Occidental y Serrano del noroeste de Argentina. El estudio de rasgos foliares vinculados a la inflamabilidad de especies nativas del Chaco Serrano ha sido previamente abordado por Jaureguiberry (2012), a través de un enfoque funcional. El estudio de rasgos funcionales relacionados a la inflamabilidad de especies de leñosas de bosques chaqueños podría contribuir a la comprensión de la dinámica post-disturbio y a mejorar los planes de gestión de áreas quemadas.

## **1.2 Respuesta de la vegetación al fuego**

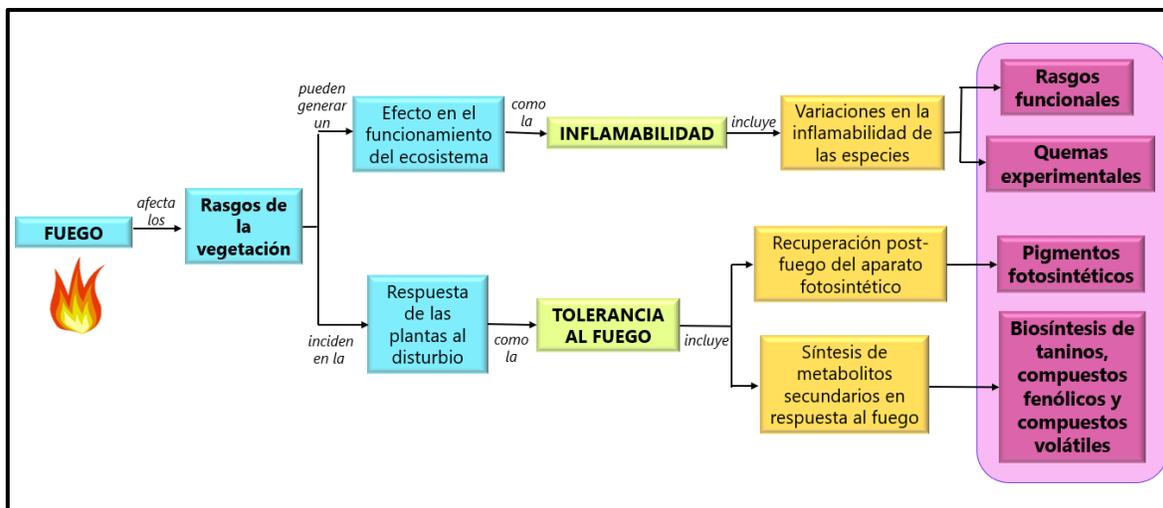
La respuesta de la vegetación a este disturbio depende del régimen de fuego y los parámetros que lo definen (la intensidad, severidad, frecuencia, estacionalidad de los fuegos y extensión de las áreas afectadas) (Keeley, 2009), así como de la tolerancia y resistencia de la vegetación frente a este disturbio (Bravo et al. 2014; Ledesma et al. 2018). El actual escenario de cambio de uso de la tierra y de cambio climático, ha producido alteraciones en los regímenes de fuego a nivel global. Estos cambios pueden generar consecuencias severas en los ecosistemas, al afectar la regeneración, el crecimiento y la supervivencia de las especies, lo que implica una modificación de la estructura y la funcionalidad de las

comunidades vegetales (Bond y Keeley, 2005; Carbone et al., 2017; Jaureguiberry, 2012; Pausas y Moreira, 2012).

El comportamiento de la vegetación frente al fuego depende de dos atributos: la *inflamabilidad* (o efecto) que consiste en la capacidad de la planta para entrar en ignición y consumirse; y la *tolerancia al fuego* de las especies (o respuesta), es decir la capacidad de sobrevivencia y regeneración frente a este disturbio (Jaureguiberry, 2012; Pausas et al., 2012). Ambos componentes son importantes para el funcionamiento de los ecosistemas, su dinámica y su capacidad de proveer servicios ecosistémicos. Además, cambios en el uso de la tierra, pueden promover indirectamente cambios importantes en la inflamabilidad y en la tolerancia de la vegetación a este disturbio, debido al establecimiento de especies dominantes con diferentes características relacionadas a estos atributos (Bond y Keeley, 2005). De ello se desprende la importancia de este conocimiento para mejorar el análisis del rol del fuego en las diferentes unidades de vegetación y para avanzar en la planificación y ordenamiento territorial país (Jaureguiberry, 2012).

La presente tesis evaluó el comportamiento de la vegetación frente al fuego a través de dos atributos: la *inflamabilidad*, abordada desde un enfoque funcional, y la *tolerancia al fuego*, evaluada a través de la composición bioquímica de las plantas y sus cambios producidos por el fuego (Figura 1). Las características morfológicas y bioquímicas de la vegetación inciden en su comportamiento frente al fuego (Blackhall et al., 2012; Cannac et al., 2009; Cannac et al., 2009; Della Rocca et al., 2017; Jaureguiberry, 2012; Pausas, Alessio, Moreira, y Segarra-Moragues, 2016). Por ejemplo, la retención de ramas muertas, el tamaño de las hojas, el área foliar específica o la presencia de hojarasca, influyen directamente sobre la inflamabilidad

de la vegetación al incrementar la cantidad de combustible fino listo para entrar en ignición (Bruehlheide et al., 2018; Jaureguiberry, 2012; Pérez-Harguindeguy et al., 2013). A su vez, la composición bioquímica de las plantas y el grado de adaptación de las especies a factores ambientales particulares en su área de distribución, juegan un papel importante en la tolerancia de la vegetación al fuego. La capacidad de las especies para tolerar condiciones de estrés favorece el establecimiento de rebrotes y la recuperación de la parte aérea de la planta en ambientes post-fuego (Pausas y Moreira, 2012). Esta recuperación depende del restablecimiento del aparato fotosintético y de la acumulación de reservas para rebrotar (Clarke et al., 2013). De igual manera, pueden ocurrir cambios en la inflamabilidad de las especies producidos por la síntesis o liberación de compuestos inflamables en respuesta al estrés producido por el fuego (Ormeño et al., 2009; Della Rocca et al., 2017). Por todo lo expuesto, la presente tesis desarrolla la vinculación de la inflamabilidad y la tolerancia al fuego en la explicación del comportamiento de la vegetación leñosa nativa del Chaco semiárido frente al fuego.



**Figura 1.** Esquema de los atributos del comportamiento de la vegetación frente al fuego evaluados durante el desarrollo de la presente tesis. Esta investigación profundizó en la determinación de la inflamabilidad de las especies a través del enfoque funcional y de quemaduras experimentales, con el propósito de obtener herramientas para el análisis de los mecanismos que median las respuestas de las plantas al fuego. Además, se realizó la evaluación, pre y post-quemaduras experimentales de pigmentos que sostienen la fotosíntesis y permiten la acumulación de reservas suficientes para rebrotar. La cuantificación de metabolitos secundarios con actividad antioxidante frente al estrés, y de aquellos responsables de incrementar la inflamabilidad (compuestos volátiles), permitieron valorar la estabilidad bioquímica de las especies estudiadas frente al disturbio en una corta escala temporal. El bloque de color lila reúne los principales objetivos de esta tesis.

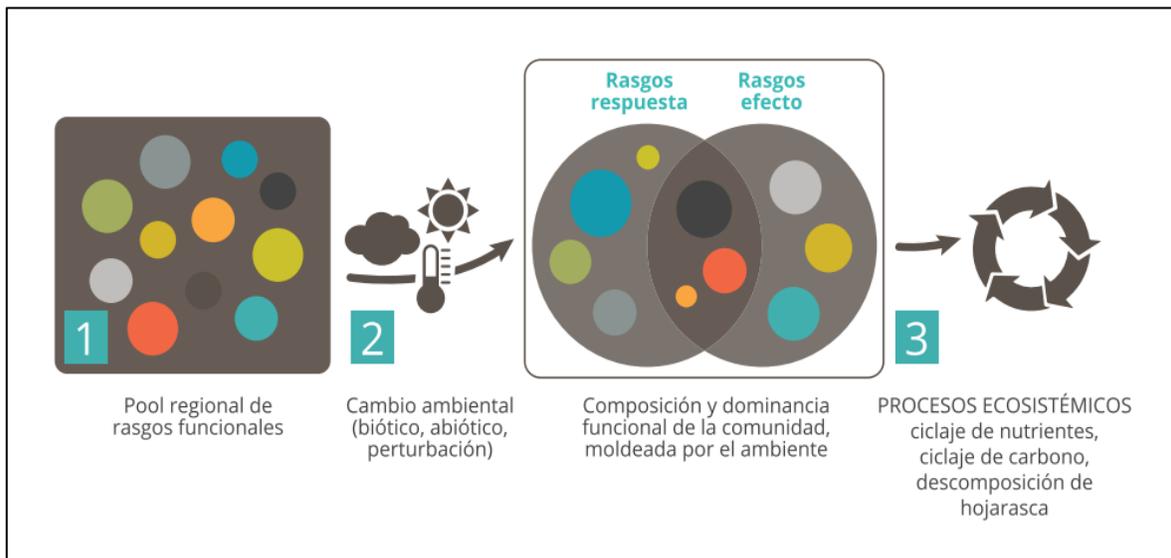
### 1.3 Enfoque funcional

La necesidad de encontrar el nexo entre los principales procesos ecosistémicos y las caracterizaciones tradicionales de comunidades motivó el surgimiento de la ecología funcional (Salgado Negret, 2015). Se conoce como diversidad funcional al enfoque ecológico que considera la respuesta de las especies al ambiente, así como el impacto de ellas en los procesos ecosistémicos (Díaz, Gurvich, Pérez, y Cabido, 2002; Lavorel y Garnier, 2002). La ecología funcional considera que los organismos pese a permanecer a grupos filogenéticos distintos, al desarrollarse bajo condiciones ambientales similares, tienden a desarrollar características morfológicas, fenológicas, fisiológicas y comportamentales parecidas. A estas características se les conoce como rasgos funcionales y su principal atributo consiste en ser

características medibles a nivel de individuo, que proporcionan información a nivel de especie frente a la respuesta de ésta a algún cambio ambiental (biótico o abiótico). La respuesta de los individuos condicionará la composición de las especies en la comunidad, ya que las plantas con rasgos funcionales más apropiados para sobrevivir y reproducirse después del disturbio, aumentarán su dominancia en la comunidad. Los cambios en la composición de la comunidad, causarán un impacto (o efecto) sobre los procesos ecosistémicos. Por ejemplo, en los ambientes semiáridos, la baja disponibilidad hídrica favorece el crecimiento de especies con maderas densas, caracterizadas por ser reservorios importantes de carbono estructural. En la comunidad, la dominancia de estas especies disminuye la velocidad de descomposición de la materia orgánica del suelo, lo que genera un efecto en el ciclado de nutrientes del ecosistema (Díaz et al., 2013; Salgado Negret, 2015) (Figura 2).

El enfoque funcional contribuye a determinar el rol de las especies en las propiedades y servicios ecosistémicos de las comunidades de las que forman parte, así como su tolerancia al estrés y a las perturbaciones ambientales (Díaz et al., 2013). Este enfoque permite interpretar la variedad de formas en que los organismos usan los recursos y la manera que con su actividad causan un impacto el ecosistema que habitan (Salgado Negret, 2015). Respecto al fuego, los rasgos funcionales inciden en la respuesta de las especies al disturbio. Especies con mayor *tolerancia al fuego*, tendrán mayor dominancia relativa después de la perturbación. Estos cambios en la comunidad pueden causar un efecto en la *inflamabilidad*, ya que el reemplazo de especies puede incrementar la inflamabilidad de la vegetación (Jaureguiberry, 2012; Lavorel y Garnier, 2002; Pausas et al., 2004). Existen rasgos funcionales,

que están acoplados tanto a la respuesta como al efecto de la especie sobre su ecosistema. Tal es el caso del área foliar específica, rasgo que brinda información sobre la respuesta de la especie a factores ambientales como la disponibilidad de agua, y a la vez, sobre su efecto en procesos ecosistémicos como la productividad y la descomposición (Díaz et al., 2013; Jaureguiberry, 2012; Pérez-Harguindeguy et al., 2013).



**Figura 2.** Enfoque funcional, considerando el sistema respuesta-efecto (Tomado de Salgado Negret 2015). **(1)** Existe un pool de especies con rasgos funcionales particulares a nivel regional. La variedad de colores en los círculos representa la composición funcional a nivel regional, y el tamaño de éstos representa la dominancia funcional. **(2)** Ante un cambio ambiental, las especies reaccionan a través de los rasgos funcionales de respuesta. Las especies con rasgos funcionales de respuesta más apropiados para sobrevivir y reproducirse bajo esas condiciones ambientales aumentarán su dominancia funcional en el ecosistema, contrario a las especies con rasgos funcionales de respuesta con menor capacidad de sobrevivir al disturbio, las cuales disminuirán su dominancia funcional en el ecosistema (Cambios representados por el tamaño de los círculos). **(3)** Los rasgos que generan cambios en los procesos ecosistémicos son conocidos como rasgos funcionales de efecto. Hay cambios ambientales que, a través de la alteración en la composición y dominancia funcional de la comunidad, pueden generar modificaciones directas en los procesos ecosistémicos. Esto se debe al subconjunto de rasgos funcionales que son tanto de respuesta como de efecto (intersección de círculos) o al conjunto de rasgos de respuesta y efecto que son distintos entre sí, pero que están correlacionados.

En relación con el fuego como evento ecológico, algunos rasgos funcionales pueden tener efecto sobre su inflamabilidad. Blackhall et al., (2012) reportaron que rasgos foliares como el tamaño de la hoja, el área foliar específica y el contenido de humedad están relacionados directamente con la inflamabilidad de bosques y arbustales de la Patagonia de Argentina. En ambientes adaptados al fuego, la presión selectiva del disturbio hace que las especies desarrollen estrategias de supervivencia que le otorgan mayor inflamabilidad a las mismas, como el efecto "*burn thy neighbour*" ("quemá tu vecino") (Bond y Midgley, 1995). Estas especies suelen establecerse con mayor éxito luego del disturbio, cuando confluyen la liberación de recursos y la disminución de la competencia.

Rasgos funcionales como la presencia de compuestos volátiles y/o resinas, un grado de ramificación complejo, o la retención de hojas y/o ramas muertas, aumentan la disponibilidad de combustibles y favorecen la combustión (Bond y Midgley, 1995; Jaureguiberry, 2012; Santacruz-García, Bravo, del Corro, y Ojeda, 2019). Las especies con mayor capacidad para sobrevivir al disturbio aunque inicialmente parecen más afectadas por el fuego, se recuperan con mayor rapidez que las especies con menor tasa de sobrevivencia (Della Rocca et al., 2017).

Esta tesis se enfoca en el estudio de rasgos funcionales vinculados con la inflamabilidad tales como la retención de ramas muertas, presencia de hojarasca y presencia de compuestos volátiles y resinas. A la vez, se seleccionaron rasgos funcionales que además de explicar la inflamabilidad dan indicio sobre la tolerancia de las especies al fuego, dada la estrecha relación entre estos dos atributos. Los rasgos seleccionados fueron el contenido de agua foliar, el área foliar, el área foliar específica; y la altura; caracteres establecidos tomando

como referencia las publicaciones de Blackhall et al., (2012); Cornelissen et al., (2003); Jaureguiberry, (2012); Lavorel y Garnier, (2002); Ormeño et al., (2009); Pérez-Harguindeguy et al., (2013).

#### **1.4 Composición bioquímica de las plantas**

Las respuestas metabólicas de las plantas a disturbios incluyen desde la síntesis y almacenamiento de metabolitos primarios en raíces y hojas (fundamentalmente carbohidratos y clorofilas), para establecer rebrotes y recuperar las estructuras aéreas perdidas (De Moraes, De Carvalho, Franco, Pollock, y Figueiredo-Ribeiro, 2016; Morgan Varner et al., 2009); hasta la síntesis y/o liberación de metabolitos secundarios que les permiten sobreponerse al estrés oxidativo que ocasiona el disturbio. Los metabolitos secundarios son compuestos elaborados por las plantas como respuesta a su interacción con el ambiente, siendo estrategias de defensa que no compiten ni comprometen sus funciones vitales de crecimiento y desarrollo (Peralta-Sánchez et al., 2014). Tanto las clorofilas como los metabolitos secundarios incrementan la tolerancia de la especie al estrés, debido a que cumplen el rol de ser señalizadores y receptores de radicales libres, otorgando así resistencia al estrés oxidativo (Benavides-Mendoza, 2002).

La síntesis de clorofilas y carotenoides es considerada un indicador de la respuesta de la vegetación a los cambios ambientales (Allred y Snyder, 2008; Esteban, Moran, Becerril, y García-Plazaola, 2015). Los terpenos y compuestos fenólicos son metabolitos secundarios que las plantas producen en respuesta a condiciones de estrés y disturbios, tanto naturales

como antrópicos. Ormeño et al. (2009), señalaron que el estrés abiótico producido por las sequías puede desencadenar un aumento en la síntesis de terpenos, incidiendo éstos en la inflamabilidad de las comunidades dominadas por especies leñosas, ya que los mismos son compuestos altamente volátiles. Los compuestos volátiles reducen la temperatura de ignición del follaje y la hojarasca, promoviendo la inflamabilidad de la vegetación (Bowman et al., 2014; Della Rocca et al., 2017; Ormeño et al., 2009; Page, Jenkins, y Runyon, 2012; Pausas et al., 2016).

Peralta-Sánchez *et al.* (2014) informaron variaciones en la concentración de carotenoides, flavonoides, aceites esenciales y clorofilas en respuesta a estrés por salinidad. Parilaman, Mahendranath, Giridhar, y Ravishankar (2011) en experimentos con la aplicación de hormonas vinculadas a estrés detectaron un incremento en la concentración de carotenoides en *Bixa orellana*. Otros autores informaron también el aumento en la concentración de metabolitos secundarios al inducir estrés biótico y abiótico a plantas de *Coffea canephora* (Vaddadi y Parvatam, 2015), en la síntesis de alcaloides en *Coffea arabica* bajo estrés inducido en plántulas (Frischknecht y Baumann, 1985), y de flavonoles en *Ginkgo biloba* en respuesta a estrés abiótico (Xu et al., 2012).

La síntesis de metabolitos secundarios puede constituir también una respuesta a la presión por herbivoría ya que estos compuestos representan una defensa química, debido a sus efectos tóxicos para distintas especies de insectos y vertebrados (Caroprese-Araque, Parra-Garcés, Arrieta-Prieto, y Stachenko, 2011). La relación entre la inflamabilidad, la síntesis de metabolitos secundarios y el pastoreo se establece también a través de la modificación de la arquitectura y/o la inducción a la biosíntesis de metabolitos secundarios que

incrementan la ignitabilidad de la vegetación (Blackhall et al., 2012). Así también, la producción y acumulación de pigmentos fotosintéticos y metabolitos secundarios suelen variar también a lo largo de los diferentes estadios fenológicos, lo que podría determinar una susceptibilidad diferencial a lo largo de la temporada de fuego dentro de climas estacionales.

## **2 PROBLEMA DE INVESTIGACIÓN**

Los incendios forestales se han convertido en un fenómeno recurrente que afecta la dinámica poblacional de los ecosistemas tropicales, se estima que aproximadamente el 50% de la superficie global actualmente afectada por el fuego, corresponde a áreas tropicales (Neri-Pérez y Rodríguez-Trejo, 2009). A pesar de ello y de los esfuerzos de algunos grupos de investigación, aún hacen falta estudios sobre las causas y efectos del fuego sobre la vegetación en gran parte de los países tropicales y subtropicales de Latinoamérica (Neri-Pérez y Rodríguez-Trejo, 2009).

Las comunidades vegetales presentan caracteres morfológicos o bioquímicos que revelan su adaptación y ajuste a las condiciones ambientales de las áreas donde se desarrollan. Existen una serie de rasgos funcionales que inciden en la *inflamabilidad* de las especies, tales como el área foliar específica, el contenido de materia seca y la arquitectura de la planta. Estos rasgos se modifican en respuesta al fuego y pueden interactuar condicionando la recurrencia de este disturbio. Por otra parte, la conservación de la biodiversidad en los ecosistemas afectados por el fuego depende en gran medida de la tolerancia de las especies

al estrés producido por los incendios. Esto incluye no solo la aptitud para la reposición de partes dañadas de la planta sino, además, la recuperación de procesos relacionados con la biosíntesis de compuestos bioactivos, que sirven como estrategia de defensa. El estrés producido por este disturbio hace que las comunidades vegetales desarrollen estrategias de *tolerancia al fuego*, mediadas por la síntesis y/o liberación de compuestos químicos, muchos de ellos metabolitos secundarios de naturaleza volátil que, a la vez, predisponen a la vegetación a nuevos eventos de características similares o aún de mayor severidad.

El estudio de las estrategias de la vegetación en respuesta al fuego (inflamabilidad y tolerancia bioquímica), contribuirá a la comprensión del comportamiento de las especies vegetales como combustibles y de su respuesta al fuego como disturbio, en el escenario actual de cambio climático. Estos datos aportarán información que puede contribuir a mejorar la eficiencia de las actividades de prevención, de evaluación del comportamiento del fuego y de restauración de áreas quemadas.

### **3 OBJETIVOS**

#### **3.1 Objetivo general**

Evaluar rasgos funcionales asociados a la inflamabilidad y cambios en la síntesis de compuestos químicos en respuesta al fuego, en seis especies leñosas nativas de bosques del Chaco semiárido de Argentina.

### 3.2 Objetivos específicos

- a. Evaluar los rasgos funcionales vinculados a la inflamabilidad y el efecto de cambios estacionales en la misma, en especies leñosas nativas de bosques del Chaco Occidental.
- b. Evaluar cambios en la síntesis de pigmentos fotosintéticos como bioindicadores de la tolerancia de la vegetación al fuego (clorofilas y carotenoides).
- c. Evaluar el efecto de las quemas experimentales en la síntesis de metabolitos secundarios asociados a la tolerancia de la vegetación al fuego (compuestos volátiles, taninos y compuestos fenólicos).
- d. Analizar el sinergismo entre rasgos funcionales y la biosíntesis de compuestos químicos asociados al comportamiento de la vegetación leñosa frente al fuego.

## 4 HIPÓTESIS Y PREDICCIONES

Si bien se han realizado estudios sobre el efecto del fuego en la vegetación desde un enfoque funcional, la presencia de compuestos volátiles u otros metabolitos secundarios en el comportamiento de las especies frente al fuego no ha sido evaluada para las especies de la región chaqueña. La presencia de estos compuestos puede incidir en la tolerancia al fuego, aumentar la combustibilidad de las especies y por ende la inflamabilidad de éstas.

La hipótesis general de esta tesis propone que *los rasgos funcionales de las especies de leñosas nativas del Chaco les confieren inflamabilidad y los metabolitos secundarios*

*sintetizados como respuesta al estrés promueven su tolerancia al disturbio. La complementariedad entre ambos enfoques brinda una información más precisa sobre el comportamiento de las especies frente al fuego.* Se plantearon dos hipótesis complementarias que abarcan los dos diferentes niveles de percepción: una a escala macroscópica que incluye rasgos funcionales y otra a nivel bioquímico que involucra la síntesis y acumulación de pigmentos fotosintéticos y metabolitos secundarios. En la tabla 1 se detalla cada una de estas hipótesis con sus respectivas predicciones.

**Tabla 1.** Hipótesis y predicciones planteadas para el desarrollo de la presente tesis.

<b>Hipótesis</b>	<b>Predicciones (Resultados esperados)</b>
<i>Los rasgos funcionales son buenos predictores de la inflamabilidad de las especies en quemadas experimentales.</i>	<ul style="list-style-type: none"> <li>-Los rasgos funcionales de las especies arbustivas les otorgan un mayor grado de inflamabilidad respecto al mismo atributo en las especies arbóreas.</li> <li>-La estacionalidad promoverá cambios en la inflamabilidad de las especies estudiadas y estará relacionada con la persistencia foliar de las mismas.</li> <li>-La inflamabilidad de las especies evaluada a través de rasgos funcionales, estará correlacionada positivamente con la inflamabilidad evaluada mediante quemadas experimentales.</li> </ul>
<i>Los cambios en la concentración de compuestos bioactivos post-fuego, contribuyen a la tolerancia bioquímica de la vegetación frente a este disturbio, debido a la actividad antioxidante de estos compuestos.</i>	<ul style="list-style-type: none"> <li>-La concentración de compuestos con actividad antioxidante en las especies expuestas a quemadas experimentales es mayor que en las que no fueron sometidas a dicho disturbio.</li> <li>-La concentración de clorofilas, carotenoides, taninos, compuestos fenólicos y compuestos volátiles, aumentará como respuesta a las quemadas experimentales.</li> <li>-El fuego promoverá cambios en la síntesis de compuestos bioactivos en la vegetación; sin embargo, la concentración de estos compuestos retornará a los niveles de las condiciones pre-disturbio dentro de un corto margen temporal.</li> <li>-Las especies con mayor grado de inflamabilidad tendrán mayor concentración de pigmentos fotosintéticos y metabolitos secundarios.</li> </ul>

## **5. ORGANIZACIÓN GENERAL DE LA TESIS**

La tesis propuesta consta de los siguientes capítulos:

El Capítulo I corresponde a la introducción general y plantea el marco referencial para el desarrollo de este estudio, delimita el problema de investigación y los objetivos e hipótesis que guían el desarrollo de la investigación. A la vez, explica el diseño metodológico general seguido durante el desarrollo de la tesis.

El capítulo segundo, contiene los resultados respecto a la inflamabilidad de las especies estudiadas, considerando exclusivamente el enfoque funcional. También se analiza la relación de la estacionalidad con los rasgos funcionales asociados a la inflamabilidad.

El tercer capítulo presenta la concentración de pigmentos fotosintéticos de las especies evaluadas, biosintetizados como respuesta al estrés, y su variación producto del estrés inducido por las quemas experimentales, como una aproximación a la tolerancia de la vegetación a este disturbio.

El cuarto capítulo contiene los resultados de la variación de los metabolitos secundarios biosintetizados en respuesta a las quemas experimentales, como indicadores de la tolerancia al fuego. Se analiza la respuesta de la vegetación relacionada a la distancia temporal al disturbio.

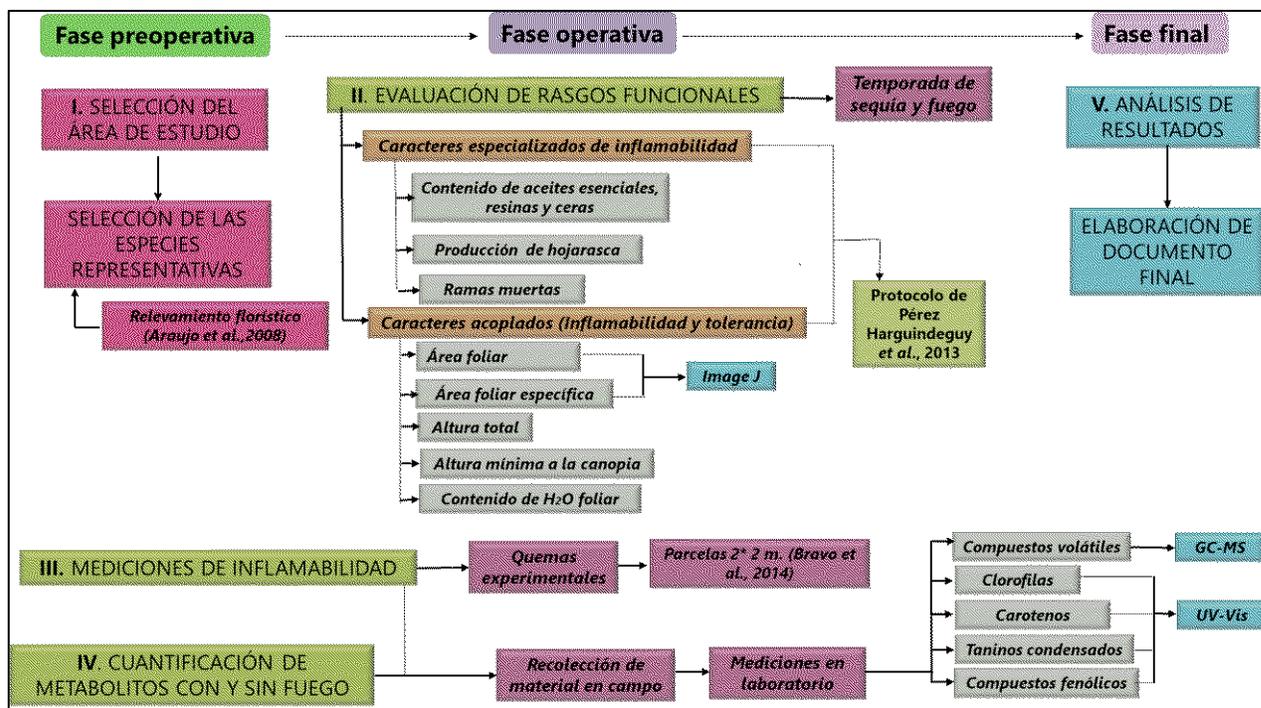
El quinto capítulo presenta los resultados del sinergismo entre los rasgos funcionales asociados a la inflamabilidad de las especies evaluadas y su relación con la presencia de

pigmentos fotosintéticos y metabolitos secundarios. Además, se contrastan estos resultados con la inflamabilidad evaluada en campo, a través de quemas experimentales.

El capítulo final (Capítulo VI), presenta las conclusiones generales de la tesis.

## **6. METODOLOGÍA GENERAL**

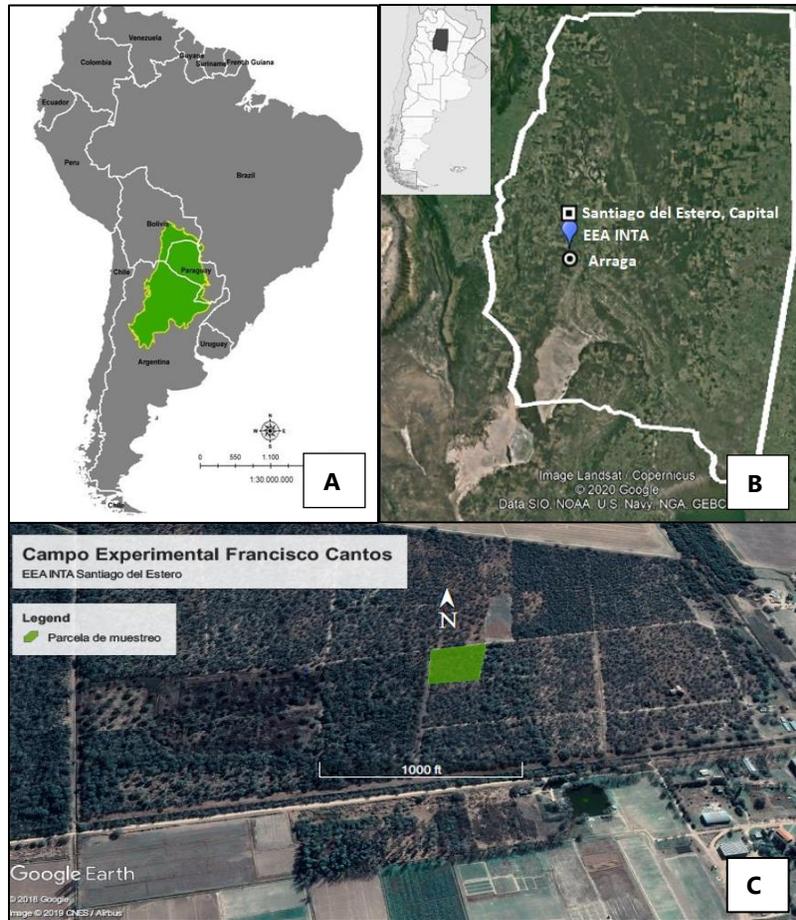
Durante el desarrollo de la presente tesis, se siguieron cinco fases secuenciales, las cuales incluyeron a) la selección del área de estudio y de las especies a evaluar; b) la determinación de los rasgos funcionales a considerar y el análisis de los cambios estacionales en la inflamabilidad para las especies seleccionadas; c) las mediciones de inflamabilidad a través de quemas experimentales; d) la determinación de los pigmentos fotosintéticos y metabolitos secundarios en follaje post quemas experimentales, y por último, e) el procesamiento estadístico de los datos. El diseño metodológico planteado se encuentra en la figura 3.



**Figura 3.** Diseño metodológico general para la tesis propuesta.

## 6.1 Selección del área de estudio y de las especies representativas

El área de estudio se encuentra incluida en el Chaco semiárido argentino. Los sitios de estudio para recolección de muestras y ensayos a campo se ubican en el Campo Experimental "Francisco Cantos", perteneciente al Instituto Nacional de Tecnología Agropecuaria de INTA, Santiago del Estero (Figura 4). Este campo experimental posee una extensión aproximada de 8.000 ha y contiene las unidades de vegetación típicas del Chaco Occidental: bosques, sabanas, pastizales y arbustales en diferente estado de conservación.



**Figura 4.** (A) Localización del área de estudio en la Región del Gran Chaco Americano, (B) Localización de la Estación Experimental Agropecuaria (EEA) Francisco Cantos perteneciente al Instituto Nacional de Tecnología Agropecuaria (INTA) en la provincia de Santiago del Estero ubicada al sur de la región del Gran Chaco Americano, (C) Localización del sitio de estudio dentro de la estación experimental.

El promedio anual de precipitación es 574 mm (series anuales del período 1994-2000, récord climático del INTA). La temporada seca se extiende de mayo a octubre, con una amplitud térmica y un déficit de humedad considerable. Esta temporada coincide con la temporada de fuego a nivel regional (Kunst y Bravo 2003). Actualmente, el fuego es empleado como técnica de manejo por los productores, para mejorar la calidad de pasturas para el ganado (Kunst et al., 2012). No obstante, algunos incendios pueden ocurrir fuera de la temporada

de fuego y sequía, bajo condiciones ambientales atípicas o actividades humanas como quema de residuos o cambios en la interfase urbano-rural.

Las especies evaluadas se seleccionaron en base a un relevamiento florístico realizado por Araujo et al., (2008) dentro del área de estudio. El sitio de estudio fue seleccionado a partir de imágenes satelitales y recorridos en la Estación Experimental, un bosque disturbado con aplicaciones frecuentes de fuego y rolados de baja intensidad, con el objetivo de controlar la presencia de arbustos y mejorar el crecimiento de pasturas para el ganado (Kunst et al., 2012) (Figura 5). Dentro del sitio de estudio, se seleccionaron las especies consideradas abundantes (cuyas sumas de cobertura representan el 63% de la cobertura total).



**Figura 5.** Sitio de estudio. Bosque disturbado con fuegos y rolados de baja intensidad.

Las especies seleccionadas tanto para la determinación de rasgos funcionales como para cuantificación de los compuestos químicos fueron: *Schinopsis lorentzii* y *Aspidosperma quebracho-blanco*, como especies dominantes en el estrato superior; *Sarcomphalus mistol* y *Celtis ehrenbergiana* representando el estrato medio y *Atamisquea emarginata* y *Schinus johnstonii*, como especies típicas del sotobosque. La selección de especies consideró su representatividad en los tres estratos del bosque chaqueño, dado que su abundancia corresponde al 63% de la cobertura vegetal del área de estudio (Del Corro, 2020), el grado de inflamabilidad contrastante (Santacruz-García et al., 2019) y la complejidad de los análisis bioquímicos que se realizaron durante la tesis. La tabla 2 muestra la familia botánica a la que pertenecen las especies estudiadas, la persistencia foliar y el hábito de crecimiento que las caracteriza, y la abundancia relativa de las mismas dentro del área de estudio (Del Corro y Bravo, 2020). Los nombres con los que se identifican las especies seleccionadas para el estudio, corresponden al sistema de clasificación del Instituto Darwinion, dependiente de la Academia Nacional de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales y el CONICET, (<http://www.darwin.edu.ar/Proyectos/FloraArgentina/fa.htm>). El hábito de crecimiento y la persistencia foliar se establecieron tomando como base la descripción botánica de las especies, realizada por (Palacio y Roger, 2016).

**Tabla 2.** Familia botánica, hábito de crecimiento, persistencia foliar y abundancia relativa para las especies seleccionadas para el estudio. La abundancia relativa se determinó a través de un relevamiento florístico realizado en el área de estudio (Del Corro et al., 2020).

<b>Especie</b>	<b>Familia botánica</b>	<b>Hábito de crecimiento</b>	<b>Persistencia foliar</b>	<b>Abundancia relativa</b>
<i>Aspidosperma quebracho-blanco</i> Schltdl.	Apocynaceae	Árbol	Perenne	13%
<i>Atamisquea emarginata</i> Miers Ex Hook. y Arn. = <i>Capparis atamisquea</i> Kuntze	Capparaceae	Arbusto	Perenne	14%
<i>Celtis ehrenbergiana</i> (Klotzsch) Liebm	Celtidaceae	Arbusto	Caducifolia	17%
<i>Sarcomphalus mistol</i> (Griseb.) Hauenschild	Rhamnaceae	Árbol	Caducifolia	4%
<i>Schinopsis lorentzii</i> (Griseb.) Engl.	Anacardiaceae	Árbol	Caducifolia	8%
<i>Schinus johnstonii</i> f.A. Barkley	Anacardiaceae	Arbusto	Perenne	7%

Para analizar cambios estacionales en los rasgos funcionales asociados a la inflamabilidad y su relación con la síntesis de metabolitos secundarios, se evaluaron 10 ejemplares de cada una de las especies seleccionadas, en dos épocas del año: **a)** durante la temporada de fuego temprana (junio) y tardía (octubre) y **b)** comienzo de temporada de lluvias (diciembre)- y final de la temporada de lluvias (marzo) (Kunst y Bravo, 2003). La selección del número de ejemplares se realizó considerando el protocolo estandarizado para la medición de rasgos funcionales de Pérez-Harguindeguy et al. (2013).

## 6.2 Selección de rasgos funcionales considerados

Los rasgos funcionales evaluados corresponden a rasgos complementarios a los ya analizados por Santacruz et al. (2019), considerados por otros autores como determinantes de inflamabilidad en otras especies leñosas (Blackhall et al., 2012; Jaureguiberry, 2012; Ormeño et al., 2009). La metodología detallada de medición particular para cada rasgo se encuentra en el segundo capítulo. La tabla 3 indica los rasgos seleccionados para el estudio

en la presente tesis y el atributo del que proporcionan información (inflamabilidad o tolerancia al fuego).

**Tabla 3.** Rasgos funcionales considerados para el desarrollo de la presente tesis y atributo del que proporcionan información, tomando como base antecedentes y referencias de (a) Blackhall et al., 2012; (b) Cornelissen et al., 2003; (c) Jaureguiberry, 2012; (d) Ormeño et al., 2009 y (e) Pérez-Harguindeguy et al., 2013, (f) Zizka, Govender, y Higgins, 2014 así como (g) resultados propios. Los signos “+” y “-” indican la asociación positiva o negativa del rasgo funcional con el atributo del que proporcionan información (desde la perspectiva de la planta); por ejemplo, en cuanto a la tolerancia, una asociación positiva indica una mayor capacidad de la planta para sobrevivir al fuego y una asociación positiva con la inflamabilidad, indica una mayor capacidad de la especie para entrar en ignición y sostener el fuego. La “x” corresponde a rasgos funcionales categóricos, en los que no se puede aducir una relación de proporcionalidad con la función ecosistémica de la que brinda información.

Rasgo funcional	Atributo	
	Tolerancia al fuego	Inflamabilidad
<i>Área foliar</i>	+ (c)	- (a, b, c, e)
<i>Área foliar específica</i>	+ (c)	- (a, c)
<i>Altura total</i>	+ (c)	- (c)
<i>Altura mínima a la canopia</i>	+ (c)	- (c)
<i>Contenido de agua foliar</i>	+ (c)	- (g)
<i>Ramas muertas</i>		+ (b, c, e)
<i>Presencia de aceites volátiles, ceras y/o resinas</i>		+ (b, d, e)
<i>Presencia de hojarasca</i>		+ (b, e)
<i>Persistencia foliar</i>		x (g)
<i>Hábito de crecimiento</i>	x (f)	x (c, g)

### 6.3 Mediciones de inflamabilidad

Las mediciones de inflamabilidad de las especies seleccionadas se realizaron a través de quemas experimentales en parcelas de 2 x 2 m. Cada planta individual (con DAP <15 cm), se encontraba ubicada en el centro de cada parcela. Cada parcela se quemó con una carga de combustible baja (4.000 KgMs.ha<sup>-1</sup>) Esta metodología se describe con profundidad en el

tercer capítulo y sigue las técnicas propuestas por Beutling, Batista, Stolle, y Tetto Giongo Alves, (2012), Bravo et al., (2014) y Ledesma et al., (2018).

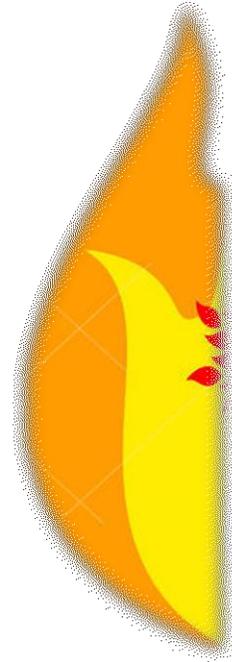
#### **6.4 Determinación de pigmentos fotosintéticos y metabolitos secundarios post-fuego**

Para evaluar los niveles de pigmentos fotosintéticos y metabolitos secundarios se colectó el material vegetal una vez que hubo presencia de rebrotes o de hojas completamente expandidas en los individuos (a los 2, 6, 12 y 24 meses posteriores a las quemaduras experimentales según el compuesto químico evaluado). Se comparó con muestras tomadas de individuos no quemados, con el fin de observar los cambios en la concentración de los metabolitos generados como respuesta al fuego como disturbio.

Considerando que los metabolitos asociados a estrés principalmente son carotenoides, compuestos fenólicos, compuestos volátiles, taninos y clorofilas, las técnicas de análisis cuantitativo se centraron en ellos. Las muestras obtenidas se procesaron para su determinación cuali/cuantitativa mediante técnicas espectrométricas y espectrofotométricas según sea la naturaleza del metabolito aislado (García, 2015; Peralta-Sánchez et al., 2014). Para el análisis de compuestos volátiles, se aplicaron técnicas de cromatografía de gases acoplada a masas (GC-MS) y para la determinación de carotenoides, clorofilas, compuestos fenólicos y taninos condensados se emplearon técnicas de espectrofotometría ultravioleta-visible (UV/VIS).

## 6.5 Análisis de datos

Los datos se analizaron empleando técnicas de estadística multivariada con el fin de encontrar asociaciones y correspondencias entre las variables analizadas. También se emplearon las técnicas convencionales de estadística paramétrica (modelos lineales generales, modelos generales mixtos y modelos generalizados mixtos) para explorar y analizar diferencias significativas observadas entre las especies y sus asociaciones. El software estadístico empleado fue Infostat/2017 (Grupo Infostat, Universidad Nacional de Córdoba, Argentina) con un  $\alpha = 0.05$ .



## Capítulo 2

# Rasgos funcionales asociados a la inflamabilidad

## CAPÍTULO 2

### RASGOS FUNCIONALES ASOCIADOS A LA INFLAMABILIDAD

#### 1. INTRODUCCIÓN

Actualmente, grandes áreas en el mundo se encuentran experimentando un proceso acelerado de cambio global y cambio de uso de la tierra. Disturbios naturales y antrópicos como incendios, sequías, intensificación de la ganadería, aprovechamiento forestal y agricultura extensiva pueden alterar los regímenes de fuego, a través de su efecto sobre la disponibilidad de combustibles vegetales (Batllori et al., 2017; Juárez-Orozco, Siebe, y Fernández y Fernández, 2017). Estas alteraciones a la vez pueden generar cambios en las condiciones ambientales dentro de las áreas afectadas (Gomes, Miranda y Bustamante, 2018; Gómez-González et al., 2019). Globalmente, se estima un aumento en los incendios forestales en aquellos ecosistemas en los que el fuego no era un fenómeno frecuente (por ejemplo, en las selvas tropicales) (Food and Agriculture Organization—FAO, 2015), y los regímenes de fuego están cambiando, incluso en los *"fire-prone ecosystems"* (ecosistemas propensos al fuego) (Pausas y Moreira, 2012). Por tal motivo, el monitoreo de la inflamabilidad de la vegetación se torna como una acción de suma importancia para las instituciones relacionadas a las actividades de prevención y de extinción de incendios forestales (Yebra et al., 2013).

La inflamabilidad se define como la capacidad de una planta para entrar en ignición y propagar el fuego. Está determinada por cuatro componentes: **a)** ignitabilidad, definida como el tiempo que toma una planta para entrar en ignición; **b)** sostenibilidad, relacionada a la duración de la combustión; **c)** combustibilidad, la cual se refiere al calor liberado; y **d)** consumabilidad, relacionada a la proporción de combustible consumido (Anderson, 1970; Martin, 1994; White y Zipperer, 2010). La inflamabilidad es una función ecosistémica importante en los biomas propensos al fuego, tales como los que se desarrollan en el ambiente mediterráneo y en la región chaqueña (Kunst y Bravo, 2003; Pausas et al., 2004; Pausas y Moreira, 2012).

En áreas con regímenes de fuego alterados, se han desarrollado estudios sobre el comportamiento del fuego de acuerdo a diferentes modelos de combustibles (Boer et al., 2016; Parks et al., 2016). Estos modelos incluyen rasgos funcionales relacionados a la inflamabilidad, tales como humedad y contenido de materia seca en ramas, ramillas y hojas; área foliar y área foliar específica, contenido de compuestos inflamables (aceites volátiles, ceras y resinas), entre otros rasgos (Blackhall et al., 2012; Burger y Bond, 2015; Ormeño et al., 2009; Wyse et al., 2016). Se espera que la inflamabilidad sea mayor en cuanto haya menor contenido de agua foliar y menor área foliar específica, lo cual contribuye a la rápida propagación del fuego bajo condiciones atmosféricas particulares como baja humedad relativa y vientos de alta velocidad (Bradstock, 2016; Santacruz-García et al., 2019).

La región chaqueña argentina se encuentra seriamente afectada por el cambio de uso de la tierra y prácticas de manejo de áreas naturales lo que incluye sobrepastoreo de bosques nativos, incendios forestales, quemas prescriptas, y tratamientos mecánicos sobre la

vegetación nativa en los sistemas silvopastoriles (Boletta, Ravelo, Planchuelo, y Grilli, 2006; Torella y Adámoli, 2005). Estudios sobre las variaciones estacionales en la inflamabilidad y su efecto en los servicios ecosistémicos son escasos. Las organizaciones internacionales y las instituciones de asistencia para desastres naturales resaltan la importancia de la detección temprana de focos de incendios, por lo cual, métodos accesibles y prácticos para las determinaciones de inflamabilidad son muy requeridos. Así también, el incremento de la población humana en la interfase urbano-rural demanda el mejoramiento de la capacidad de prevención de incendios.

### **1.1 Enfoque funcional**

La biodiversidad funcional reconoce la pluralidad de roles que cumplen las especies dentro de un ecosistema, a ella se le atribuye la explicación de las respuestas de las comunidades biológicas a los cambios ambientales, así como sus efectos en los procesos del ecosistema que habitan (Pérez-Harguindeguy et al., 2013; Salgado-Negret, 2015). Los rasgos funcionales se definen como cualquier característica morfológica, comportamental, fenológica o fisiológica, medible a nivel de *organismos individuales*, que influyen en las respuestas del organismo al ambiente o los efectos que puede generar éste, en el ecosistema. Estos rasgos presentan un valor, rango, distribución y abundancia que caracterizan un ecosistema (Díaz et al., 2002). Los rasgos funcionales varían dentro de las especies de una comunidad interviniendo en su respuesta a un evento o perturbación ambiental y en los procesos ecosistémicos en los que estas especies participan.

El enfoque funcional proporciona información complementaria a la diversidad taxonómica, debido a que permite comprender de manera holística el comportamiento de las especies frente a las variaciones ambientales y su funcionamiento en el ecosistema (Cornelissen et al., 2003; Díaz et al., 2002, 2013; Pérez-Harguindeguy et al., 2013; Salgado Negret, 2015). Bruelheide et al., (2018) demostraron que las combinaciones de rasgos funcionales en cada especie, están influenciadas por factores a escala local, tales como perturbaciones ambientales, características del suelo e interacciones bióticas, y que pueden incidir en el comportamiento de la comunidad vegetal frente a un disturbio ambiental como lo es el fuego (Jaureguiberry, 2012; Tumino et al., 2019).

Los métodos comunes para la determinación de la inflamabilidad de la vegetación incluyen mediciones de pequeñas partes de plantas en condiciones de laboratorio (Blackhall et al., 2012; Burger y Bond, 2015; Wyse et al. 2016). Como alternativa complementaria a estos métodos directos, Cornelissen et al., (2003) y Pérez-Harguindeguy et al., (2013) propusieron una metodología predictiva de la inflamabilidad a partir de rasgos funcionales. Sí bien, existe un amplio número de rasgos funcionales en la vegetación, el protocolo estandarizado de la ecología funcional propone un set específico de rasgos para evaluar la inflamabilidad.

Los atributos o rasgos de la vegetación que se relacionan principalmente con la inflamabilidad son el área foliar y el área foliar específica, la retención de ramas muertas, la producción de hojarasca, el contenido de agua foliar y el hábito de crecimiento, entre otros. La inflamabilidad de la planta aumenta con un menor contenido de agua foliar y con una mayor complejidad de la arquitectura de la planta, dado fundamentalmente por el número de ramificaciones que permiten mayor disponibilidad de aire y carbono para la ignición, la

propagación del fuego y la combustión (Cornelissen et al., 2003; Pérez-Harguindeguy et al., 2013). La persistencia foliar (perenne/caducifolio) y el hábito de crecimiento (arbóreo/arbustivo), también podrían modificar la cantidad de biomasa disponible durante los incendios, especialmente cuando éstos ocurren durante la estación seca (Blackhall et al., 2012; Santacruz et al., 2019). Motivo por el cual se decidió incorporar estas dos últimas variables en los análisis, a pesar de no estar consideradas en el protocolo estandarizado de Pérez-Harguindeguy et al., (2013).

El enfoque funcional de Cornelissen et al. (2003) y Pérez-Harguindeguy et al., (2013) propone cinco categorías de inflamabilidad, cada una de ellas agrupando un rango de mediciones de rasgos funcionales. El valor de inflamabilidad de la planta obtenido mediante este método es un valor medio de todas las mediciones de rasgos individuales ya categorizados. La inflamabilidad de cada especie es calculada como la media del valor de inflamabilidad obtenido por cada individuo de la especie (redondeado a un decimal).

Los cambios en los regímenes de fuego representan una amenaza para la conservación de la estructura, biodiversidad y servicios ecosistémicos de los bosques nativos, así como de otras unidades de vegetación, consideradas igualmente valiosas a escala global (Burger y Bond, 2015; Pausas y Moreira, 2012). Se espera que los rasgos funcionales asociados a la inflamabilidad contribuyan a la explicación del impacto de la vegetación sobre los procesos ecosistémicos, para de esta manera contribuir a una mejora significativa de las prácticas de prevención de incendios, al manejo forestal post-disturbio y a una valoración más precisa sobre los efectos del fuego en los ecosistemas a largo plazo. Este capítulo representa un abordaje predictivo y estimativo de la inflamabilidad de las especies consideradas, pretende

explorar el potencial del enfoque funcional para estimar la inflamabilidad antes de la ocurrencia de un fuego natural o de naturaleza antrópica. En el quinto capítulo se establecerá la correlación de estos resultados con los resultados de la inflamabilidad de las mismas especies medida en quemas experimentales.

## **2. OBJETIVOS**

- a)** Evaluar los rasgos funcionales asociados a la inflamabilidad en seis especies leñosas del Chaco semiárido.
- b)** Evaluar variaciones estacionales de los rasgos funcionales vinculados a la inflamabilidad en especies leñosas nativas de bosques del Chaco Occidental.

## **3. HIPÓTESIS**

Las hipótesis evaluadas fueron las siguientes: **a)** Los rasgos funcionales son buenos predictores de la inflamabilidad de las especies leñosas (Cornelissen et al., 2003; Mason y De Bello, 2013; Pérez-Harguindeguy et al., 2013) y **b)** La variación climática estacional afecta la condición de los combustibles y modifica la inflamabilidad vegetal (Argañaraz et al., 2016; Bravo et al., 2014; Kunst et al., 2014, 2012; Ormeño et al., 2009).

## **4. MATERIALES Y MÉTODOS**

### **4.1 Área de estudio**

Se seleccionó como área de estudio un bosque chaqueño disturbado por incendios forestales y tratamientos mecánicos para el control del estrato arbustivo. La selección del sitio de estudio consideró el actual patrón de uso de la tierra en bosques chaqueños, donde se acentúa el establecimiento de sistemas silvopastoriles, con prácticas de manejo que incluyen rolados y quemas prescriptas (Kunst et al., 2012). Tratamientos mecánicos como el rolado (*rolling-chopper*) se usan en el Chaco semiárido para controlar el establecimiento de arbustos y mejorar el crecimiento de las pasturas para el ganado en sistemas silvopastoriles (Kunst et al., 2012). Las quemas prescriptas se emplean en diferentes épocas de la temporada de fuego y con distintas cargas de combustibles según el nivel de arbustificación (Ledesma et al. 2018).

Los eventos de fuego se identificaron por cicatrices en el fuste de ejemplares maduros, cortezas carbonizadas y troncos quemados sobre el suelo (Bravo et al., 2014, Santacruz et al. 2019). En el sitio seleccionado se realizó un rolado 7 años antes del muestreo (INTA, 2008). Se establecieron dos parcelas permanentes de 150 m \* 150 m en el área de estudio.

### **4.2 Rasgos funcionales y su variación estacional**

Se realizaron dos evaluaciones durante la temporada de fuego (temprana: mayo, tardía: octubre) y dos evaluaciones durante la temporada de lluvias (temprana: diciembre y tardía: marzo). La selección de fechas de muestreo permitió analizar los cambios estacionales en la inflamabilidad de las plantas, en un marco temporal más amplio que algunos antecedentes

que consideraron exclusivamente la temporada de fuego (Bravo et al. 2014; Ledesma et al. 2018), lo que podría ser útil en el escenario actual del cambio climático (Santacruz García et al. 2019).

En cada fecha, se seleccionaron al azar 10 plantas individuales de cada especie, maduras y saludables. La altura media de los ejemplares en cada especie se encuentra en la tabla 4. El número de réplicas se determinó según los protocolos de muestreo establecidos por Pérez-Harguindeguy et al., (2013). Las mediciones fueron realizadas en el 2017, en coincidencia con las determinaciones de clorofilas y carotenoides.

Se evaluó la variación anual del área foliar, área foliar específica, contenido de compuestos volátiles, contenido de agua foliar, retención de ramas muertas, contenido de hojarasca, altura total y la altura mínima de la canopia en las especies estudiadas. Adicionalmente, se registró la persistencia foliar y el hábito de crecimiento. Para las mediciones de área foliar (AF), área foliar específica (AFE) y contenido de agua foliar (CAF), se seleccionaron veinte hojas de cada planta, de acuerdo con el protocolo de Pérez-Harguindeguy *et al.* (2013). El AFE ( $\text{mm}^2 \text{mg}^{-1}$ ) se determinó mediante la relación entre el área foliar ( $\text{mm}^2$ ) y el peso seco de cada hoja (mg). Las hojas se colectaron de la planta y se almacenaron en bolsas plásticas hasta su procesamiento en laboratorio. Se empleó el programa *Image J* para determinar su superficie. Luego el material fue secado en estufa a 40 °C, hasta alcanzar peso constante. El CAF ( $\text{g H}_2\text{O g hoja}^{-1}$ ) se calculó como el contenido proporcional de agua por peso fresco de hoja. El AFE es considerada una variable de peso en la inflamabilidad, porque la misma se resulta afectada por el contenido de materia seca de la hoja y el tamaño de la lámina. El primero determina la cantidad de carbono disponible para combustión y el segundo influye

en el tiempo de desecación de las hojas como combustible (Pérez-Harguindeguy et al., 2003; Blackhall et al., 2012)

El porcentaje de ramas muertas y el contenido de hojarasca se estimaron visualmente por categorías: "1" (0-1%); "2" (1-10%); "3" (10-25%); "4" (25-50%); "5" (más de 50%), según lo establecido por Jaureguiberry (2012). El contenido de compuestos volátiles y resinas se estimó mediante el rasgado de una hoja como lo propone el enfoque funcional, debido a la practicidad de su determinación en campo. Es un rasgo categórico que varía desde "ausente" hasta "concentraciones muy altas" según la percepción olfativa del evaluador. Sin embargo, este enfoque reconoce que al ser un método subjetivo, la medición de este atributo requiere de mayor atención. Por tal motivo, se profundizó la determinación de este rasgo a través de métodos cromatográficos en el Capítulo 4. Para las mediciones de altura total de la planta (m) y altura mínima de la canopia (m), se empleó una regla para las plantas de menor altura y un clinómetro para las plantas de mayor altura (Jaureguiberry, 2012).

Los valores obtenidos en cada rasgo fueron categorizados en cinco clases (1 correspondía al menor valor de cada ítem y 5 al mayor). Las variables cuantitativas se ordenan en dichas categorías, considerando los rangos establecidos por el protocolo de Pérez-Harguindeguy et al. (2013) para cada una de ellas. Estas categorías fueron empleadas para asignar el grado de inflamabilidad (GI) para cada especie. Cada GI fue calculado como la media de todos los rasgos funcionales categorizados, asignando como resultado cinco categorías de inflamabilidad (De 1 a 5, 1 correspondía al menor GI y 5 al mayor GI). El GI de cada especie se obtuvo como la media de cada GI por individuo (Pérez-Harguindeguy et al., 2013). Se incluyó el hábito de crecimiento y la persistencia foliar como variables auxiliares en el análisis

multivariado, teniendo en cuenta su relevancia para diferenciar grupos de especies con diferente inflamabilidad, con un set diferente de rasgos funcionales (Santacruz et. al., 2019). La persistencia foliar se asignó siguiendo las descripciones de las especies por Palacio y Roger, (2016).

### **4.3 Análisis estadístico**

Se hicieron dos tratamientos estadísticos para evaluar la variación interespecífica de la inflamabilidad, uno considerando exclusivamente la metodología categórica propuesta por el enfoque funcional para obtener un valor de GI por especie (Pérez-Harguindeguy et al., 2013), y el segundo considerando el valor de cada rasgo funcional sin categorizar (cuantitativos), e incluyendo además la persistencia foliar y el hábito de crecimiento (cualitativos). Esto se debe a que sí bien, el enfoque funcional proporciona un método estimativo de la inflamabilidad, categorizar los valores de cada rasgo funcional puede conllevar a la pérdida de información y de potencia estadística de los análisis. En el primer tratamiento estadístico, se realizó un modelo lineal general (GLM) al comprobar los supuestos (distribución normal, homocedasticidad e independencia de los datos). En este modelo se empleó mes y especie como efectos fijos, e individuo y sitio como efectos aleatorios.

En el segundo tratamiento, se realizó un análisis de conglomerados utilizando el método de Ward y la distancia euclidiana, incluyendo el hábito de crecimiento y la persistencia foliar, para identificar grupos de especies con diferente grado de inflamabilidad (GI). Estos dos últimos rasgos se consideraron relevantes para explicar el GI de las especies, ya que

determinan la distribución de partículas de combustible durante la combustión (Blackhall et al., 2012; Jaureguiberry et al., 2011). Posterior a ello, se realizó un Análisis de Componentes Principales (ACP) para complementar la caracterización de los grupos establecidos en el dendrograma. Para incorporar el hábito de crecimiento y la persistencia foliar en el ACP, se realizó un Análisis de Coordenadas Principales (PcoA), incluyendo estas variables exclusivamente, como lo sugieren Casanoves, Pla, y Di Rienzo, (2011). Este último tratamiento consideró que, por la naturaleza cualitativa de estas variables, no pueden ser incluidas directamente en el ACP, sino como los ejes PCO1 y PCO2. Además, el ACP permite encontrar una representación gráfica óptima de la variabilidad de una tabla de observaciones y variables, mientras que el PcoA incorpora las observaciones únicamente (Balzarini et al., 2008).

Para evaluar las variaciones estacionales de la inflamabilidad, luego de verificar los supuestos, se utilizó un modelo lineal general (GLM), empleando para ello se mes y especie como efectos fijos, e individuo y sitio como efectos aleatorios. Para evaluar el efecto del hábito de crecimiento en la inflamabilidad se realizó un modelo lineal mixto (MM) tomando como efectos fijos mes y especie y como efecto aleatorio, sitio de muestreo. Se empleó el mismo modelo para evaluar el efecto de la persistencia foliar en la inflamabilidad.

## 5. RESULTADOS

### 5.1 Variación interespecífica de la inflamabilidad

El grado de inflamabilidad (GI) de las especies evaluadas varió desde 2.91 para *A. quebracho-blanco* hasta 3.95 para *S. johnstonii* calculado a partir de los ocho rasgos funcionales considerados en este estudio (Tabla 4).

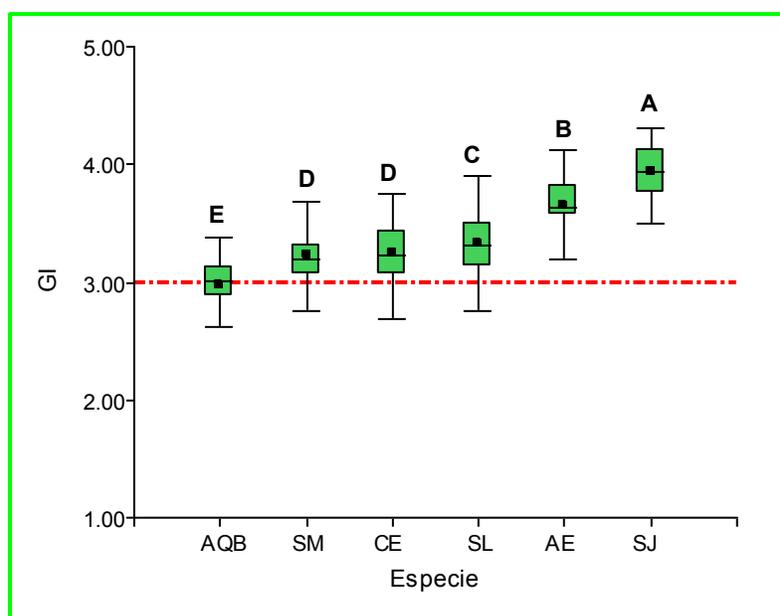
La figura 6 indica la variación interespecífica de los rasgos funcionales asociados a la inflamabilidad, los resultados del modelo se encuentran en la Tabla 5. Con excepción de *A. quebracho-blanco*, las especies evaluadas tienen índice de inflamabilidad de Media a Elevada (3 a 4), Se observaron diferencias significativas entre las especies estudiadas ellas, a excepción de *S. mistol* y *C. ehrenbergiana*.

**Tabla 4.** Media (M) y desviación estándar (DE) para ocho rasgos funcionales vinculados a la inflamabilidad de 6 seis especies nativas evaluados en dos sitios experimentales (Sitio A y B) en bosques del Chaco semiárido de Argentina. Referencias: Alt. Total: Altura total (m); Alt. mín, Altura mínima de canopia (m); AF, Área foliar (mm<sup>2</sup>); AFE, Área foliar específica (mm<sup>2</sup> mg<sup>-1</sup>); CAF, Contenido de agua foliar (g H<sub>2</sub>O g hoja<sup>-1</sup>); Hojarasca, (Categorías de 1-5); Volátiles, (Categorías de 1-5); Ramas m., Ramas muertas (%); GI, Grado de inflamabilidad (Categorías de 1-5 siguiendo a (Pérez-Harguindeguy et al., 2013).

Especie	Sitio	Alt. total		Alt. mín.		AF		AFE		CAF		Hojarasca		Volátiles		Ramas m.		GI	
		M	DE	M	DE	M	DE	M	DE	M	DE	M	DE	M	DE	M	DE	M	DE
<i>A. quebracho-blanco</i>	A	11.83	2.82	3.37	1.38	170.35	32.65	4.94	1.70	0.48	0.05	3.30	0.85	1	-	22.28	10.83	3.03	0.16
	B	12.04	2.94	3.95	1.65	159.92	26.34	5.21	1.61	0.47	0.08	2.75	1.08	1	-	18.20	14.13	2.91	0.20
<i>A. emarginata</i>	A	2.36	0.77	0.16	0.13	56.39	23.15	6.32	1.17	0.54	0.05	3.65	0.58	4	-	14.88	17.95	3.73	0.19
	B	1.94	0.64	0.15	0.17	34.12	11.46	5.84	1.21	0.53	0.06	3.18	0.81	4	-	2.75	6.40	3.58	0.19
<i>C. ehrenbergiana</i>	A	1.93	0.60	0.11	0.16	445.05	116.47	13.43	2.11	0.60	0.10	3.23	0.58	2	-	14.23	18.33	3.25	0.23
	B	2.03	0.59	0.15	0.23	341.88	95.03	12.70	2.59	0.54	0.08	3.25	0.84	2	-	16.70	23.69	3.26	0.25
<i>S. mistol</i>	A	4.92	1.79	0.68	0.46	398.51	161.66	9.13	2.11	0.53	0.04	3.25	0.87	2	-	16.83	13.61	3.21	0.16
	B	2.68	1.29	0.22	0.25	433.49	115.83	10.16	2.41	0.56	0.09	3.35	0.58	2	-	14.70	21.60	3.23	0.29
<i>S. lorentzii</i>	A	7.59	2.49	1.96	1.01	2075.45	500.30	8.91	3.29	0.45	0.08	3.40	0.74	3	-	32.35	17.42	3.36	0.28
	B	8.67	3.94	1.70	1.01	1928.94	451.79	8.69	2.38	0.38	0.07	3.33	0.97	3	-	21.75	14.74	3.29	0.22
<i>S. johnstonii</i>	A	1.69	0.54	0.14	0.19	99.32	23.67	9.00	1.26	0.53	0.06	3.40	0.84	5	-	29.95	25.19	3.95	0.20
	B	1.57	0.48	0.15	0.16	81.85	21.73	10.03	2.71	0.51	0.11	3.43	0.81	5	-	24.70	16.69	3.91	0.24

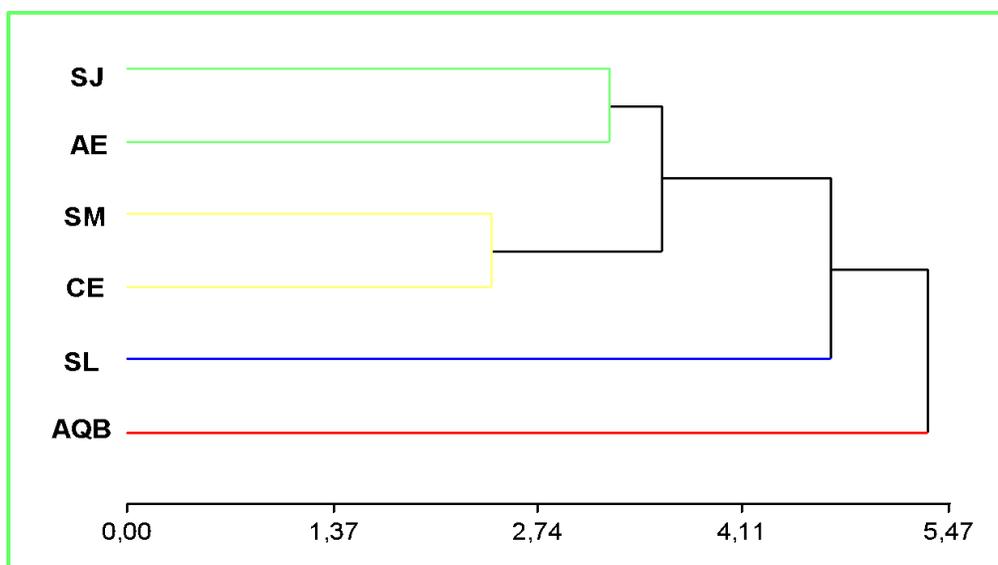
**Tabla 5.** Resultados del modelo lineal general de la variación interespecífica de la inflamabilidad de la variación estacional. Modelo: *Grado de inflamabilidad*= *Mes* + *Especie* + *Error*.  $R^2= 0.69$ ,  $AIC= -43.16$ ,  $BIC= 6.69$ ,  $N=480$

Efecto fijo	F-valor	Media	E.E.	Nivel de significación
<b>Especie</b>	205.63			<0.0001
<i>S. johnstonii</i>		3.93	0.03	A
<i>A. emarginata</i>		3.66	0.03	B
<i>S. lorentzii</i>		3.32	0.03	C
<i>C. ehrenbergiana</i>		3.25	0.03	D
<i>S. mistol</i>		3.22	0.03	D
<i>A. quebracho-blanco</i>		2.97	0.03	E
<b>Mes</b>	13.99			<0.0001
<i>Marzo</i>		3.34	0.02	C
<i>Junio</i>		3.48	0.02	A
<i>Octubre</i>		3.42	0.02	B
<i>Diciembre</i>		3.33	0.02	C



**Figura 6.** Media del grado de inflamabilidad (GI) de seis especies leñosas nativas de la región del Chaco Occidental, Argentina. La línea roja marca el valor de referencia del GI medio. Letras iguales indican que no hay diferencias significativas en el GI. En el cuadro del gráfico, el límite del cuadro más cercano a uno indica el primer cuartil (Q1), una línea negra dentro del cuadro marca la mediana, un punto negro dentro del cuadro marca la media y el límite del cuadro más alejado de cero indica el tercer cuartil (Q3). Los bigotes arriba y abajo del cuadro indican los percentiles 10 y 90. Diferentes letras indican diferencias significativas entre las especies., según el método de comparación de LSD Fisher con  $\alpha: 0,05$ ,  $n = 60$  individuos. Referencias: AQB= *A. quebracho-blanco*, SM= *S. mistol*, CE= *C. ehrenbergiana*, SL= *S. lorentzii*, SJ= *S. johnstonii*, AE= *A. emarginata*.

Un análisis de conglomerados, basado en los ocho rasgos funcionales evaluados (sin categorizar, con el fin de mejorar la potencia estadística del análisis), la persistencia foliar y el hábito de crecimiento permitió identificar cuatro grupos de especies funcionales con diferente GI (Fig. 7). Los grupos de inflamabilidad *media-baja* y *media-elevada*, están conformados por *A. quebracho-blanco* y *S. lorentzii* respectivamente, dos especies arbóreas del dosel de los bosques chaqueños, caracterizadas por tener mayor altura total y mayor altura mínima de canopia. El grupo de especies de inflamabilidad *elevada* incluye especies caducifolias, con mayor producción de hojarasca y mayor retención de ramas muertas. El grupo de especies de *muy elevada* inflamabilidad se caracterizó por un hábito de crecimiento arbustivo, hojas perennes y coriáceas, con menor contenido de agua foliar y mayor contenido de compuestos volátiles, ceras y/o resinas (Fig. 7).

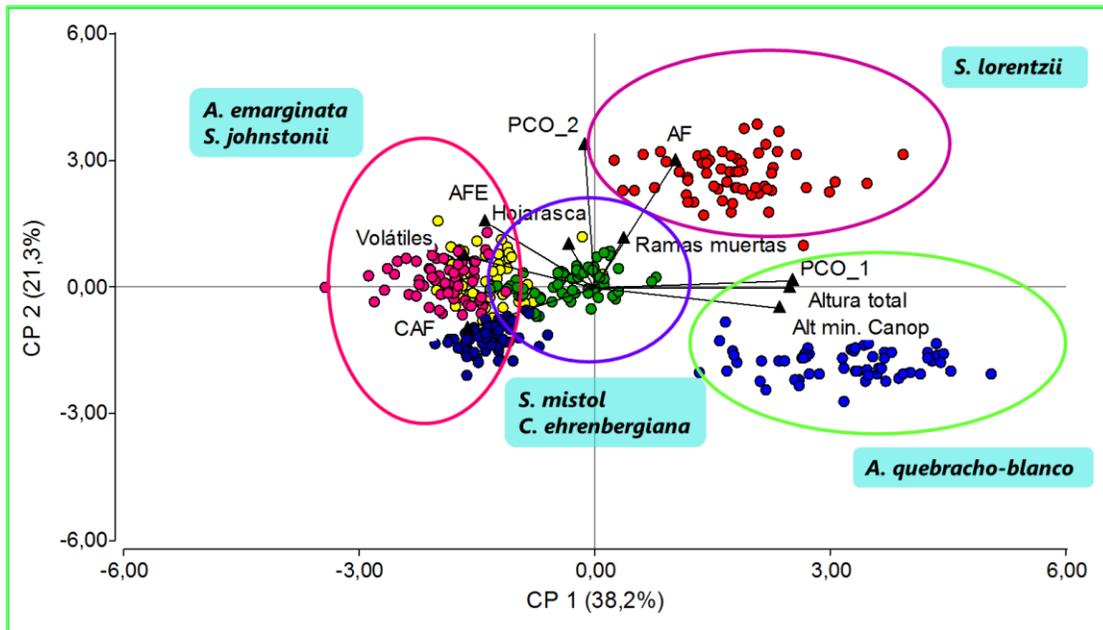


**Figura 7.** Dendrograma resultante del análisis de conglomerados (método Ward y distancia euclidiana) para seis especies leñosas nativas de la región del Chaco Occidental, Argentina; basado en ocho rasgos funcionales relacionados con la inflamabilidad, persistencia foliar y hábito de crecimiento. Referencias: AQB=*A. quebracho-blanco*, SM=*S. mistol*, CE=*C. ehrenbergiana*, SL=*S. lorentzii*, SJ=*S. johnstonii*, AE=*A. emarginata*.

Para complementar la caracterización de grupos de especies de diferente inflamabilidad (GI) establecidos en el dendrograma, se realizó un Análisis de Componentes Principales (ACP) con los rasgos funcionales asociados a la inflamabilidad, y las dos primeras coordenadas del Análisis de Coordenadas Principales para los rasgos de hábito de crecimiento y persistencia foliar. En este último análisis, el eje PCO1 separó las especies arbóreas de las arbustivas. La PCO2 separó las especies perennes de las especies caducifolias. El ACP explicó para los dos primeros ejes el 59% de la variabilidad de los datos (Fig. 8). Según el ACP, la mayor variabilidad en la conformación de los GI se explica en forma general con base en el contenido de agua foliar (CAF), el área foliar específica (AFE), y el contenido de compuestos volátiles (mayor valor negativo en el CP1) y altura total, altura mínima y hábito de crecimiento (mayor valor positivo en el CP1), generando un gradiente de los grupos de mayor a menor inflamabilidad desde el extremo negativo al extremo positivo del CP1. En el segundo componente principal (CP2), la mayor variabilidad se asoció positivamente con la fenología foliar (PCO2) y con el área foliar (AF) y negativamente con el CAF y la altura mínima de la canopia (Fig. 8, Tabla 6).

**Tabla 6.** Factores de carga de los diferentes rasgos considerados en la definición de los dos ejes principales del ACP de la Fig. 8 obtenidos de una matriz de 10 rasgos x 6 especies leñosas. Los valores están ordenados de acuerdo con la magnitud absoluta del eje 1. Los valores más altos de cada eje están resaltados en negritas. Entre paréntesis figura el porcentaje de varianza explicado por cada eje.

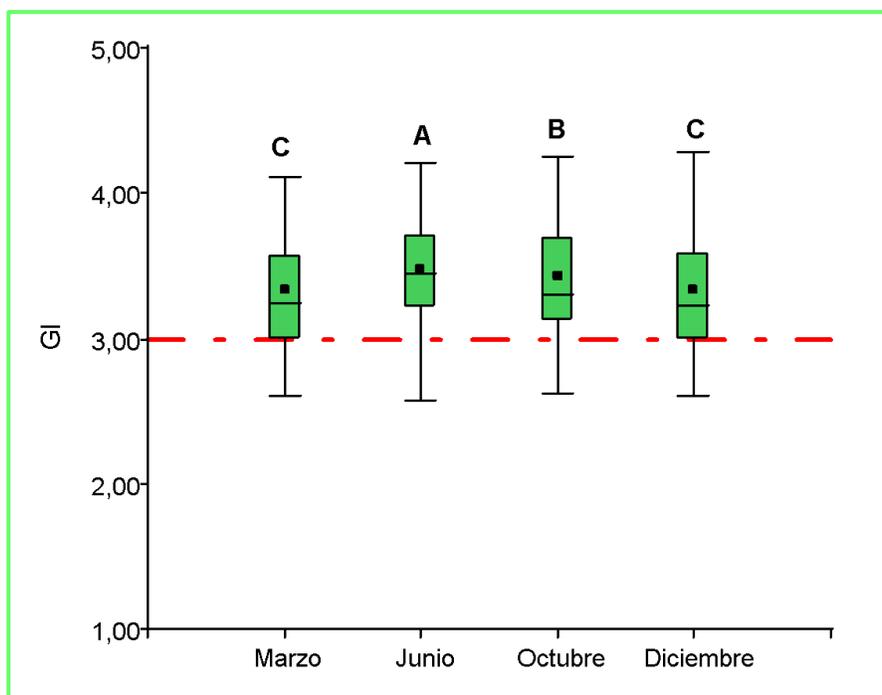
Rasgos	Eje 1 (38.2%)	Eje 2 (21.3%)
<b>PCO_1 (Hábito de crecimiento)</b>	<b>0.49</b>	0.01
<b>Altura total (m)</b>	<b>0.49</b>	0.04
<b>Altura mínima de canopia (m)</b>	<b>0.47</b>	<b>-0.03</b>
<b>AF</b>	<b>0.16</b>	<b>0.51</b>
Ramas muertas (%)	0.06	0.29
Hojarasca	-0.08	0.19
<b>PCO2 (Fenología foliar)</b>	-0.08	<b>0.63</b>
<b>AFE</b>	<b>-0.26</b>	0.09
<b>CAF (g H<sub>2</sub>O)</b>	<b>-0.26</b>	<b>-0.34</b>
<b>Volátiles</b>	<b>-0.35</b>	0.31



**Figura 8.** Análisis de componentes principales (ACP) de los rasgos funcionales asociados a la inflamabilidad, persistencia foliar y hábito de crecimiento de seis especies leñosas nativas en la Región del Chaco semiárido (Tendencia general). La ordenación se basó en ocho rasgos funcionales en seis individuos por especie. AFE= Área foliar específica, AF= Área foliar, CAF= Contenido de agua foliar, Alt min. Canop (m)= Altura mínima a la canopia; PCO1 = Primera coordenada principal, representa el hábito de crecimiento; PCO2 = Segunda coordenada principal, representa la persistencia foliar. Marcadores: Fucsia: *S. johnstonii*; Azul oscuro: *A. emarginata*; Amarillo: *S. mistol*; Verde: *C. ehrenbergiana*; Rojo: *S. lorentzii*; Azul claro: *A. quebracho-blanco*.

## 5.2 Variaciones estacionales en la inflamabilidad

El análisis del modelo lineal mixto (MM) considerando ocho rasgos funcionales asociados a la inflamabilidad, hábito de crecimiento y persistencia foliar indica un aumento significativo de la inflamabilidad de la vegetación, durante la temporada de fuego y sequía, revelando dos picos observados en junio y octubre, con diferencias significativas entre ellos ( $p < 0.05$ ). Se evidenció que junio es el mes en el que la vegetación presenta mayor GI (Fig. 9). Los resultados del modelo se encuentran en la Tabla 5.

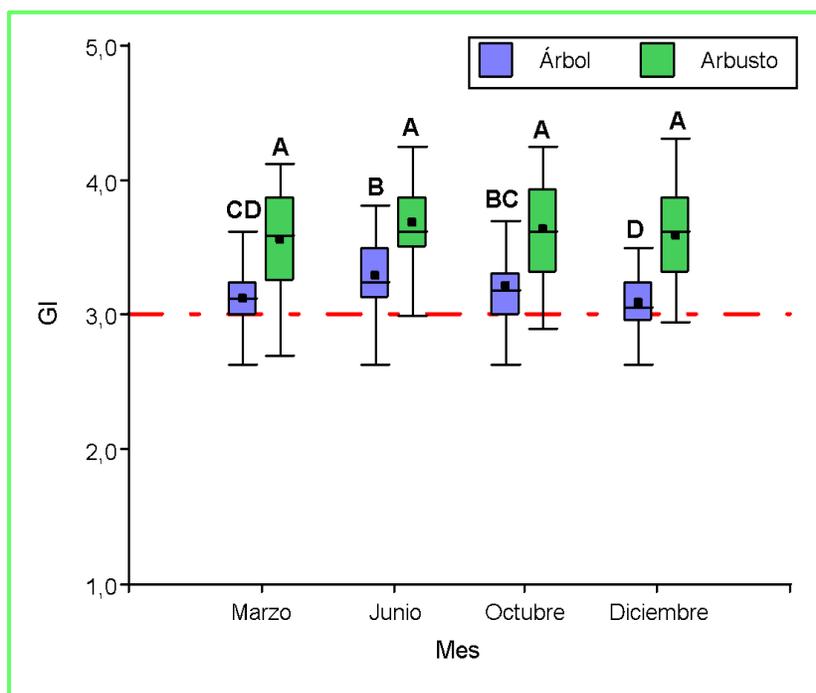


**Figura 9.** Media del grado de inflamabilidad (GI) de 6 especies leñosas nativas de la región del Chaco Occidental, Argentina, en diferentes fechas de muestreo a lo largo de la temporada de fuego (junio a octubre) y la temporada de lluvias (diciembre a marzo). En el cuadro del gráfico, el límite del cuadro más cercano a uno indica el primer cuartil (Q1), una línea negra dentro del cuadro marca la mediana, un punto negro dentro del cuadro marca la media y el límite del cuadro más alejado de cero indica el tercer cuartil (Q3). Los bigotes arriba y abajo del cuadro indican los percentiles 10 y 90. Letras iguales indican que no hay diferencias significativas en el GI, según el método de comparación de LSD Fisher con  $\alpha: 0,05$ ,  $n = 80$  individuos por especie. La línea roja marca el valor de referencia del GI medio.

El grado de inflamabilidad de las especies arbustivas es significativamente mayor que el GI de las especies arbóreas a lo largo del año, sin diferencias significativas entre ellas (Figura 10). Las especies arbustivas tienen mayor grado de inflamabilidad durante la temporada de fuego y sequía, sin diferencias significativas entre los meses de junio y octubre ni entre los meses de diciembre y marzo (Figura 10). Los resultados del modelo se encuentran en la Tabla 7.

**Tabla 7.** Resultados del modelo lineal mixto corregido por heterocedasticidad. Modelo: *Grado de inflamabilidad*= *Mes* + *Habito de crecimiento* + *Error*.  $R^2 = 0.36$ , AIC= 269.03, BIC= 314.76, N=480

Efecto fijo	F-valor	Nivel de significación
Mes	8.58	<0.0001
Hábito de crecimiento	240.34	<0.0001



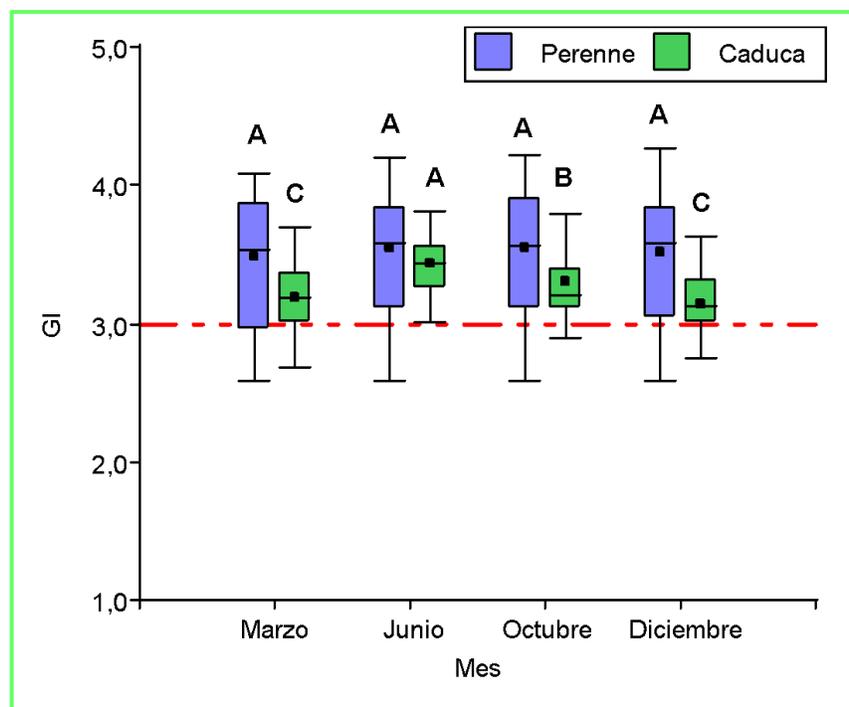
**Figura 10.** Media del grado de inflamabilidad (GI) de 6 especies leñosas nativas de la región del Chaco Occidental, Argentina, según el hábito de crecimiento, en diferentes fechas de muestreo a lo largo de la temporada de fuego (junio a octubre) y la temporada de lluvias (diciembre a marzo). En el cuadro del gráfico, el límite del cuadro más cercano a uno indica el primer cuartil (Q1), una línea negra dentro del cuadro marca la mediana, un punto negro dentro del cuadro marca la media y el límite del cuadro más alejado de cero indica el tercer cuartil (Q3). Los bigotes arriba y abajo del cuadro indican los percentiles 10 y 90. Letras iguales indican que no hay diferencias significativas en el GI, según el método de comparación de LSD Fisher con  $\alpha: 0,05$ ,  $n = 60$  individuos.

La figura 11 indica la variación del grado de inflamabilidad a lo largo del año considerando la persistencia foliar de las especies evaluadas. Se observan diferencias significativas en la inflamabilidad de las especies según su persistencia foliar, teniendo mayor GI las especies perennes respecto a las especies caducas. Las especies perennes tienen el mayor GI a lo largo de todo el año, sin diferencias significativas en cada fecha evaluada; mientras que las

especies caducas, presentan mayor GI durante la temporada de fuego y sequía, mostrando un pico de inflamabilidad en junio, lo que coincide con los resultados evidenciados en la tendencia general (Fig.9). Los resultados del modelo se encuentran en la Tabla 8.

**Tabla 8.** Resultados del modelo lineal mixto corregido por heterocedasticidad. Modelo: *Grado de inflamabilidad*= Mes + *Fenología foliar* + *Error*.  $R^2 = 0.15$ , AIC= 420.05, BIC= 461.62, N=480

Efecto fijo	F-valor	Nivel de significación
Mes	5.09	0.0018
Persistencia foliar	61.18	<0.0001



**Figura 11.** Media del grado de inflamabilidad (GI) de 6 especies leñosas nativas de la región del Chaco Occidental, Argentina, según la persistencia foliar, en diferentes fechas de muestreo a lo largo de la temporada de fuego (mayo a octubre) y la temporada de lluvias (diciembre a marzo). . En el cuadro del gráfico, el límite del cuadro más cercano a uno indica el primer cuartil (Q1), una línea negra dentro del cuadro marca la mediana, un punto negro dentro del cuadro marca la media y el límite del cuadro más alejado de cero indica el tercer cuartil (Q3). Los bigotes arriba y abajo del cuadro indican los percentiles 10 y 90. Letras iguales indican que no hay diferencias significativas en el GI, según el método de comparación de LSD Fisher con  $\alpha: 0,05$ ,  $n = 60$  individuos.

## 6. DISCUSIÓN

### 6.1 Inflamabilidad de las especies nativas de la Región Chaqueña

*S. johnstonii*, *A. emarginata*, *C. ehrenbergiana* y *S. mistol* tuvieron un grado de inflamabilidad de *Elevado* o *Muy Elevado* de acuerdo con el set de rasgos funcionales analizados. Estas especies representan el 42% de la abundancia del área de estudio (Del Corro et al., 2020). Las tres primeras especies, es decir la totalidad de arbustos evaluados, son considerados representativos del sotobosque del área de muestreo. Nuestros resultados remarcan la importancia de profundizar el conocimiento de la inflamabilidad del estrato arbustivo, ya que éstos representan en conjunto el 48.3% de la diversidad del bosque chaqueño (Giménez, Hernández, Figueroa, & Barrionuevo, 2011). Por su parte, *S. mistol* es considerada una especie de abundancia relevante en los bosques del Chaco semiárido (Giménez et al., 2011), aumentando su participación en los bosques degradados, también conocidos como bosques de mistol (Brassiolo, 2005). Estos resultados parecen indicar que los bosques de la región chaqueña pueden ser considerados como un ecosistema propenso al fuego, así como lo es la vegetación brasilera del Cerrado y la Caatinga, ecosistemas que conforman en conjunto la conocida diagonal semiárida en América del Sur (Bucher, 1982). Nuestros resultados sugieren que los bosques chaqueños fuertemente degradados con una elevada participación de *S. mistol* y de especies arbustivas, podrían tener un mayor grado de inflamabilidad que un bosque alto o aprovechable, dominado por *A. quebracho-blanco* y *S. lorentzii*, considerando los valores de GI obtenidos para cada especie.

Los rasgos funcionales considerados en este trabajo contribuyen al incremento de la inflamabilidad de la planta, a la tasa de propagación de incendios y a la tasa de combustión, ya que influyen directamente en el comportamiento de la vegetación como combustible (Bowman et al., 2014; Burger y Bond, 2015; Jaureguiberry, 2012; Kunst et al., 2012; Pérez-Harguindeguy et al. 2013). Las diferencias encontradas en el grado de inflamabilidad entre las especies evaluadas, considerando exclusivamente los rasgos funcionales asociados a la inflamabilidad (AF, AFE, CAF, Altura total, Altura mínima de canopia, retención de ramas muertas, contenido de hojarasca y contenido de compuestos volátiles, ceras y/o resinas) destacan el potencial predictivo del enfoque funcional para la determinación de la inflamabilidad. La inflamabilidad observada coincide con la determinada con un set diferente de rasgos funcionales y con un dispositivo para medición a campo de la inflamabilidad de plantas dentro de la misma área de estudio por Santacruz et al., (2019).

El enfoque de rasgos funcionales es considerado un buen marco de referencia para comprender la respuesta y la dinámica temporal y espacial de la vegetación frente a los disturbios ambientales (Díaz et al., 2013; Salgado Negret, 2015). El análisis de conglomerados y el ACP sugieren que distintas combinaciones de rasgos funcionales podrían ser responsables de la inflamabilidad observada en los diferentes grupos. De acuerdo con ello, el contenido de compuestos volátiles y el área foliar específica fueron los rasgos con mayor relevancia en la definición del grupo de Muy Elevada inflamabilidad (*S. johnstonii* y *A. emarginata*). Los valores de AFE de estas especies perennes se encuentran asociados principalmente a una estrategia conservativa, con mayor inversión en hojas con alto contenido de materia seca (Wright et al., 2004). Esto proporciona mayor disponibilidad de

carbono para mantener la combustión (Pérez-Harguindeguy et al., 2003; Blackhall et al., 2012). Por otra parte, mayor contenido de compuestos volátiles se asocia con mayor inflamabilidad de la vegetación, ya que estos compuestos reducen la temperatura de ignición del follaje (Ormeño et al., 2009). El grupo de inflamabilidad Elevada (*S. mistol* y *C. ehrenbergiana*) está asociado a la producción de hojarasca y a la retención de ramas muertas. Estos rasgos son de importancia debido a que el bajo contenido hídrico de estos materiales tiende a incrementar la inflamabilidad de la vegetación (Pérez-Harguindeguy et al., 2013). Las especies de Media inflamabilidad, *S. lorentzii* y *A. quebracho-blanco*, son especies arbóreas del estrato superior de los bosques chaqueños (Araujo et al., 2008; Giménez et al., 2011). La altura total y la altura mínima de la canopia de *A. quebracho-blanco* y los elevados valores de área foliar de *S. lorentzii*, podrían estar relacionados con su inflamabilidad, reafirmando el efecto de las distintas formas de crecimiento en este atributo (Jaureguiberry, 2012). La alta variabilidad intraespecífica permite evidenciar el potencial de las especies estudiadas para responder a las variaciones ambientales en el escenario actual de cambio climático, influyendo en los procesos ecosistémicos y en los mecanismos de regeneración de las comunidades (Salgado Negret, 2015).

El área foliar específica es uno de los rasgos funcionales más empleados para evaluar la respuesta de las especies a las condiciones ambientales, ya que incide en la productividad primaria neta, en la tasa de secuestro de carbono y en los ciclos biogeoquímicos, a través de la producción de biomasa, la descomposición de hojas y la protección frente a la erosión (Pérez-Harguindeguy et al., 2003). Bajos valores de AFE, indican alta inversión en mecanismos de defensa foliares (mediante la síntesis de metabolitos secundarios) y alta

longevidad foliar (Pérez-Harguindeguy et al., 2013; Pérez-Harguindeguy et al., 2003; Salgado Negret, 2015). El contenido de compuestos volátiles puede promover la inflamabilidad de la vegetación debido a que estos compuestos están caracterizados por reducir las temperaturas de ignición en follaje y hojarasca (Bowman et al., 2014; Ormeño et al., 2009).

Landi et al., (2017) consideraron que la cobertura forestal tiene menor inflamabilidad que los arbustales y pastizales en la región del Chaco Occidental, lo que se atribuye a una mayor disponibilidad y desecación de combustible fino en estos dos últimos sitios ecológicos. Las categorías de inflamabilidad obtenidas en nuestro trabajo se han confirmado en bosques nativos de la misma área de estudio, mediante quemas experimentales a campo (Bravo et al., 2014) y ensayos con un dispositivo de baja tecnología para medición de la inflamabilidad (Jaureguiberry et al., 2011; Santacruz et al., 2019). Con ambas metodologías, se han observado diferencias interespecíficas en la inflamabilidad, atribuidas al hábito de crecimiento, que se traducen en la velocidad e intensidad de propagación del fuego (Bravo et al., 2014; Kunst et al., 2012; Ledesma et al., 2018). Santacruz et al., (2019) determinaron mayor inflamabilidad en las especies arbustivas que en las arbóreas, siendo el *S. johnstonii*, una de las especies con mayor inflamabilidad en este ensayo. Estos resultados reafirman el potencial predictor de la metodología funcional; sin embargo, la diferencia en el grado de inflamabilidad algunas especies, sugiere la necesidad de contrastar estos resultados con ensayos de quemas experimentales.

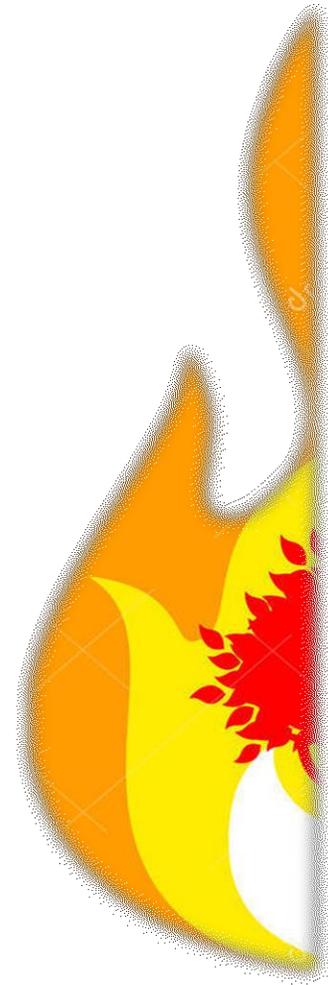
## **6.2 Efecto de la estacionalidad en la inflamabilidad**

Bond y van Wilgen, (1996) consideraron que el contenido de agua foliar y las tasas de secado de la planta, son dos de las propiedades que más inciden en la inflamabilidad de la vegetación a nivel individual y de comunidad. La variación estacional de la inflamabilidad observada durante la temporada de fuego y sequía en la región del Chaco coincidió con los antecedentes de las quemadas experimentales que evaluaron los efectos del contenido de humedad del combustible en la temporada de fuego (Kunst et al., 2014) y con antecedentes que evaluaron los efectos de la severidad del fuego en las especies arbóreas dentro del mismo sitio de estudio (Bravo et al., 2014). La severidad del fuego se incrementa durante la temporada de sequía debido a la disminución en el contenido de humedad de los combustibles (Kunst y Bravo, 2003). Estos resultados sugieren que las variables consideradas en nuestro trabajo pueden ser útiles para detectar variaciones estacionales en la inflamabilidad de la vegetación.

Los datos discutidos anteriormente sugieren una alta inflamabilidad para el estrato arbustivo de los bosques de Chaco. Estas consideraciones son muy importantes para las actividades de prevención de incendios, que suelen estar siempre concentradas en la temporada de fuego de la región chaqueña, ya que por ejemplo, antecedentes previos indicaron un pico de inflamabilidad durante el mes de marzo para otro año de estudio, según características particulares de la vegetación durante esa temporada (Santacruz-García et al., 2019). El monitoreo de la inflamabilidad de la vegetación a lo largo del año, puede disminuir el riesgo de la ocurrencia de incendios forestales descontrolados. Argañaraz et al., (2016) consideraron que el contenido de humedad de la hoja es un buen indicador de peligro de incendio para el Chaco Serrano argentino.

## 7 CONCLUSIONES

- Las seis especies evaluadas en este trabajo tuvieron un grado de inflamabilidad Medio a Elevado según el enfoque funcional. Cuatro de estas especies (las cuales representan el 46% de la abundancia del área de estudio), presentaron inflamabilidad Elevada o Muy Elevada, lo que parece indicar que los bosques chaqueños del área de estudio son propensos al fuego.
- La altura de la planta, el área foliar específica (AFE), el contenido de compuestos volátiles y el contenido de agua foliar (CAF) fueron los rasgos más relevantes en la definición de grupos de especies de diferente inflamabilidad, lo cual confirma la importancia de estos rasgos en las estrategias ecológicas de las plantas. De acuerdo con ello, entre las especies estudiadas, las de mayor inflamabilidad fueron *S. johnstonii* y *A. emarginata* y las de menor inflamabilidad *S. lorentzii* y *A. quebracho-blanco*.
- El enfoque de rasgos funcionales permitió identificar variaciones estacionales en la inflamabilidad de la planta durante el año. Hay una variación estacional en la inflamabilidad que podría estar relacionada a la persistencia foliar sumada a las condiciones climáticas durante la temporada de fuego, lo cual remarca la importancia de hacer monitoreos periódicos de la inflamabilidad de la vegetación. Nuestros resultados representan un avance significativo en el conocimiento de la ecología del fuego en la región del Chaco argentino.



## Capítulo 3

Biosíntesis de pigmentos  
fotosintéticos como bioindicadores de  
la tolerancia al fuego: clorofilas y  
carotenoides

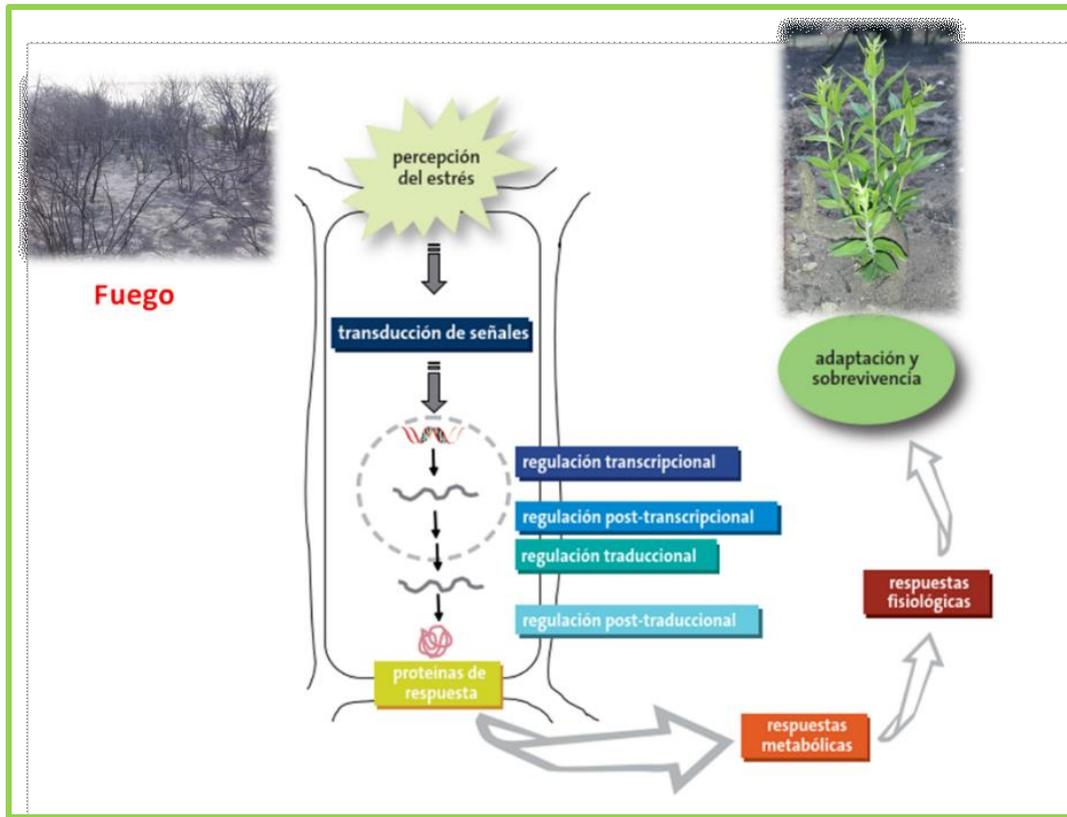
### **BIOSÍNTESIS DE PIGMENTOS FOTOSINTÉTICOS COMO**

### **BIOINDICADORES DE LA TOLERANCIA AL FUEGO:**

#### **Clorofilas y carotenoides**

#### **1. INTRODUCCIÓN**

Las estrategias fisiológicas y bioquímicas de adaptación de las plantas a estrés implican una compleja interacción de moléculas, que tienen repercusiones directas en procesos vitales como el crecimiento, la reproducción y el desarrollo (Covarrubias, 2007). Los mecanismos que permiten la transmisión del mensaje de alerta para que las células elaboren una respuesta bioquímica se conocen como vías de transducción de señales. Esta es una cascada molecular incluye la participación de proteínas que afectan a otras proteínas o enzimas, modificando sus estados y funciones iniciales. Su actividad puede estar vinculada a estimular la síntesis de compuestos encargados de la protección celular, o a disminuir la síntesis de moléculas que no son tan necesarias en una situación adversa, lo que le permite a la planta generar una respuesta fisiológica para adaptarse y sobrevivir a la condición de estrés que la perturba (Figura 12).



**Figura 12.** Mecanismos fisiológicos de adaptación y supervivencia de las plantas al fuego. Adaptado de Covarrubias (2007).

La respuesta fisiológica inicial de las plantas frente a condiciones ambientales que imponen una limitación de agua, consiste en el cierre estomático, proceso regulado por el ácido abscísico (ABA) que causa disminución en el ingreso de  $\text{CO}_2$ . Este cierre afecta a la fotosíntesis y por ende impacta directamente en la formación de clorofilas y otras sustancias carbonadas necesarias para la nutrición vegetal (Covarrubias, 2007). El contenido de clorofilas es considerado uno de los principales indicadores de la capacidad fotosintética, del estado fisiológico de la vegetación y de la productividad primaria (Callejas, Contreras, Morales, y Peppi, 2013; Cambrón-Sandoval et al., 2011; Cruz et al., 2009; Goel et al., 2004; Huot et al., 2007; Jaramillo-Salazar, Marín-Giraldo, y Ocampo, 2018). La cuantificación de

pigmentos fotosintéticos contribuye a determinar el comportamiento de la planta durante su ciclo de desarrollo en condiciones de estrés (Allredy Snyder, 2008). Por tal motivo, la medición de cambios en la concentración de clorofilas post estrés podría considerarse como una valiosa herramienta bioindicadora de estrés ambiental. Los bioindicadores son compuestos que se caracterizan por su alta sensibilidad a las variaciones ambientales (Caquet, Amiard, y Ramade, 1997).

Los carotenoides, si bien son considerados como pigmentos accesorios de la fotosíntesis, su función principal es la protección de las clorofilas contra la fotosensibilización (Nisar, Li, Lu, Khin, y Pogson, 2015). Estos compuestos se consideran elementos importantes del almacenamiento de información en respuesta a los cambios ambientales (Allredy Snyder, 2008; Esteban et al., 2015). El aumento de la proporción de carotenoides/clorofila total en las hojas, bajo condiciones de estrés, sugiere una estrategia de protección de los tejidos de las plantas contra el estrés (Avila, Casierra, y Riascos, 2012).

La producción de pigmentos fotosintéticos está relacionada directamente con la regeneración natural de las plantas, debido a que su biosíntesis está estrechamente involucrada con la producción de biomasa (Rodríguez Calcerrada, 2007). La disponibilidad de agua y luz son los principales factores condicionantes de la regeneración y el establecimiento de plántulas, debido a que inciden directamente en el proceso fotosintético. Estos factores ambientales pueden por sí mismos inducir cambios a nivel morfológico, fisiológico y fitotáxico en las hojas de las plantas y afectar la tasa de crecimiento y la distribución de carbohidratos al interior de los órganos vegetales (Gómez-Aparicio, Zamora, Hódar, Castro, y Baraza, 2004; Rodríguez Calcerrada, 2007).

Las estrategias de la vegetación para la tolerancia al fuego están relacionadas directamente con la regeneración e incluyen por un lado, el reclutamiento por semillas y por otro lado, la capacidad de sobrevivir como adulto y rebrotar (Jaureguiberry, 2012; Pausas y Moreira, 2012). La eficiencia en la tolerancia al fuego está relacionada con los mecanismos que optimizan la captación de luz y la acumulación de carbohidratos, como base energética para la producción de biomasa destinada a recuperar las estructuras perdidas o dañadas. En los ecosistemas propensos al fuego suelen coexistir las especies con diferentes estrategias de regeneración en un escenario ambiental modificado por el disturbio (Jaureguiberry, 2012; Pausas et al., 2016).

El rol de los pigmentos fotosintéticos como bioindicadores de la tolerancia al fuego aún no se ha investigado en especies nativas del Chaco de Argentina, mientras que la síntesis y liberación de metabolitos secundarios ha sido evaluado en un número relativamente bajo de especies leñosas de bosques mediterráneos (Cannac et al., 2009; Della Rocca et al., 2017; Ormeño et al., 2009). En el presente capítulo se caracterizaron los pigmentos fotosintéticos de especies de leñosas nativas de la Región Chaqueña y su respuesta al fuego.

## **2. OBJETIVOS**

- a)** Evaluar la biosíntesis de clorofilas y carotenoides en hojas de seis especies leñosas y su rol como indicadores de la tolerancia al fuego.
  
- b)** Determinar la dinámica temporal de la biosíntesis de clorofilas y carotenoides en respuesta al fuego.

### 3. HIPÓTESIS

Las siguientes hipótesis fueron evaluadas: **a)** El fuego promueve una variación en la concentración de los pigmentos fotosintéticos de las plantas, producto de cambios estructurales y funcionales en los aparatos fotosintéticos que producen las altas temperaturas (Cannac et al., 2009; Cannac et al., 2009; Della Rocca et al., 2017; Ormeño et al., 2009; Pausas et al., 2016). Se espera que los contenidos totales de clorofila y carotenoides en las plantas experimenten variaciones en respuesta al estrés por fuego, y **b)** La estabilidad de la vegetación y su recuperación posterior al disturbio, son dependientes de las respuestas bioquímicas de las plantas, tales como la biosíntesis de pigmentos fotosintéticos (clorofilas y carotenoides) (Bowman et al., 2014; Enright, Fontaine, Lamont, Miller, y Westcott, 2014).

### 4. MATERIALES Y MÉTODOS

#### 4.1 Caracterización de las quemas experimentales

Para evaluar la respuesta de la vegetación al fuego, se realizaron tres quemas experimentales (EB) durante tres años consecutivos (2016-2018) dentro del área. Anualmente, se quemaron 30 parcelas de 2 m\* 2 m, con cinco repeticiones (plantas individuales) para cada especie. Cada ejemplar, con DAP <15 cm, ubicado en el centro de cada parcela, fue identificado y medido (Figura 13). En tercer año de muestreo, se muestrearon solo 25 parcelas, al no encontrarse en el sitio destinado a la quema experimental ejemplares de *A. emarginata*.

La carga de combustible fino de cada parcela fue baja, de aproximadamente 4000 kg de MS ha<sup>-1</sup>) (Bravo et al., 2014; Kunst et al., 2012; Ledesma et al., 2018). En las parcelas en las que la carga de combustible fino no fue suficiente, se incorporó biomasa de pasto seco previamente pesado y se distribuyó de manera homogénea, con el fin de mantener la misma carga de combustible fino. La media del tiempo de combustión de cada ejemplar fue 72 ±39 segundos y fue considerado como el tiempo desde que el individuo entró en ignición hasta que se extinguió la llama.



**Figura 13.** Parcela individual de *S. lorentzii* durante una quema experimental.

Las quemas experimentales se realizaron al final de la temporada de fuego y sequía de cada año muestreado (septiembre-octubre), en coincidencia con el pico de inflamabilidad observado en la región chaqueña (Bravo et al., 2014; Kunst y Bravo, 2003; Ledesma et al., 2018; Santacruz-García et al., 2019). Las condiciones ambientales requeridas durante la fecha de quema fueron monitoreadas cada 30 minutos (temperatura del aire -°C-, humedad relativa del aire -% -, velocidad del viento -km h<sup>-1</sup>- y dirección del viento), con la intención de mantener un umbral aceptable de comportamiento del fuego. Se emplearon antorchas de goteo para encender el fuego.

#### **4.2 Evaluación del contenido de clorofilas y carotenoides**

Las determinaciones de los contenidos de clorofila y carotenoides se realizaron con las plantas quemadas durante la QE 2016, como ensayo para evaluar la respuesta inicial de la vegetación al fuego. Se recolectaron muestras de cinco plantas individuales quemadas de cada especie, 6 y 12 meses después de la QE 2016. Como control, cinco plantas individuales de cada especie sin quemar, se recolectaron al azar en el mismo sitio de muestreo, en ambas fechas (6 y 12 meses después de la QE 2016). Durante el ensayo, las especies atravesaron diferentes estados fenológicos. La evaluación a seis meses después de la quema experimental (abril de 2017), se hizo en hojas completamente expandidas sin señales senescencia, antes de la pérdida de follaje que caracteriza a las especies caducas; mientras que las especies de hoja perenne conservaban sus hojas y continuaron su proceso de crecimiento. La evaluación a los 12 meses después de la QE (octubre de 2017), se realizó en

hojas de las mismas características a las antes mencionadas. Las muestras colectadas a campo se llevaron al laboratorio y se dejaron en bandejas.

Se extrajeron de cada planta muestras representativas de follaje para obtener 0.6 g de material seco, que se extrajeron en 50 mL de acetona mediante el uso de un homogenizador de tejido. El extracto en acetona fue filtrado al vacío y lavado tres veces para remover la acetona. Se transfirió una alícuota de 10 mL del extracto preparado y se diluyó en 25 mL de éter. Las determinaciones se realizaron utilizando un espectrofotómetro UV/vis (Espectrofotómetro 7315, Jenway, Staffordshire, Inglaterra) y las absorbancias se midieron a 430, 642 y 660 nm (Coria-Cayupán, De Pinto, y Nazareno, 2009). Las ecuaciones de Comar y Zscheile se utilizaron para calcular el contenido total de clorofilas, y de clorofilas *a* y *b* (Goodwin, 1976). Los contenidos totales de carotenoides de los extractos se calcularon utilizando los coeficientes de absorción de carotenoides (Goodwin, 1976).

#### **4.3 Análisis estadístico**

Para las determinaciones de los contenidos totales de clorofila, clorofila *a*, clorofila *b* y carotenoides, los datos se analizaron mediante un modelo lineal mixto (MM), utilizando las especies, el tiempo desde la quema (6 o 12 meses después de la quema experimental) y el tratamiento (planta quemada o no quemada) como efectos fijos. Como efecto aleatorio se consideró al individuo. El software estadístico utilizado fue Infostat / 2017 (Grupo InfoStat, Universidad Nacional de Córdoba, Argentina) con un  $\alpha = 0.05$ .

## 5. RESULTADOS

### 5.1 Evaluación del contenido de clorofilas y carotenoides

El contenido total de clorofilas presentó un rango muy amplio, variando desde  $494.9 \pm 333.9$  (plantas quemadas, seis meses después de la QE, *A. emarginata*) hasta  $1516.7 \pm 102.2$  (plantas control, seis meses después de la QE, *C. ehrenbergiana*)  $\mu\text{g g}^{-1}$  de peso seco. Los resultados del contenido de clorofila total, *a* y *b*, y de carotenoides se muestran en la Tabla 9.

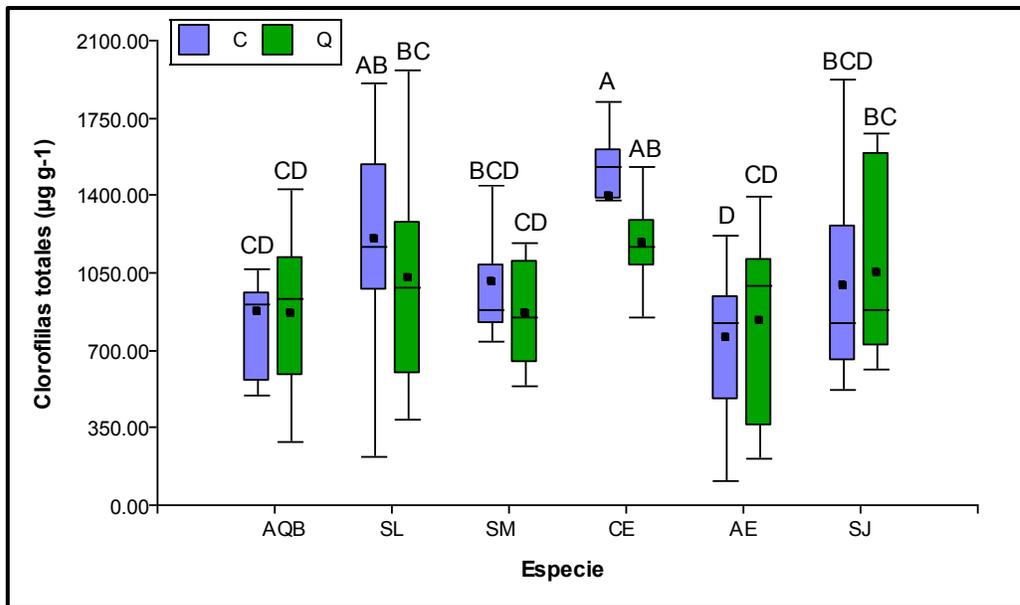
*Schinopsis lorentzii*, *Celtis ehrenbergiana* y *Sarcomphalus mistol* disminuyeron los contenidos totales de clorofila después de las quemadas experimentales respecto al control, aunque las diferencias no fueron significativas. *A. quebracho-blanco* no evidenció cambios en la concentración de clorofilas totales entre ejemplares quemados y no quemados, y las últimas dos especies, *S. johnstonii* y *A. emarginata*, mostraron un leve incremento en estos contenidos sin diferencias significativas entre los tratamientos (Figura 14, Tabla 10).

**Tabla 9.** Media y coeficiente de variación para el contenido de clorofila total, clorofila *a*, clorofila *b* y el contenido total de carotenoides en hojas de seis especies leñosas de la región Chaqueña. Se recogieron muestras de cinco plantas individuales, seis y doce meses después de la quema experimental de 2016 (QE 2016). Como control, se recolectaron cinco plantas individuales sin quemar en el mismo sitio de quema. Las unidades de las medidas fueron  $\mu\text{g g}^{-1}$  de peso seco.

Especie	Tratamiento	Meses desde la QE	Contenido total de clorofilas	CV	Contenido de clorofila a	CV	Contenido de clorofila b	CV	Contenido total de carotenoides	CV
<b><i>A. emarginata</i></b>	Control	6	591.5 ± 428.2	47.5	465.9 ± 307.7	66.0	126.4 ± 123.0	97.3	160.2 ± 132.3	82.6
	Quemado	6	494.9 ± 333.9	41.4	224.81 ± 59.87	59.9	120.1 ± 111.0	92.5	124.6 ± 73.9	59.3
	Control	12	917.2 ± 170.2	18.6	558.9 ± 132.6	23.7	359.4 ± 51.5	14.3	434.0 ± 58.0	13.4
	Quemado	12	1167.4 ± 132.1	11.3	752.5 ± 118.6	15.8	416.4 ± 22.8	5.5	568.6 ± 57.0	10.0
<b><i>A. quebracho blanco</i></b>	Control	6	781.2 ± 491.5	62.9	667.9 ± 398.8	59.7	114.4 ± 97.3	85.1	212.7 ± 135.4	63.6
	Quemado	6	578.2 ± 202.5	35.0	515.0 ± 174.2	33.8	72.5 ± 29.2	31.9	148.0 ± 49.1	33.2
	Control	12	957.6 ± 74.5	7.8	645.6 ± 52.4	8.1	313.3 ± 25.7	8.2	480.1 ± 40.3	8.4
	Quemado	12	1154.2 ± 169.1	14.6	787.1 ± 147.7	18.8	368.6 ± 33.4	9.1	393.9 ± 72.8	18.5
<b><i>C. ehrenbergiana</i></b>	Control	6	1516.7 ± 102.2	6.7	1378.2 ± 128.3	9.3	139.8 ± 25.9	18.5	386.6 ± 5.7	1.5
	Quemado	6	1293.4 ± 186.5	14.4	789.0 ± 138.5	17.6	506.0 ± 65.4	13.0	554.6 ± 109.1	19.7
	Control	12	1235.5 ± 526.4	42.6	890.9 ± 422.6	47.4	336.6 ± 105.1	30.3	611.1 ± 244.2	40.0
	Quemado	12	1077.8 ± 185.2	17.2	745.6 ± 142.1	19.1	333.6 ± 45.5	13.6	513.4 ± 109.3	21.3
<b><i>S. johnstonii</i></b>	Control	6	1320.1 ± 439.3	33.3	1016.9 ± 290.2	29.1	304.9 ± 164.9	54.1	312.3 ± 97.6	31.3
	Quemado	6	1262.6 ± 489.4	38.8	986.2 ± 286.8	28.5	278.1 ± 206.4	74.2	323.3 ± 111.2	34.4
	Control	12	655.0 ± 105.1	16.0	383.9 ± 81.5	21.2	271.9 ± 51.0	18.8	311.7 ± 45.5	14.6
	Quemado	12	845.4 ± 239.7	28.4	523.4 ± 149.1	28.5	323.1 ± 96.9	30.0	402.4 ± 99.2	24.7
<b><i>S. lorentzii</i></b>	Control	6	1507.3 ± 284.1	18.1	1256.4 ± 258.7	19.6	251.0 ± 26.6	10.6	483.2 ± 89.4	18.5
	Quemado	6	1479.2 ± 315.1	21.3	1257.5 ± 268.1	21.3	223.7 ± 52.1	23.0	442.2 ± 100.1	22.6
	Control	12	841.5 ± 369.3	43.9	692.4 ± 255.4	36.9	161.8 ± 130.6	80.7	217.3 ± 95.8	44.1
	Quemado	12	537.4 ± 144.0	25.1	577.5 ± 150.7	26.1	39.3 ± 27.4	69.8	149.4 ± 51.6	34.5
<b><i>S. mistol</i></b>	Control	6	1165.7 ± 341.3	29.3	963.0 ± 304.1	14.8	204.2 ± 56.8	27.8	380.2 ± 117.8	31.0
	Quemado	6	1049.5 ± 155.4	14.8	821.8 ± 121.6	31.6	229.0 ± 43.1	18.8	354.3 ± 50.7	14.3
	Control	12	845.6 ± 93.0	11.0	567.0 ± 72.0	12.7	279.7 ± 25.0	8.9	421.6 ± 52.6	12.5
	Quemado	12	677.6 ± 163.9	24.2	425.5 ± 119.4	28.1	253.0 ± 47.5	18.8	336.0 ± 98.4	29.3

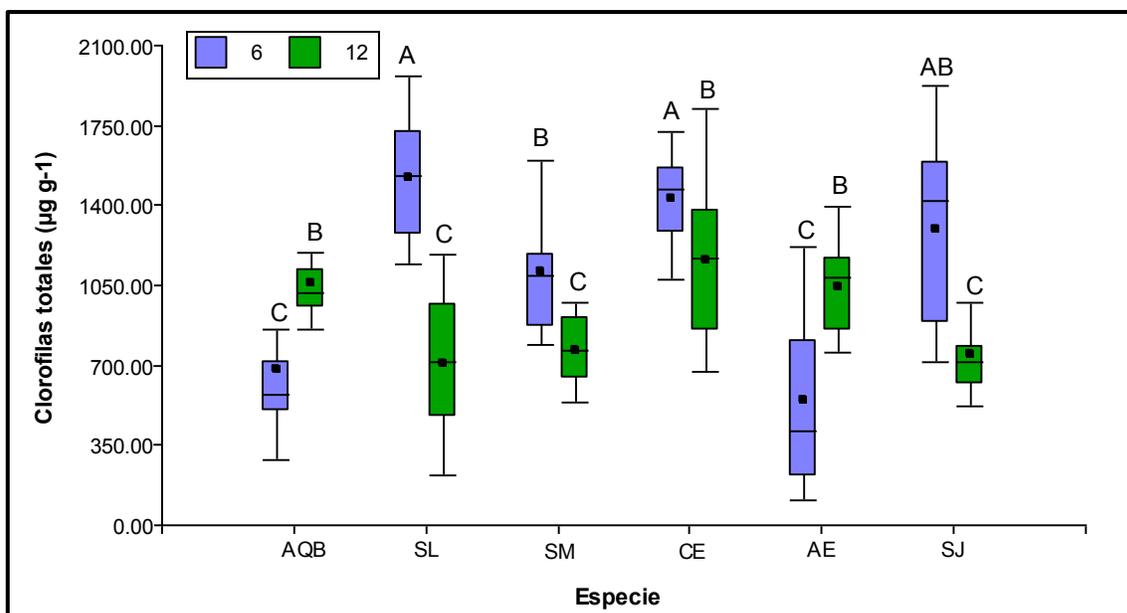
**Tabla 10 .** Resultados del modelo lineal mixto del contenido total de clorofilas en respuesta a las quemadas experimentales. Modelo: *Concentración de clorofilas= Especie+ Tratamiento(Quemado/No quemado)+ Tiempo de respuesta (6/12 meses)+Especie\*Tratamiento + Especie\*Tiempo de respuesta + Tratamiento\* Tiempo de respuesta + Especie\*Tratamiento\*Tiempo de respuesta +Error.* R<sup>2</sup>= 0.60, AIC= 1451.89, BIC= 1518.56, N=120.

Efecto fijo	F-valor	Media	EE	Nivel de significación
<b>Especie</b>	7.79			<0.0001
<i>S. johnstonii</i>		1020.78	65.27	BC
<i>A. emarginata</i>		792.77	65.27	D
<i>S. lorentzii</i>		1115.36	65.27	AB
<i>C. ehrenbergiana</i>		1291.94	65.27	A
<i>S. mistol</i>		934.59	65.27	BCD
<i>A. quebracho-blanco</i>		867.81	65.27	CD
<b>Tratamiento</b>	1.53			0.2191
<i>Plantas control (C)</i>		1036.61	38.21	A
<i>Plantas quemadas (Q)</i>		971.13	38.21	A
<b>Tiempo de respuesta</b>	11.97			0.0008
<i>6 meses</i>		1095.39	38.21	A
<i>12 meses</i>		912.35	38.21	B
<b>Especie*Tratamiento</b>	0.97			0.4383
<i>A. quebracho-blanco*C</i>		869.42	91.98	CD
<i>A. quebracho-blanco*Q</i>		866.20	91.98	CD
<i>S. lorentzii*C</i>		1204.43	91.98	AB
<i>S. lorentzii*Q</i>		1026.29	91.98	BC
<i>S. mistol*C</i>		1005.62	91.98	BCD
<i>S. mistol*Q</i>		863.55	91.98	CD
<i>C. ehrenbergiana*C</i>		1398.29	91.98	A
<i>C. ehrenbergiana*Q</i>		1185.59	91.98	AB
<i>A. emarginata*C</i>		754.38	91.98	D
<i>A. emarginata*Q</i>		831.15	91.98	CD
<i>S. johnstonii*C</i>		987.53	91.98	BCD
<i>S. johnstonii*Q</i>		1054.03	91.98	BC
<b>Especie*Tiempo de rta</b>	15.97			<0.0001
<i>A. quebracho-blanco*6</i>		679.68	91.98	C
<i>A. quebracho-blanco*12</i>		1055.93	91.98	B
<i>S. lorentzii*6</i>		1523.28	91.98	A
<i>S. lorentzii*12</i>		707.43	91.98	C
<i>S. mistol*6</i>		1107.57	91.98	B
<i>S. mistol*12</i>		761.60	91.98	C
<i>C. ehrenbergiana*6</i>		1427.23	91.98	A
<i>C. ehrenbergiana*12</i>		1156.65	91.98	B
<i>A. emarginata*6</i>		543.22	91.98	C
<i>A. emarginata*12</i>		1042.31	91.98	B
<i>S. johnstonii*6</i>		1291.37	91.98	AB
<i>S. johnstonii*12</i>		750.19	91.98	C
<b>Tratamiento*Tiempo de rta</b>	1.89			0.1726
<b>Especie*Tratamiento*Tiempo</b>	0.78			0.5673



**Figura 14.** Contenido total de clorofilas expresado en  $\mu\text{g g}^{-1}$  de peso seco en seis especies de leñosas del Chaco semiárido en función de la respuesta al fuego (C=Plantas control; Q= Plantas quemadas). Se recogieron muestras de cinco plantas individuales seis y doce meses después de la quema experimental en octubre de 2016 (QE 2016). Como control, se recolectaron cinco plantas individuales sin quemar en el mismo sitio de quema. En el cuadro del gráfico, el límite del cuadro más cercano a cero indica el primer cuartil (Q1), una línea negra dentro del cuadro marca la mediana, un punto negro dentro del cuadro marca la media y el límite del cuadro más alejado de cero Indica el tercer cuartil (Q3). Los bigotes arriba y abajo del cuadro indican los percentiles 10 y 90. Diferentes letras indican diferencias significativas entre las fechas de muestreo, según el procedimiento de comparación de LSD Fisher con  $\alpha$ : 0,05,  $n$  = 30 plantas individuales por tratamiento cada fecha de muestreo. Referencias: SL = *S. lorentzii*, SJ = *S. johnstonii*, SM = *S. mistol*, AQB = *A. quebracho-blanco*, CE = *C. ehrenbergiana*, AE = *A. emarginata*.

Las especies caducifolias (*S. lorentzii*, *C. ehrenbergiana* y *S. mistol*), tuvieron una disminución significativa en el contenido total de clorofilas 12 meses después de las QE respecto a los contenidos de estos compuestos evaluados 6 meses después de las mismas. La misma tendencia se observó en *S. johnstonii*. Por el contrario, *A. quebracho-blanco* y *A. emarginata* mostraron un aumento en la concentración de clorofila total 12 meses después de las QE, respecto a los valores de estos compuestos 6 meses después del evento (Figura 15, Tabla 10).



**Figura 15.** Contenido total de clorofilas expresado en  $\mu\text{g g}^{-1}$  de peso seco en seis especies de leñosas del Chaco semiárido en función del tiempo desde la QE 2016 (6 y 12 meses). Se recogieron muestras de cinco plantas individuales seis y doce meses después de la quema experimental en octubre de 2016 (QE 2016). Como control, se recolectaron cinco plantas individuales sin quemar en el mismo sitio de quema. En el cuadro del gráfico, el límite del cuadro más cercano a cero indica el primer cuartil (Q1), una línea negra dentro del cuadro marca la mediana, un punto negro dentro del cuadro marca la media y el límite del cuadro más alejado de cero indica el tercer cuartil (Q3). Los bigotes arriba y abajo del cuadro indican los percentiles 10 y 90. Diferentes letras indican diferencias significativas entre las fechas de muestreo, según el procedimiento de comparación de LSD Fisher con  $\alpha: 0,05$ ,  $n = 30$  plantas individuales por tratamiento cada fecha de muestreo. Referencias: SL = *S. lorentzii*, SJ = *S. johnstonii*, SM = *S. mistol*, AQB = *A. quebracho-blanco*, CE = *C. ehrenbergiana*, AE = *A. emarginata*.

Los análisis discriminando entre tipos de clorofila *a* y *b*, considerando el efecto de la especie, del tratamiento (ejemplares quemados y no quemados) y del tiempo de respuesta (6 y 12 meses después de las quemas experimentales), no indicaron un efecto significativo del tratamiento en la concentración de ninguno de los dos pigmentos, pero sí diferencias estadísticamente significativas en la concentración de éstos en las especies evaluadas. El efecto del tiempo de respuesta se observó únicamente en los contenidos de clorofila *a* (Tabla 11).

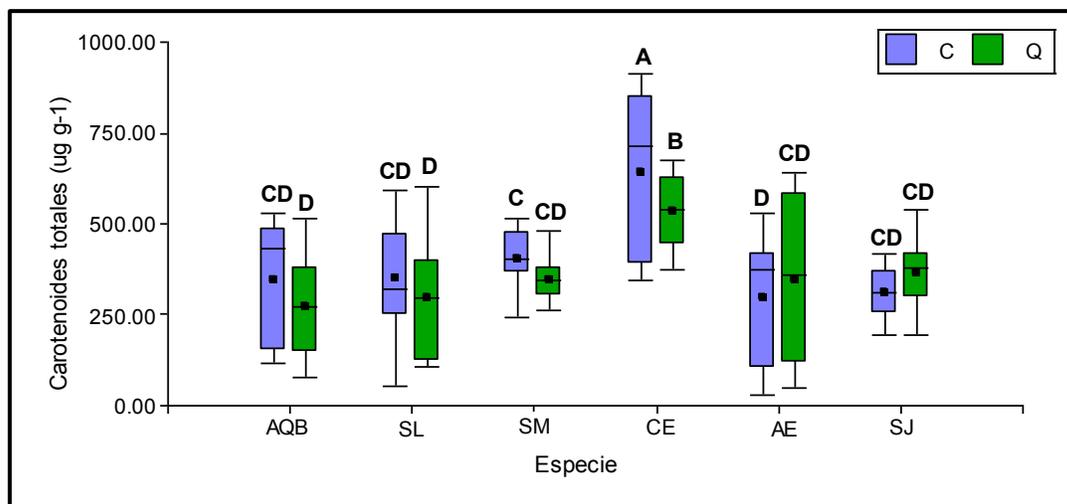
**Tabla 11.** Resultados del modelo lineal mixto del contenido total de clorofila *a* y clorofila *b* en respuesta a las quemaduras experimentales. Modelo para clorofila *a*: *Concentración de clorofila a* = *Especie*+ *Tratamiento(Q/NQ)*+ *Tiempo de respuesta (6/12 meses)*+*Especie\*Tratamiento* + *Especie\*Tiempo de respuesta* + *Tratamiento\*Tiempo de respuesta* + *Especie\*Tratamiento\*Tiempo de respuesta* +*Error*. Efecto aleatorio individuo . R<sup>2</sup>= 0.61, AIC= 1409.49, BIC= 1476.16, N=120. Modelo para clorofila *b*: *Concentración de clorofila b*= *Especie*+ *Tratamiento(Q/NQ)*+ *Tiempo de respuesta (6/12 meses)*+*Especie\*Tratamiento* + *Especie\*Tiempo de respuesta* + *Tratamiento\*Tiempo de respuesta* + *Especie\*Tratamiento\*Tiempo de respuesta* +*Error*. R<sup>2</sup>= 0.59, AIC= 1271.31, BIC= 1337.98, N=120.

Efecto fijo	Clorofila <i>a</i>				Clorofila <i>b</i>			
	F-valor	Media	EE	Nivel de significación	F-valor	Media	EE	Nivel de significación
<b>Especie</b>	8.95			<0.0001	12.39			<0.0001
<i>S. johnstonii</i>		727.60		BC		294.51	25.35	B
<i>A. emarginata</i>		538.21		D		255.58	25.35	BC
<i>S. lorentzii</i>		961.46		A		168.96	25.35	D
<i>C. ehrenbergiana</i>		867.96		AB		425.66	25.35	A
<i>S. mistol</i>		673.03		CD		228.84	25.35	BCD
<i>A. quebracho-blanco</i>		653.90		CD		215.04	25.35	CD
<b>Tratamiento</b>	2.19			0.1421	0.35			0.5579
<i>Plantas control (C)</i>		768.09	35.48	A		270.85	14.63	A
<i>Plantas quemadas (Q)</i>		705.97	35.48	A		258.68	14.63	A
<b>Tiempo de respuesta</b>	30.02			<0.0001	3.70			0.0576
<i>6 meses</i>		851.96	35.48	A		244.87	14.63	A
<i>12 meses</i>		622.10	35.48	B		284.66	14.63	A
<b>Especie*Tratamiento</b>	1.22			0.3048	0.49			0.7800
<b>Especie*Tiempo de rta</b>	12.93			<0.0001	13.44			<0.0001
<b>Tratamiento*Tiempo de rta</b>	2.05			0.1554	0.04			0.8471
<b>Especie*Tratamiento*Tiempo</b>	0.63			0.6797	0.79			0.5625

La concentración media del contenido total de carotenoides varió desde  $124.6 \pm 73.9$  (plantas quemadas, seis meses después de QE, *A. emarginata*) hasta  $611.1 \pm 244.2$  (plantas control, doce meses después de QE, *C. ehrenbergiana*)  $\mu\text{g g}^{-1}$  peso seco (Tabla 9). En las especies *A. quebracho-blanco*, *S. lorentzii*, *S. mistol* y *C. ehrenbergiana* se observó una disminución en la concentración de estos compuestos en los ejemplares quemados respecto a los no quemados, siendo significativa esta disminución únicamente para *C. ehrenbergiana*. Para *S. johnstonii* y *A. emarginata* se evidenció un leve aumento en el contenido total de carotenoides en ejemplares quemados respecto a los no quemados, aunque este incremento no fue significativo (Figura 16, Tabla 12).

**Tabla 12.** Resultados del modelo lineal mixto del contenido de carotenoides en respuesta a las quemaduras experimentales. Modelo: *Concentración de clorofilas= Especie+ Tratamiento(Quemado/No quemado)+ Tiempo de respuesta (6/12 meses)+Especie\*Tratamiento + Especie\*Tiempo de respuesta + Tratamiento\* Tiempo de respuesta + Especie\*Tratamiento\*Tiempo de respuesta +Error*. R<sup>2</sup>= 0.60, AIC= 1451.89, BIC= 1518.56, N=120.

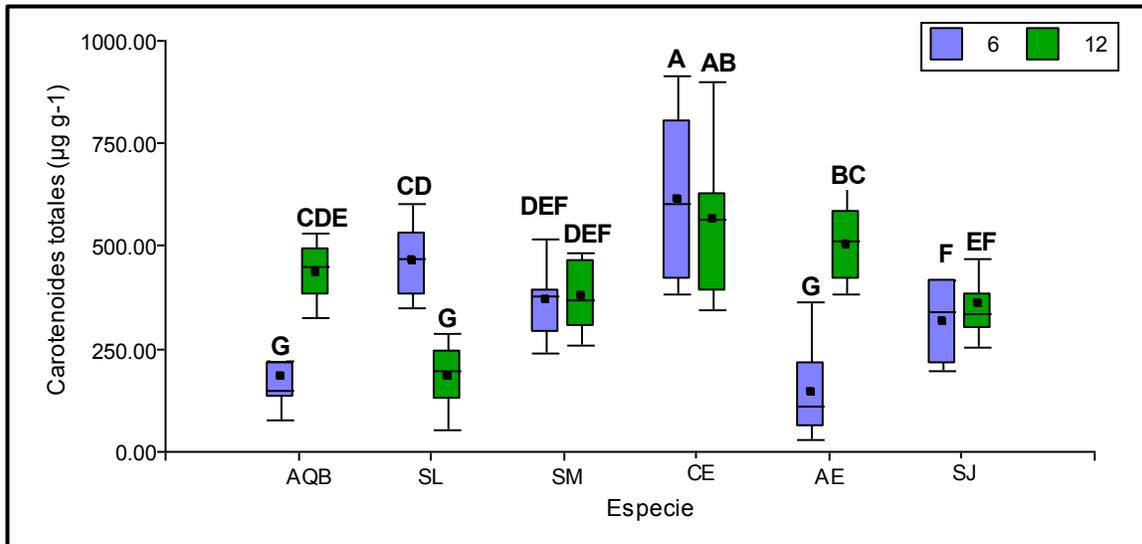
<b>Efecto fijo</b>	<b>F-valor</b>	<b>Media</b>	<b>EE</b>	<b>Nivel de significación</b>
<b>Especie</b>	18.07			<0.0001
<i>S. johnstonii</i>		337.40	24.94	B
<i>A. emarginata</i>		321.88	24.94	B
<i>S. lorentzii</i>		323.03	24.94	B
<i>C. ehrenbergiana</i>		586.83	24.94	A
<i>S. mistol</i>		373.02	24.94	B
<i>A. quebracho-blanco</i>		308.67	24.94	B
<b>Tratamiento</b>	2.44			0.1214
<i>Plantas control (C)</i>		391.06	14.40	A
<i>Plantas quemadas (Q)</i>		359.22	14.40	A
<b>Tiempo de respuesta</b>	7.65			0.0069
<i>6 meses</i>		346.98	14.40	B
<i>12 meses</i>		403.30	14.40	A
<b>Especie*Tratamiento</b>	1.76			0.1290
<i>A. quebracho-blanco*C</i>		346.42	35.27	CD
<i>A. quebracho-blanco*Q</i>		270.93	35.27	D
<i>S. lorentzii*C</i>		350.27	35.27	CD
<i>S. lorentzii*Q</i>		295.79	35.27	D
<i>S. mistol*C</i>		400.90	35.27	C
<i>S. mistol*Q</i>		345.14	35.27	CD
<i>C. ehrenbergiana*C</i>		639.65	35.27	A
<i>C. ehrenbergiana*Q</i>		534.00	35.27	B
<i>A. emarginata*C</i>		297.14	35.27	D
<i>A. emarginata*Q</i>		346.62	35.27	CD
<i>S. johnstonii*C</i>		311.97	35.27	CD
<i>S. johnstonii*Q</i>		362.84	35.27	CD
<b>Especie*Tiempo de rta</b>	20.72			<0.0001
<i>A. quebracho-blanco*6</i>		180.34	35.27	G
<i>A. quebracho-blanco*12</i>		437.00	35.27	CDE
<i>S. lorentzii*6</i>		462.69	35.27	CD
<i>S. lorentzii*12</i>		183.37	35.27	G
<i>S. mistol*6</i>		367.22	35.27	DEF
<i>S. mistol*12</i>		378.82	35.27	DEF
<i>C. ehrenbergiana*6</i>		611.41	35.27	A
<i>C. ehrenbergiana*12</i>		562.24	35.27	AB
<i>A. emarginata*6</i>		142.41	35.27	G
<i>A. emarginata*12</i>		501.35	35.27	BC
<i>S. johnstonii*6</i>		317.77	35.27	F
<i>S. johnstonii*12</i>		357.03	35.27	EF
<b>Tratamiento*Tiempo de rta</b>	0.42			0.5202
<b>Especie*Tratamiento*Tiempo</b>	0.73			0.6047



**Figura 16.** Contenido total de carotenoides expresado en  $\mu\text{g g}^{-1}$  de peso seco en seis especies de leñosas del Chaco semiárido en función de la respuesta al fuego (C=Plantas control; Q= Plantas quemadas). Se recogieron muestras de cinco plantas individuales seis y doce meses después de la quema experimental en octubre de 2016 (QE 2016). Como control, se recolectaron cinco plantas individuales sin quemar en el mismo sitio de quema. En el cuadro del gráfico, el límite del cuadro más cercano a cero indica el primer cuartil (Q1), una línea negra dentro del cuadro marca la mediana, un punto negro dentro del cuadro marca la media y el límite del cuadro más alejado de cero Indica el tercer cuartil (Q3). Los bigotes arriba y abajo del cuadro indican los percentiles 10 y 90. Diferentes letras indican diferencias significativas entre las fechas de muestreo, según el procedimiento de comparación de LSD Fisher con  $\alpha$ : 0,05,  $n$  = 30 plantas individuales por tratamiento cada fecha de muestreo. Referencias: SL = *S. lorentzii*, SJ = *S. johnstonii*, SM = *S. mistol*, AQB = *A. quebracho-blanco*, CE = *C. ehrenbergiana*, AE = *A. emarginata*.

Las especies perennes (*A. quebracho-blanco*, *A. emarginata* y *S. johnstonii*) tuvieron un incremento en el contenido total de carotenoides 12 meses después de las QE respecto a los valores de estos contenidos 6 meses después de las mismas. Este incremento fue significativo para las dos primeras especies mencionadas. Por el contrario, *S. lorentzii* y *C. ehrenbergiana* tuvieron una disminución en la concentración de estos compuestos doce meses después de las quemas experimentales en comparación a los valores de concentración de estos compuestos registrados 6 meses después del evento. Esta disminución fue significativa para *S. lorentzii*. No hubo cambios significativos en el

contenido total de carotenoides de *S. mistol* en los valores registrados 6 y 12 meses después de las QE (Figura 17).



**Figura 17.** Contenido total de carotenoides expresado en  $\mu\text{g g}^{-1}$  de peso seco en seis especies de leñosas del Chaco semiárido en función del tiempo desde la QE 2016 (6 y 12 meses). Se recogieron muestras de cinco plantas individuales seis y doce meses después de la quema experimental en octubre de 2016 (QE 2016). Como control, se recolectaron cinco plantas individuales sin quemar en el mismo sitio de quema. En el cuadro del gráfico, el límite del cuadro más cercano a cero indica el primer cuartil (Q1), una línea negra dentro del cuadro marca la mediana, un punto negro dentro del cuadro marca la media y el límite del cuadro más alejado de cero Indica el tercer cuartil (Q3). Los bigotes arriba y abajo del cuadro indican los percentiles 10 y 90. Diferentes letras indican diferencias significativas entre las fechas de muestreo, según el procedimiento de comparación de LSD Fisher con  $\alpha: 0,05$ ,  $n = 30$  plantas individuales por tratamiento cada fecha de muestreo. Referencias: SL = *S. lorentzii*, SJ = *S. johnstonii*, SM = *S. mistol*, AQB = *A. quebracho-blanco*, CE = *C. ehrenbergiana*, AE = *A. emarginata*.

## 6. DISCUSIÓN

La ausencia de diferencias significativas en el contenido de clorofila total en los ejemplares quemados y no quemados de todas las especies estudiadas, podría ser indicador de la tolerancia bioquímica de las plantas al estrés físico y a la defoliación producida por el fuego (Carter y Knapp, 2001). Pocos estudios han analizado el efecto del fuego en la actividad fotosintética de leñosas y algunos de ellos han encontrado que los contenidos de clorofila disminuyen con la exposición a altas temperaturas. De hecho, se ha determinado para especies de *Quercus* y *Eucalyptus* un umbral de 250°C por encima del cual no se detectan estos pigmentos a través de métodos cromatográficos (Soler y Úbeda, 2018). Sin embargo, debido a la defoliación que producen las quemaduras experimentales, aún aquellas de baja severidad, es probable que los pigmentos cuantificados en este trabajo correspondan a hojas formadas luego del evento en tallos y ramas que hayan permanecido sin daño por el fuego (Bravo et al., 2014; Ledesma et al., 2018; Schutz, Bond, y Cramer, 2011).

Las quemaduras experimentales podrían haber alterado la síntesis de clorofilas y la fisiología normal de las especies leñosas estudiadas, debido a la movilización de una parte significativa de carbohidratos de reserva para reconstruir la estructura aérea afectada, sobre todo en la primera fecha de muestreo. La disminución en el contenido de clorofila total en las especies caducifolias (*S. lorentzii*, *S. mistol* y *C. ehrenbergiana*) considerando el margen temporal de 6 a 12 meses desde la QE 2016, podría atribuirse a un menor nivel de reservas de carbohidratos destinadas para la síntesis de pigmentos fotosintéticos (Li, Yang, Xiang, y Li, 2013). El incremento significativo en el contenido total de clorofila en las especies *A. quebracho-blanco* y *A. emarginata*, considerando el margen temporal mencionado

previamente, parece reafirmar esta hipótesis, ya que se trata de especies perennes que podrían tener un mayor nivel de reservas para producir pigmentos fotosintéticos después de la temporada de fuego y sequía dentro del área de estudio. Además, Li et al., (2013) determinaron que las concentraciones de pigmentos están negativamente correlacionadas con el área foliar específica tanto en caducifolias como en perennifolias. En nuestro trabajo, esta correlación negativa se observa entre las especies de menor área foliar específica, *A. quebracho-blanco* y *A. emarginata*. Estas especies tienen una capacidad fotosintética más baja respecto a las especies caducas, debido a que tienen mayor contenido de materia seca y valores de área foliar específica más bajos (Santacruz-García et al., 2019; Takashima et al., 2004).

La disminución en el contenido total de clorofilas en *S. johnstonii* doce meses después del disturbio, podría ser atribuida a la alta inversión de esta especie en mecanismos físicos y químicos de defensa (espinas, síntesis de metabolitos secundarios, respectivamente), a expensas de la síntesis de pigmentos fotosintéticos (Tomlinson et al., 2013, 2016). Sin embargo, la ausencia de diferencias significativas en los contenidos de clorofila total entre ejemplares quemados y no quemados, podría revelar una alta capacidad de resiliencia de la vegetación chaqueña, independientemente de su persistencia foliar, forma de vida y filogenia (Takashima et al., 2004). El comportamiento diferencial de las especies perennes y caducifolias en las evaluaciones a los 12 meses de la QE 2016 podría representar una respuesta a la estacionalidad climática dentro del área de estudio, más allá del efecto generado por el fuego. Ensayos bajo condiciones controladas que eviten el efecto del frío y

de la sequía invernal podrían contribuir a explicar el rol del fuego en la variabilidad observada en la concentración de pigmentos fotosintéticos.

El comportamiento observado en las concentraciones de clorofila *a* siguió la misma tendencia que la anteriormente discutida para el contenido total de clorofila. La quema experimental no causó efectos significativos en los contenidos de clorofila *b* en los análisis que consideraron su variación temporal. Estos resultados podrían estar relacionado con la naturaleza subsidiaria de este pigmento en el proceso fotosintético. La clorofila *a* es el pigmento principal en la fotosíntesis y es responsable de la transformación de la energía lumínica en energía química; mientras que la clorofila *b*, es considerada la antena colectora que absorbe luz en un rango de longitud de onda diferente y la transfiere a la clorofila *a* para que esta última la transforme en energía química ( $\lambda$  clorofila *a*= 664 nm,  $\lambda$  clorofila *b*= 647 nm) (Cambrón-Sandoval et al., 2011; Jaramillo-Salazar et al., 2018). La ausencia de diferencias significativas en los contenidos de este compuesto indicaría que la vegetación no demandó un aumento de la biosíntesis de clorofila *b*, por tanto, hubo una recuperación rápida del proceso fotosintético mediado por la clorofila *a*.

El análisis de la variabilidad interespecífica en los contenidos totales de carotenoides entre plantas quemadas y plantas control, no indicó diferencias significativas con excepción de *C. ehrenbergiana*. Esta ausencia de diferencias podría reflejar una rápida capacidad de recuperación de la eficiencia fotosintética de las especies estudiadas (Esteban et al., 2015). La respuesta observada en la disminución de los carotenoides en plantas quemadas de *C. ehrenbergiana* podría atribuirse a las mismas causas que la disminución observada en el contenido total de clorofilas. Sin embargo, esta especie presentó el mayor contenido de

clorofilas y carotenoides entre las especies evaluadas. Esto podría explicar su gran resiliencia en ambientes disturbados donde contribuye de manera significativa en el almacenamiento de carbono en biomasa en pie y en mantillo (Conti y Díaz, 2013).

El incremento observado en el contenido total de carotenoides en las especies perennes (*A. quebracho-blanco*, *A. emarginata* y *S. johnstonii*) doce meses después del disturbio, podría representar la respuesta al estrés del período de receso de crecimiento, previo a la fecha de evaluación. Los carotenoides son reconocidos como antioxidantes en respuesta a condiciones de estrés ambiental (Esteban et al., 2015; Manrique Reol, 2003). Estos resultados podrían estar relacionados al rol antioxidante de los carotenoides como una respuesta al estrés de la temporada de sequía y frío del área de estudio, más que una respuesta directa al estrés por fuego. La disminución en el contenido de carotenoides de las especies caducifolias, especialmente en *S. lorentzii*, coincide con la disminución observada en los niveles de clorofila total, sugiriendo que las hojas formadas al comienzo de la estación de crecimiento no experimentaron el estrés por fuego y sequía.

La principal función de los carotenoides en las plantas vasculares es la disipación del exceso de energía y la desintoxicación de las formas reactivas de oxígeno producidas durante la fotosíntesis (Avila et al., 2012; Manrique Reol, 2003; Nisar et al., 2015). Los ambientes post-fuego están caracterizados por altos niveles de radiación, así como por altas tasas de evapotranspiración (tanto en el suelo como en la vegetación). La recuperación de los contenidos de carotenoides en los ejemplares quemados respecto a los ejemplares no quemados, parecen reafirmar la capacidad de las especies estudiadas para revegetar los ambientes post-fuego (Esteban et al., 2015).

El diseño experimental del presente trabajo no permitió identificar cambios significativos en los contenidos de pigmentos fotosintéticos en plantas quemadas respecto a plantas control. Sin embargo, se observaron diferencias interespecíficas en los contenidos de estos pigmentos, siendo mayor en especies caducifolias que en las perennifolias como una tendencia general. Se observó una respuesta a corto tiempo (6 meses desde la quema) y mediano plazo (un año desde la quema), en material vivo formado luego del estrés físico impuesto por una quema experimental de intensidad media. Sin embargo, esto podría atribuirse al estrés por frío y sequía de la estación de receso de crecimiento dentro del área de estudio. Nuestro diseño permitió mantener las estructuras subterráneas y parte de las estructuras aéreas a partir del cual se generó el material estudiado, siguiendo el curso usual de la recuperación post-disturbio en la naturaleza.

La disminución de los contenidos de clorofila en *S. lorentzii* y *S. mistol* 12 meses después del fuego, podrían señalarlas como las especies arbóreas más sensibles a los cambios en el ambiente post-fuego, ya que comprometería la recuperación de la biomasa. Por otro lado, *A. quebracho-blanco*, podría representar la especie arbórea de mayor tolerancia debido a un incremento en el contenido total de clorofilas, en el lapso temporal arriba mencionado. Los resultados reafirman el potencial de la cuantificación de estos pigmentos como bioindicadores de la tolerancia de la vegetación al fuego. Los estudios anatómicos contribuyen a mejorar el conocimiento sobre la relación planta-ambiente (Arambarri et al., 2011), mientras que los procesos bioquímicos comprenden las respuestas diferenciales de distintas especies que crecen en un entorno determinado (Manrique Reol, 2003).

## 7. CONCLUSIONES

- Los resultados obtenidos en este trabajo no permiten aceptar de manera concluyente la hipótesis planteada, ya que no se observaron diferencias significativas en la concentración de pigmentos fotosintéticos en plantas quemadas respecto a plantas no quemadas. *C. ehrenbergiana* es la única especie que manifestó diferencias significativas en el contenido de carotenoides.
- El estudio de las variaciones temporales en la concentración de pigmentos fotosintéticos a 6 y 12 meses permitió identificar respuestas diferentes de acuerdo con la persistencia foliar, observándose un incremento en el contenido de clorofilas en las especies perennes (*A. quebracho-blanco* y *A. emarginata*) y una disminución de estos pigmentos en las especies caducas (*S. lorentzii*, *S. mistol* y *C. ehrenbergiana*). El contenido total de carotenoides indicó la misma tendencia con excepción de *S. mistol*.
- Las respuestas bioquímicas observadas parecen indicar que *A. quebracho-blanco* es la especie del dosel más tolerante al fuego y/o a las condiciones ambientales en áreas quemadas del área de estudio. Entre las especies arbustivas, no se observaron diferencias significativas en los contenidos de clorofilas por efecto del fuego, sin embargo, *C. ehrenbergiana* es la especie con el mayor contenido de pigmentos fotosintéticos, lo que podría explicar su gran resiliencia en ambientes disturbados.



## Capítulo 4

Biosíntesis de metabolitos secundarios  
en respuesta al fuego:

Compuestos fenólicos, taninos  
condensados y compuestos volátiles

## CAPÍTULO 4

### **BIOSÍNTESIS DE METABOLITOS SECUNDARIOS EN RESPUESTA AL**

#### **FUEGO:**

#### **Compuestos fenólicos, taninos condensados y compuestos volátiles**

### **1. INTRODUCCIÓN**

El rol ecológico del fuego en la conservación y gestión de la biodiversidad ha sido ampliamente estudiado en las regiones que han coevolucionado con este disturbio, como la región Chaqueña y la región Mediterránea. Sin embargo, bajo el contexto actual de cambio de uso de la tierra y cambio global, los regímenes de incendios se han alterado, convirtiéndose en eventos de severidad e intensidad cada vez más frecuentes, lo que ha llevado a la vegetación a evolucionar en respuesta a este pulso repetitivo (Bravo, 2010). El vínculo entre la biosíntesis de metabolitos secundarios y la respuesta de la vegetación al fuego se ha convertido en un tema de particular relevancia, debido a los cambios en la dinámica global de este disturbio (Pausas et al., 2016).

Estudios anteriores y la presente tesis abordan la influencia de los rasgos funcionales en la inflamabilidad (Blackhall et al., 2012); y en la tolerancia de la vegetación al fuego, vista como

la recuperación de las estructuras aéreas por rebrote (Jaureguiberry, 2012), la recuperación post-fuego del aparato fotosintético (Capítulo 3 de la presente tesis) y la síntesis de metabolitos secundarios, que constituye el objeto de este capítulo. La respuesta bioquímica de la vegetación a este disturbio ha sido analizada desde la biosíntesis y emisión de compuestos volátiles que indirectamente promueven la inflamabilidad (Cannac et al., 2009; Della Rocca et al., 2017; Ormeño et al., 2009) y de otros compuestos que representan una respuesta secundaria al fuego, otorgándoles resistencia frente a los daños físicos provocados por el mismo. En ecosistemas propensos al fuego, la síntesis de estos metabolitos secundarios podría ser considerada como una "exaptación", es decir, compuestos biosintetizados por la vegetación con funciones específicas que, indirectamente inciden en la inflamabilidad, debido a que la función principal de estos compuestos es proteger a las plantas de los cambios en las condiciones ambientales, el ataque de patógenos y la presión por herbivoría (Balasundram et al., 2006; Bowman et al., 2014; Schofield et al., 2001). El rol de otros metabolitos secundarios sintetizados en respuesta al fuego y a las condiciones ambientales post-disturbio, no se ha estudiado previamente y podría proporcionar información valiosa sobre la respuesta de las especies al fuego.

Las plantas se encuentran preparadas bioquímicamente para responder a los cambios ambientales a través de la biosíntesis de metabolitos secundarios. De hecho, el estrés físico producido por el fuego promueve la biosíntesis de estos compuestos, lo que puede mejorar la tolerancia de la vegetación, pero a la vez puede predisponerla a nuevos eventos de fuego aún más severos. Estudios recientes han resaltado el efecto de la química orgánica foliar en la inflamabilidad, centrándose en compuestos orgánicos volátiles (COVs) como los

terpenoides (Ormeño et al. 2009; Page et al. 2012; Bowman et al. 2014; Della Rocca et al. 2017), debido a que estos compuestos se caracterizan por reducir la temperatura de ignición tanto en follaje como en hojarasca (Bowman et al., 2014; Ormeño et al., 2009).

Los COVs son líquidos lipofílicos de bajo peso molecular y alta presión de vapor a temperatura ambiente, identificados en por lo menos 90 familias botánicas diferentes (Dudareva, Klempien, Muhlemann, y Kaplan, 2013). La biosíntesis de estos compuestos depende de la disponibilidad de carbono, nitrógeno y azufre, así como de la energía producida en el metabolismo primario. Según la ruta biosintética de la que provengan, los compuestos volátiles pueden ser terpenoides, fenilpropanoides, bencenoides, derivados de ácidos grasos o derivados de aminoácidos, así como algunos pocos compuestos que no se enmarcan en estos grupos principales (Dudareva et al., 2013; Zwenger Chhandak Basu, Zwenger, y Basu, 2008).

Durante la ignición, los compuestos volátiles cobran particular relevancia debido a su elevada inflamabilidad, condicionada por el alto valor calorífico, el relativo bajo punto de inflamabilidad y el bajo límite Inferior de Inflamabilidad (LII, concentración mínima de gas en el aire por debajo de la cual no es posible el fuego) de estos compuestos (Ormeño et al., 2009). Las diferencias interespecíficas en el contenido de compuestos volátiles de una comunidad, tanto en su follaje como en la hojarasca, podrían aportar consideraciones importantes respecto al riesgo de incendios, así como en las actividades de manejo y prevención de incendios forestales (Della Rocca et al., 2017; Pausas et al., 2016). Adicionalmente, los compuestos volátiles tienen un papel importante en la defensa de las plantas frente al ataque de herbívoros y patógenos (Della Rocca et al., 2017; Diaz-Guerra et

al., 2018; Page et al., 2012), lo cual podría incidir en la respuesta post-disturbio de la vegetación.

Algunos estudios realizados en la vegetación mediterránea, han demostrado la influencia de los compuestos volátiles en la inflamabilidad (Cannac et al., 2009; Della Rocca et al., 2017; Ormeño et al., 2009; Pausas et al., 2016), debido a la abundancia de estos compuestos en sus especies, lo que ha sido reportado en numerosos estudios previos (Barboni, Cannac, Leoni, y Chiaramonti, 2008; Cannac et al., 2009; Rezzi, Bighelli, Castola, y Casanova, 2005; Zhao et al., 2012). Sin embargo, no existen antecedentes del contenido de compuestos volátiles para las especies consideradas en la presente tesis, por lo que este trabajo constituye un abordaje exploratorio de la relación entre los COVs y el comportamiento de la vegetación chaqueña frente al fuego.

Otro grupo de interés fitoquímico son los compuestos fenólicos, una de las clases de metabolitos secundarios más difundidas dada su considerable importancia fisiológica y morfológica en la vegetación. Se considera que estos compuestos tienen un rol importante en el crecimiento y la reproducción, al proporcionarle protección a la vegetación contra el ataque de patógenos y predadores (Balasundram, Sundram, y Samman, 2006; Diaz-Guerra et al., 2018). Los compuestos fenólicos abarcan un variado grupo de metabolitos, que incluye flavonoides, ácidos fenólicos y taninos, entre otros (Martins et al., 2011). Estos compuestos se caracterizan por tener un anillo aromático con uno o más grupos hidroxilo, y su estructura puede variar desde una molécula fenólica simple hasta un polímero complejo de alto peso molecular (Balasundram et al., 2006; Martins et al., 2011).

Respecto a los taninos, éstos son compuestos polifenólicos hidrosolubles de elevado peso molecular, cuya principal característica es la capacidad de precipitar proteínas. Se clasifican en taninos hidrolizables (TH) y taninos condensados (TC), según su origen bioquímico. Si provienen de compuestos polifenólicos no flavonoides, como el ácido gálico o elágico esterificados, se consideran TH; mientras que si provienen de la polimerización o condensación de flavonoides, se consideran TC (Ávalos García y Pérez-Urria, 2009). La reactividad de los taninos condensados (o proantocianidinas) con moléculas de importancia biológica tiene importantes consecuencias fisiológicas y nutricionales, debido a que la presencia de múltiples grupos hidroxilados en estos compuestos, permite la formación de complejos con proteínas, con polisacáridos y con iones metálicos, entre otras interacciones (Schofield, Mbugua, y Pell, 2001).

Los compuestos fenólicos desempeñan un papel ecológico de gran importancia en la defensa de las plantas frente a la herbivoría (Diaz-Guerra et al., 2018; Ganthaler, Stöggel, Kranner, y Mayr, 2017). Estos compuestos se consideran bioindicadores de estrés debido a su alta sensibilidad a los cambios en las condiciones ambientales. (Caquet et al., 1997). De hecho, Cannac et al. (2009) informaron un aumento en la biosíntesis de compuestos fenólicos en respuesta a quemas prescritas en *Pinus nigra ssp laricio var. Corsicana*. Además de las funciones anteriores, los taninos reducen la digestibilidad de los tejidos vegetales a través de la formación de complejos no digeribles con proteínas ingeridas en herbívoros (García, 2015).

La actividad biológica de los compuestos fenólicos, incluyendo a los taninos, radica en su capacidad antioxidante. La actividad antioxidante depende de la estructura, particularmente

del número y posición de los grupos hidroxilados y de la naturaleza de las sustituciones de los anillos aromáticos en los compuestos fenólicos (Balasundram et al., 2006). Los antioxidantes se caracterizan por evitar y prevenir la oxidación de los tejidos, ya que protegen las células contra el daño de los radicales libres (Lin, I.C., y Chang, 2018). De ahí el renovado interés en los antioxidantes naturales como fuente de muchos compuestos biológicamente activos en la fitomedicina (Asif, 2015).

Los estudios sobre las estrategias de resistencia y tolerancia de la vegetación frente a las perturbaciones ambientales constituyen un desafío dentro del escenario actual de cambio global y cambio en el uso de la tierra. El efecto de la química orgánica foliar en la respuesta de la vegetación al fuego contribuye a la comprensión de los patrones de recuperación de la vegetación nativa en bosques quemados. Los bosques de la región chaqueña se han visto fuertemente afectados por perturbaciones antrópicas como fuego, ganado, tala y aprovechamiento forestal (Bravo et al., 2014; Ledesma et al., 2018; Santacruz-García et al., 2019). Las estrategias de manejo forestal incluyen herramientas como las quemas prescritas, que se emplean en la disminución de la biomasa arbustiva y el mejoramiento de los pastizales para el ganado (Grau et al., 2015; Kunst et al., 2012; Talamo y Caziani, 2003). Sin embargo, la respuesta de la vegetación a las quemas experimentales y/o prescritas podría revelar el nivel de resistencia y tolerancia al fuego de las especies nativas (Bowman et al., 2014; S. Bravo et al., 2014). Estas estrategias podrían contribuir a la formulación de proyectos sobre manejo y restauración de áreas quemadas, con el fin de promover la conservación y el manejo sostenible de la biodiversidad de los bosques nativos (Kunst et al., 2014; Ledesma et al., 2018).

## 2. OBJETIVOS

- a) Evaluar el efecto de las quemas experimentales en las concentraciones de compuestos fenólicos, TC y COVs en hojas de seis especies leñosas.
- b) Determinar la dinámica temporal de la biosíntesis de estos metabolitos secundarios en respuesta al fuego.

## 3. HIPÓTESIS

Se evaluaron las siguientes hipótesis: **a)** Los contenidos totales de los compuestos fenólicos, taninos condensados y compuestos volátiles aumentan después de las quemas experimentales como una respuesta bioquímica al fuego, relacionada a la defensa de la vegetación frente al disturbio (Barboni et al., 2008; Cannac et al., 2009; Della Rocca et al., 2017; Ormeño et al., 2009; Pausas et al., 2016) y **b)** La respuesta bioquímica post-fuego de la vegetación está vinculada al tiempo transcurrido frente al disturbio, así como a la presión de los factores ambientales post-disturbio, un fenómeno llamado "exaptación" (Bowman et al., 2014; Jaureguiberry y Díaz, 2015).

## 4. MATERIALES Y MÉTODOS

### 4.1 Evaluación del contenido de compuestos volátiles

Para determinar la variación del contenido de COVs en respuesta a las quemaduras experimentales, se colectaron muestras de hojas por duplicado para cada especie, dos meses después de la QE 2018 (noviembre de 2018), debido a que ésta fue la fecha más cercana en la que las hojas de todas las especies estudiadas se encontraban completamente expandidas. Como control, en la misma fecha de muestreo, se colectó el material vegetal en una parcela no quemada. Estas determinaciones no incluyeron ejemplares de *A. emarginata*, debido a la ausencia de esta especie en el área destinada para las QE 2018. La selección del área disponible para QE en el campo experimental, se realiza anualmente de acuerdo con el lugar en el que se encuentran la mayoría de las especies para todos los estudios en ejecución en dicho momento y no hay posibilidades de ampliar el área de QE por la ausencia de alguna especie particular. Los análisis se realizaron por duplicado para cada especie.

Las muestras recolectadas fueron almacenadas rápidamente en bolsas herméticamente selladas y refrigeradas en una conservadora portátil hasta su traslado a los laboratorios en un margen temporal corto (3-4 horas). En el laboratorio el material vegetal colectado se dejó secar en oscuridad a temperatura ambiente durante dos días (25-30°C) debido a la preparación previa que demandaba el material (Deshojado). Posteriormente, se pulverizó empleando un molinillo (Ultracomb). Las muestras se almacenaron individualmente en viales de 10 mL y se refrigeraron a -18°C hasta el momento de su análisis por cromatografía de gases acoplado a masas mediante la técnica de espacio de cabeza dinámico (reconocido

como DHS GC MS de las siglas en inglés de *Dynamic headspace gas chromatography—mass spectrometry*). Para estos análisis se emplearon muestras pulverizadas de 2 g.

Se usó la técnica de DHS GC MS debido a que este método evita la pérdida de los componentes más volátiles, y además permite la posibilidad de emplear pequeñas cantidades de muestra (aproximadamente 2 gramos por muestra) como material vegetal seco. En este método, flujo de aire purificado con carbón activado como gas portador (flujo  $1\text{ L min}^{-1}$ ) pasa a través de la muestra depositada en una cámara de vidrio. Los COVs liberados por la muestra vegetal son transportados hasta una trampa sólida conteniendo un material adsorbente. La trampa empleada en esta determinación fue cargada con Porapak Q, un polímero orgánico, que adsorbe a compuestos de similar naturaleza química que los analitos. La desorción de estos analitos del adsorbente se realizó mediante la elución con 1 mL hexano destilado y su análisis se realizó mediante cromatografía gaseosa acoplada a espectrometría de masa (Rodríguez, Paliza, y Nazareno, 2015).

Los análisis se realizaron en un cromatógrafo Thermo Scientific Focus GC acoplado con DSQ II con ionización electrónica (70 eV). Las muestras fueron inyectadas en modo splitless. La columna capilar empleada fue TR-5MS (30 m 0.25 mm 0.25  $\mu\text{m}$ ) (Thermo Fisher Scientific) en las siguientes condiciones: temperatura programada desde 40 °C (sostenida por 5 min), hasta 200 °C (sostenida durante 10 min) a  $7\text{ }^{\circ}\text{C min}^{-1}$ . La temperatura del inyector y de la línea de transferencia de carga fue 250 °C y 270 °C, respectivamente. El gas transportador fue Helio a una tasa de flujo de  $1\text{ mL min}^{-1}$  a modo de flujo constante.

Las proporciones de los compuestos se calcularon a partir del área de los picos de cromatografía gaseosa, de manera que la suma de las áreas totales de los picos de interés equivalía a 100%. La cuantificación de los compuestos se realizó empleando cantidades conocidas de compuestos volátiles como patrones externos de alcanos saturados de acuerdo a la metodología propuesta por Rodríguez, Paliza, y Nazareno, (2017). La identificación de los compuestos se realizó en base a la comparación de los tiempos de retención con patrones específicos, empleando el índice de Kovats (KI), el cual compara el comportamiento de retención de un compuesto de interés con el comportamiento de una serie de alcanos de diferente peso molecular (Soto, Moreira, y Pallini, 2011).

#### **4.2 Determinaciones de compuestos fenólicos y taninos condensados**

Para analizar el efecto de las variaciones temporales en el contenido total de compuestos fenólicos y TC, en noviembre de 2018 se colectaron muestras de 115 plantas, correspondientes a cinco plantas individuales de cada especie, quemadas durante cada quema experimental (2016, 2017 y 2018). Como control, se recolectaron muestras de cinco plantas individuales de cada especie en una parcela no quemada, en la misma área de estudio. No se colectaron muestras de *A. emarginata* de la QE 2018, debido a la ausencia de ejemplares de esta especie en la parcela destinada a quemarse durante dicho año. Se seleccionó noviembre de 2018 como fecha de recolección, debido a que es la fecha más cercana a la QE 2018, en la que las hojas de todas las especies estudiadas se encontraban completamente expandidas para realizar el muestreo. Los resultados corresponden a

diferentes plantas individuales recolectadas simultáneamente en noviembre de 2018, para asegurar que todas las plantas estuvieran expuestas a las mismas condiciones ambientales antes de iniciar los análisis. Cada planta fue quemada una única vez, ninguna planta fue quemada dos veces.

Muestras representativas de cada planta individual (0,1 g de material seco) se extrajeron con 10 mL de acetona/ agua (70/30, v/v) en un baño de ultrasonido (HH-S Water Baths, Bioamerican Science, Buenos Aires, Argentina) periódicamente durante 60 min, a temperatura ambiente. Los extractos se centrifugaron a temperatura ambiente durante 10 min a 10000 rpm. El sobrenadante aforado a 10 mL con la mezcla de acetona/agua (70/30, v/v), se empleó para las determinaciones de compuestos fenólicos y taninos de acuerdo a García (2015).

Se empleó el método de Folin-Ciocalteu para evaluar el contenido total de compuestos fenólicos. Para fines de calibración, soluciones patrón de ácido gálico (GA) fueron seleccionadas como el estándar químico de referencia. Soluciones patrón de GA fueron preparadas en agua destilada (0.05, 0.06, 0.10 y 0.15 mg mL<sup>-1</sup>). Una alícuota de 0,15 mL de cada extracto fue transferida a un matraz aforado de 5 mL que contenía agua destilada (1,05 mL) y reactivo de Folin-Ciocalteu (0,65 mL). El volumen fue completado con 3,15 mL de carbonato de sodio anhidro (20% p/v). Cada mezcla preparada se agitó y calentó a 50°C durante 10 min en las mismas condiciones que el blanco sin el extracto vegetal. La absorbancia de las muestras fue medida a 725 nm en un espectrofotómetro UV/ Vis. Los resultados fueron calculados y expresados como equivalentes de ácido gálico 100 mg<sup>-1</sup> de muestra (García, 2015).

Para las determinaciones de taninos condensados extraíbles (TCE), se utilizó el ensayo de butanol/ HCl. En un matraz volumétrico, a 0.5 mL de cada extracto se le agregaron 3 mL de butanol / ácido clorhídrico (95/5, v/v). Cada mezcla se agitó y se calentó en un baño de agua a 95°C durante 60 min y luego, se enfrió en un baño de hielo hasta alcanzar temperatura ambiente. Posteriormente, la absorbancia de los extractos fue medida a 550 nm. La concentración de TCE se calculó utilizando los coeficientes de absorción de taninos (Goodwin, 1976) y los resultados se expresaron como g de cianidina-3-glucósido 100 g<sup>-1</sup> peso seco, ( $\epsilon= 26900$  a 550 nm, PM=484,8 g/ mol). (García, 2015).

#### **4.3 Análisis estadísticos**

Para las determinaciones de los contenidos de compuestos fenólicos y los contenidos de taninos, se realizó un modelo lineal generalizado mixto (GLMM), considerando distribución normal, especie y año de quema experimental como efectos fijos e individuo como efecto aleatorio. Para el análisis de COVs se emplearon técnicas de estadística descriptiva debido al reducido número de muestras empleadas en la cuantificación de estos compuestos. El software estadístico utilizado fue Infostat / 2017 (Grupo InfoStat, Universidad Nacional de Córdoba, Argentina) con un  $\alpha = 0.05$ .

## 5. RESULTADOS

### 5.1 Evaluación del contenido de compuestos volátiles

La identificación de los compuestos volátiles en las cinco especies se basó en el análisis del espectro de masa de los compuestos y en la comparación entre el índice de Kovats calculado y los registros de la librería del Instituto Nacional de Estándares y Tecnología (Libro del Web de Química del NIST, SRD 69, <https://wQEbook.nist.gov/>), debido a que no existen registros previos del contenido de estos metabolitos en las especies estudiadas. Los COVs identificados en las cinco especies fueron aldehídos, terpenoides, alcoholes e hidrocarburos. Sin embargo, hubo otros compuestos no identificados y de naturaleza más compleja.

La cuantificación de los compuestos volátiles permitió identificar diferencias en el contenido de estos metabolitos entre las plantas control y las plantas quemadas, siendo mayor el contenido de estos compuestos en las últimas plantas. La concentración media de los compuestos volátiles en las hojas de las cinco especies estudiadas fue  $2.97 \pm 2.74 \mu\text{g}$  de compuestos volátiles  $100 \text{ g}^{-1}$  peso seco en las plantas quemadas y  $0.26 \pm 0.13 \mu\text{g}$  de compuestos volátiles  $100 \text{ g}^{-1}$  peso seco en las plantas control. Las especies con mayor concentración de estos metabolitos fueron las pertenecientes a la familia Anacardiaceae, *S. lorentzii* (6.56, plantas quemadas y 0.32, plantas control) y *S. johnstonii* (4.70, plantas quemadas y 0.20, plantas control)  $\mu\text{g}$  de compuestos volátiles  $100 \text{ g}^{-1}$  peso seco. Las especies con menor contenido de compuestos volátiles fueron *C. ehrenbergiana* (2.97, plantas quemadas y 0.45, plantas control), *A. quebracho-blanco* (0.44, plantas quemadas y 0.02,

plantas control) y *S. mistol* (0.20, plantas quemadas y 0.10, plantas quemadas)  $\mu\text{g}$  de compuestos volátiles  $100\text{ g}^{-1}$ .

Algunos de los compuestos identificados comunes en las cinco especies fueron  $\alpha$ -pineno,  $\beta$ -mirceno, limoneno,  $\alpha$ -felandreno y cariofileno, compuestos de naturaleza terpénica. Esta tesis constituye un estudio exploratorio del contenido de volátiles de las especies seleccionadas, por lo cual no se realizó la identificación de todos los compuestos hallados, debido a la ausencia de antecedentes bibliográficos para estas especies nativas de la región chaqueña.

## **5.2 Determinaciones de compuestos fenólicos y taninos condensados extraíbles**

La media de la concentración de compuestos fenólicos totales varió de  $6.23 \pm 1.22$  (QE 2017, *A. emarginata*) a  $480.93 \pm 178.75$  (QE 2017, *S. mistol*)  $\text{mg}$  de GA  $100\text{ mg}^{-1}$  de la muestra. La media de la concentración de taninos condensados extraíbles (TCE) varió de  $0.02 \pm 0.01$  (QE 2016 y QE 2017, *C. ehrenbergiana*) a  $2.36 \pm 0.89$  (QE 2016, *S. mistol*)  $\text{g}$  de cianidin-3-glucósido  $100\text{ g}^{-1}$  peso seco (Tabla 13).

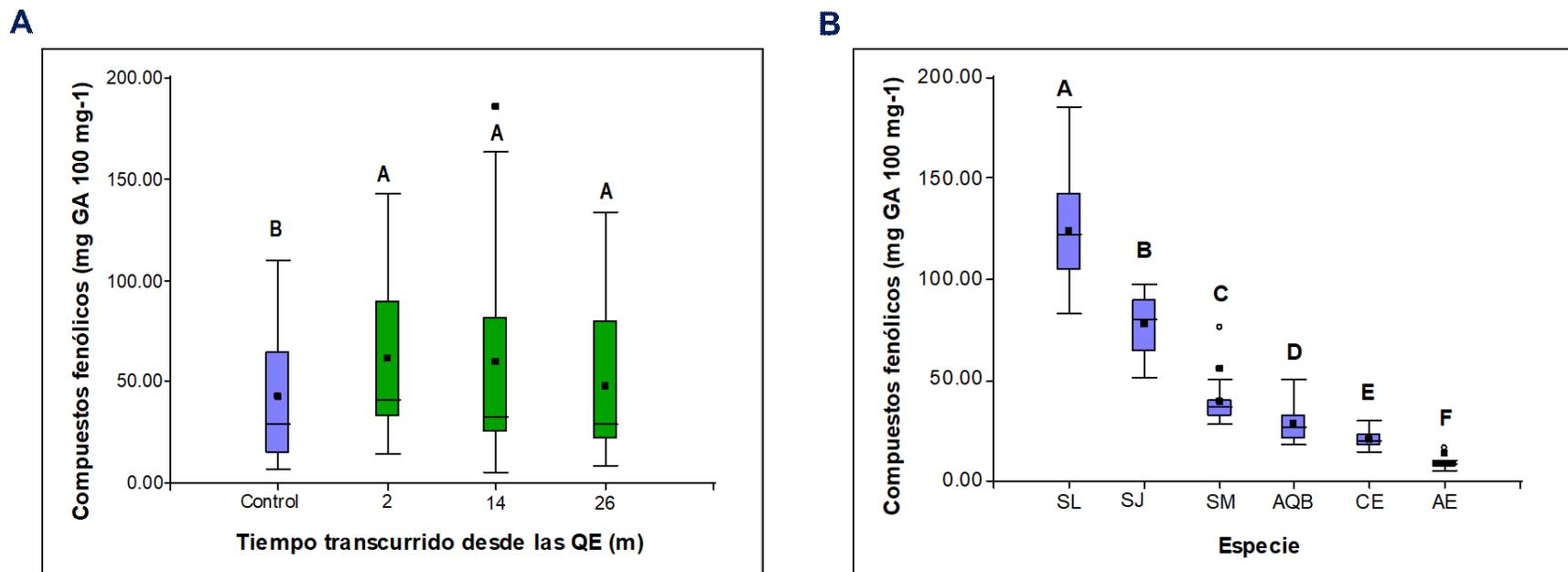
**Tabla 13.** Media y desviación estándar para el contenido de taninos condensados extraíbles (TCE) y para el contenido de compuestos fenólicos totales (CFT) en hojas de seis especies leñosas de la región chaqueña, Argentina, recolectadas durante noviembre de 2018. Se recolectaron muestras de cinco plantas por especie quemadas durante tres quemas experimentales (QE). Cada QE se realizó al final de la temporada de fuego (septiembre u octubre) durante tres años consecutivos (2016, 2017 y 2018). Ninguna planta fue quemada dos veces. Los individuos de *A emarginata* no fueron quemados durante 2018 debido a la ausencia de ejemplares de esta especie en la parcela destinada a quemarse durante dicho año. Referencias: Meses=Meses transcurridos desde la QE, TCE = Taninos condensados extraíbles (g de cianidin-3-glucósido 100 g<sup>-1</sup> peso seco); CFT = Compuestos fenólicos totales (mg de ácido gálico 100 mg<sup>-1</sup> de la muestra); CV = Coeficiente de variación.

Especie	Tratamiento	Meses	TCE	CV	CFT	CV
<b><i>A. emarginata</i></b>	Control	-	0.14 ± 0.05	38.2	9.62 ± 2.75	28.6
	QE 2017	14	0.16 ± 0.04	27.1	6.23 ± 1.22	19.6
	QE 2016	26	0.13 ± 0.03	24.2	10.27 ± 3.43	33.4
<b><i>A. quebracho-blanco</i></b>	Control	-	0.05 ± 0.01	5.0	18.97 ± 0.96	5.0
	QE 2018	2	0.17 ± 0.02	22.8	40.43 ± 6.74	16.7
	QE 2017	14	0.05 ± 0.01	11.6	27.58 ± 3.19	11.6
<b><i>C. ehrenbergiana</i></b>	Control	-	0.03 ± 0.01	35.2	14.91 ± 0.59	4.0
	QE 2018	2	0.06 ± 0.03	46.5	17.25 ± 2.22	12.8
	QE 2017	14	0.02 ± 0.01	31.2	25.97 ± 2.96	11.4
<b><i>S. johnstonii</i></b>	Control	-	0.71 ± 0.10	14.5	70.49 ± 10.04	17.1
	QE 2018	2	0.12 ± 0.02	16.8	77.44 ± 17.63	22.8
	QE 2017	14	0.34 ± 0.14	40.0	82.85 ± 15.99	19.3
<b><i>S. lorentzii</i></b>	Control	-	0.19 ± 0.05	12.5	97.58 ± 12.26	12.6
	QE 2018	2	0.22 ± 0.10	11.1	128.01 ± 14.01	10.9
	QE 2017	14	0.18 ± 0.16	9.9	160.68 ± 15.84	9.4
<b><i>S. mistol</i></b>	Control	-	1.40 ± 0.78	56.1	331.69 ± 56.83	17.1
	QE 2018	2	0.21 ± 0.12	56.5	351.02 ± 44.80	12.7
	QE 2017	14	2.12 ± 0.50	23.5	480.93 ± 178.75	37.1
	QE 2016	26	2.36 ± 0.89	37.8	403.92 ± 74.13	18.4

Se observó un aumento en el contenido total de compuestos fenólicos en las plantas quemadas respecto a las plantas control. Hubo un efecto significativo del tratamiento y de la especie en la concentración de estos compuestos (Tabla 14). Este incremento se evidenció a partir del segundo mes de las quemas experimentales, en muestras de hojas nuevas provenientes de rebrotes post-fuego, hasta veintiséis meses después de las QE. Los contenidos totales de compuestos fenólicos no retornaron a los valores previos al evento (plantas control), incluso veintiséis meses después de las QE (Fig. 18A, Tabla 13). Todas las especies estudiadas tuvieron diferencias significativas en la concentración de estos compuestos. Las especies de la familia Anacardiaceae, *S. lorentzii* y *S. johnstonii*, presentaron los mayores contenidos de compuestos fenólicos, mientras que *A. emarginata* tuvo la menor concentración de estos compuestos (Fig. 18B, Tabla 13). No se observó ninguna tendencia relacionada con la persistencia foliar. Los coeficientes de variación (CV) indicaron una alta variabilidad intraespecífica e interespecífica en las concentraciones de estos compuestos (Fig. 18, Tabla 13).

**Tabla 14.** Resultados del modelo generalizado mixto de la concentración de compuestos fenólicos en respuesta a las quemas experimentales. Modelo: [*Compuestos fenólicos*]= *Especie*+ *Tratamiento* (*Tiempo desde la QE*)+ *Error*. AIC=125.05, BIC=155.2.

<b>Efecto fijo</b>	<b>F-valor</b>	<b>Media</b>	<b>EE</b>	<b>Nivel de significación</b>
<b>Especie</b>	122.8			<0.0001
<i>S. johnstonii</i>		74.4	1.71	B
<i>A. emarginata</i>		9.12	0.29	F
<i>S. lorentzii</i>		123.8	2.62	A
<i>C. ehrenbergiana</i>		23.6	1.50	E
<i>S. mistol</i>		39.2	1.04	C
<i>A. quebracho-blanco</i>		28.0	0.82	D
<b>Tratamiento</b>	4.06			<0.0001
<i>Control</i>		41.1	3.12	B
<i>2 m</i>		62.3	3.79	A
<i>14 m</i>		56.6	4.98	A
<i>26 m</i>		47.7	3.42	A

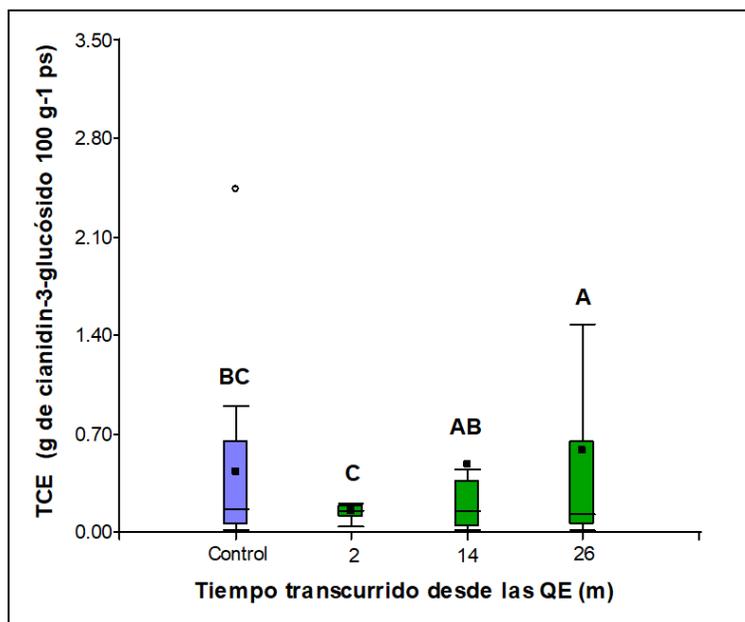
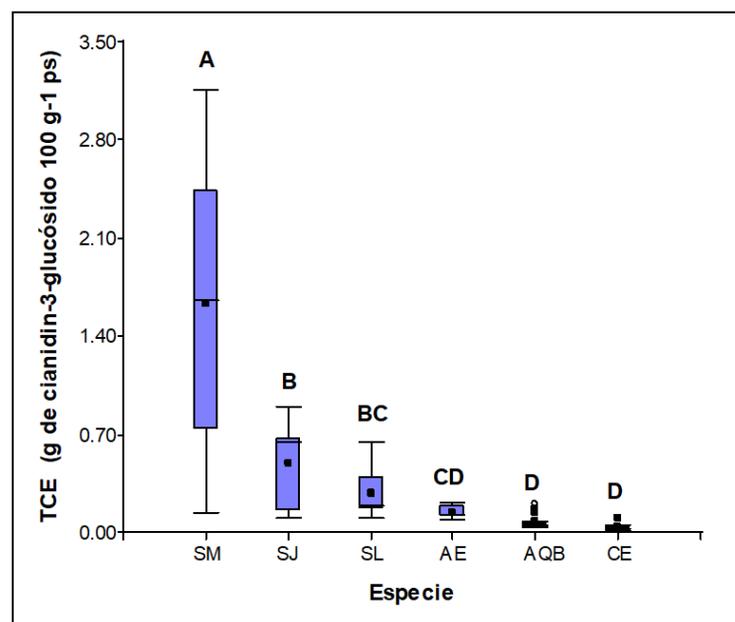


**Figura 18. (A)** Contenido de compuestos fenólicos totales (mg de GA 100 mg<sup>-1</sup> de peso seco) en respuesta a tres quemas experimentales (QE) de 2016-2018; **(B)** cuantificado en hojas de seis especies leñosas de la región del Chaco occidental, Argentina, recolectadas durante noviembre de 2018. Muestras de cinco plantas individuales se quemaron durante tres quemas experimentales diferentes (QE). Cada QE se realizó al final de la temporada de fuego (septiembre u octubre) en un año diferente (2016, 2017 y 2018). Ninguna planta fue quemada dos veces. En el diagrama de caja, el límite de la caja más cercano a cero indica el primer cuartil (Q<sub>1</sub>), la línea negra dentro de la caja indica la mediana, el punto negro dentro de la caja indica la media y el límite de la caja más alejado de cero indica el tercer cuartil (Q<sub>3</sub>). Los bigotes arriba y debajo de la caja indican los percentiles 10 y 90. Diferentes letras indican diferencias significativas entre las fechas de muestreo, según el procedimiento de comparación de LSD Fisher con  $\alpha$ : 0,05, n = 30 plantas individuales en cada QE y 30 plantas individuales como control. Referencias: SL = *S. lorentzii*, SJ = *S. johnstonii*, SM = *S. mistol*, AQB = *A. quebracho-blanco*, CE = *C. ehrenbergiana*, AE = *A. emarginata*.

La concentración de TCE en plantas quemadas varió significativamente respecto a las plantas control (Fig. 19A, Tabla 13). Se observó un efecto significativo del tratamiento y de la especie en la concentración de estos compuestos (Tabla 15). Los resultados indicaron una disminución no significativa en los contenidos de TCE dos meses después de las QE, en comparación con los contenidos de estos compuestos en las plantas control. Catorce meses después de las QE, las concentraciones de TCE no mostraron diferencias significativas entre las plantas quemadas y las plantas control. Sin embargo, veintiséis meses después de las QE, los contenidos de TCE mostraron un aumento significativo en las plantas quemadas respecto a las plantas control (Fig. 19A, Tabla 13). *S. mistol* tuvo las concentraciones más altas de TCE, mientras que *A. quebracho-blanco* y *C. ehrenbergiana* tuvieron los valores menores en la concentración de estos compuestos (Fig. 19B, Tabla 13). Los resultados no indicaron tendencia alguna relacionada con la persistencia foliar. Se observó una alta variación intra e interespecífica en los contenidos de TCE, considerando los coeficientes de variación obtenidos (Fig. 19, Tabla 13).

**Tabla 15.** Resultados del modelo generalizado mixto de la concentración de taninos en respuesta a las quemas experimentales. Modelo:  $[Taninos] = Especie + Tratamiento (Tiempo desde la QE) + Error$ . AIC=111.1, BIC=141.3.

<b>Efecto fijo</b>	<b>F-valor</b>	<b>Media</b>	<b>EE</b>	<b>Nivel de significación</b>
<b>Especie</b>	22.79			<0.0001
<i>S. johnstonii</i>		0.45	0.03	B
<i>A. emarginata</i>		0.14	0.003	CD
<i>S. lorentzii</i>		0.36	0.04	BC
<i>C. ehrenbergiana</i>		0.03	0.001	D
<i>S. mistol</i>		1.52	0.09	A
<i>A. quebracho-blanco</i>		0.08	0.004	D
<b>Tratamiento</b>	10.44			<0.0001
<i>Control</i>		0.41	0.58	BC
<i>2 m</i>		0.25	0.31	C
<i>14 m</i>		0.46	0.78	AB
<i>26 m</i>		0.61	0.85	A

**A****B**

**Figura 19. (A)** Concentración de taninos condensados extraíbles (TCE, g de cianidin-3-glucósido 100 g<sup>-1</sup> peso seco) en respuesta a tres quemas experimentales (QE) de 2016-2018; **(B)** cuantificado en hojas de seis especies leñosas de la región del Chaco occidental, Argentina, recolectadas durante noviembre de 2018. Muestras de cinco plantas individuales fueron quemadas durante tres quemas experimentales diferentes (QE). Cada QE se realizó al final de la temporada de fuego (septiembre u octubre) en un año diferente (2016, 2017 y 2018). Ninguna planta fue quemada dos veces. En el diagrama de caja, el límite de la caja más cercano a cero indica el primer cuartil (Q<sub>1</sub>), la línea negra dentro de la caja indica la mediana, el punto negro dentro de la caja indica la media y el límite de la caja más alejado de cero indica el tercer cuartil (Q<sub>3</sub>). Los bigotes arriba y debajo de la caja indican los percentiles 10 y 90. Diferentes letras indican diferencias significativas entre las fechas de muestreo, según el procedimiento de comparación de LSD Fisher con  $\alpha$ : 0,05, n = 30 plantas individuales en cada QE y 30 plantas individuales como control. Referencias: SM = *S. mistol*, SJ = *S. johnstonii*, SL = *S. lorentzii*, AE = *A. emarginata*, AQB = *A. quebracho-blanco*, CE = *C. ehrenbergiana*.

## 6. DISCUSIÓN

La variación en el contenido de metabolitos secundarios permitió evidenciar la respuesta de la vegetación al fuego. Los mayores valores en la concentración de COVs en plantas quemadas respecto a las plantas control, indicaron el efecto del fuego en la biosíntesis de estos compuestos, debido a que estos metabolitos pueden actuar como señales entre las plantas u otros organismos, que desencadenan la síntesis de compuestos con funciones especiales. En este sentido, la capacidad para producir y almacenar terpenoides puede ser considerada un rasgo promotor de la inflamabilidad de gran importancia adaptativa en ecosistemas propensos al fuego (Pausas et al., 2016). Las especies con mayor contenido de compuestos volátiles fueron *S. lorentzii* y *S. johnstonii*. Esta última especie en evaluaciones previas, a través de un dispositivo de baja tecnología para determinar la inflamabilidad registró uno de los máximos valores de inflamabilidad dentro de un set de once especies leñosas nativas del Chaco semiárido (Santacruz-García et al., 2019). Esto parece reafirmar la incidencia de los compuestos volátiles en la inflamabilidad de la vegetación (Della Rocca et al., 2017; Ormeño et al., 2009; Pausas et al., 2016). Los COVs entran en ignición a relativamente bajas temperaturas, debido a su bajo punto de inflamación (Ormeño et al., 2009; Pausas et al., 2016). Las especies con menor contenido de estos metabolitos, *A. quebracho-blanco* y *S. mistol*, fueron las especies que indicaron menor GI por rasgos funcionales. Estos resultados sugieren una relación positiva entre el contenido de terpenos y la inflamabilidad en las especies estudiadas, en coincidencia con otros estudios que relacionan estos compuestos con los regímenes de fuego (Cannac et al., 2009; Pausas et al., 2016).

El alto contenido de compuestos volátiles en *S. lorentzii* podría indicar una elevada inflamabilidad de esta especie, la cual ha sido estimada también en esta categoría a través del enfoque funcional. Estos resultados reafirman la importancia de la complementariedad del enfoque funcional con la composición bioquímica de las plantas en las estimaciones de inflamabilidad (Pausas et al., 2016). La comprensión de los mecanismos que aumentan la inflamabilidad en la vegetación tiene gran importancia a nivel ecológico, dado el emergente enfoque que sugiere el rol clave de la inflamabilidad en la evolución de las especies vegetales (Della Rocca et al., 2017; Pausas y Moreira, 2012). Se podría sugerir que los COVs promueven una retroalimentación positiva de la inflamabilidad ya que el fuego promueve la emisión de estos compuestos, y su baja ignitabilidad, hace que la vegetación este más propensa al fuego. De hecho, algunos autores afirman que la vegetación adaptada a fuegos recurrentes, desarrolla rasgos promotores de la inflamabilidad a nivel individual y a nivel comunitario (Bond y Midgley, 1995). En este contexto, el almacenamiento y emisión de compuestos inflamables con baja temperatura de ignición, en especies con buena tasa de regeneración post-fuego, podría contribuir al efecto “quema a tu vecino” y así aumentar las posibilidades de supervivencia de estas especies (Bond y Keeley, 2005; Bond y Midgley, 1995; Jaureguiberry, 2012; Pausas et al., 2016). Los resultados referidos a la síntesis de COVs en las especies estudiadas coinciden con antecedentes que consideran al Chaco semiárido como un ecosistema propenso al fuego (Kunst y Bravo, 2003; Kunst et al., 2014; Santacruz-García et al., 2019). En los ecosistemas sensibles al fuego, las especies tienden a inhibir la ignición y propagación del evento perturbante. Cuando los incendios se vuelven frecuentes

y extendidos, los ecosistemas cambian hacia una vegetación más propensa al fuego (Myers, 2006).

El aumento significativo en la concentración de compuestos fenólicos observado en las plantas quemadas, representa una consecuencia del estrés térmico producido por el fuego y podría considerarse como un bioindicador, o respuesta de la vegetación que podría otorgarle tolerancia a este disturbio. Alonso et al. (2002) comunicaron un aumento en el contenido de compuestos fenólicos en bosques de *Pinus pinaster* después de los primeros meses de inducción de estrés térmico, tanto en el tronco como en la corona de los ejemplares evaluados. Cannac et al. (2009) consideraron estos compuestos como buenos bioindicadores de estrés, debido a su alta sensibilidad a las variaciones ambientales. En nuestros resultados, la mayor concentración de compuestos fenólicos en plantas quemadas podría atribuirse tanto al efecto directo de las quemas experimentales sobre las plantas, como a los cambios en las condiciones ambientales post-disturbio (altos niveles de radiación, mayor amplitud térmica diaria y estacional, así como evaporación del suelo) observables incluso 26 meses después de las QE. Los cambios en la radiación UV producen un aumento en la biosíntesis de compuestos fenólicos (Alothman et al., 2009; Martins et al., 2011) como producto de la estimulación de las defensas antioxidantes de la vegetación para resistir el ataque de los patógenos (Balasundram et al., 2006; Diaz-Guerra et al., 2018). Bowman et al. (2014) mencionaron la dificultad de relacionar exclusivamente este tipo de respuestas a la inflamabilidad, ya que también podría representar un mecanismo de tolerancia de las especies a los cambios ambientales originados por el disturbio.

La ausencia de diferencias significativas en el contenido de taninos dos meses después de las quemaduras experimentales, podría significar que la biosíntesis de estos compuestos no se ha visto afectada por el efecto directo del fuego a corto plazo. Sin embargo, el incremento en la concentración de estos compuestos dos años después de las quemaduras experimentales podría estar relacionado con la presencia de herbívoros y patógenos favorecidos por las condiciones ambientales post-disturbio, como una respuesta indirecta de la vegetación al fuego (Schofield et al., 2001). Cabe recordar que los taninos son considerados como uno de los mecanismos más importantes de defensa de las plantas, debido a su actividad antioxidante y a su capacidad para reducir la digestibilidad de los tejidos vegetales (García, 2015; Schofield et al., 2001).

La respuesta de la vegetación frente al fuego, manifestada como las variaciones observadas en los contenidos totales de compuestos volátiles, compuestos fenólicos y taninos, podría ser considerada como una "exaptación" (Bowman et al., 2014). En los ecosistemas propensos al fuego, las exaptaciones podrían llegar a constituirse en una respuesta adaptativa de las especies al disturbio, después de un largo período evolutivo de la vegetación (Keeley, Pausas, Rundel, Bond, y Bradstock, 2011). Jaureguiberry y Diaz (2015) afirmaron que las adaptaciones a la herbivoría podrían otorgarle resistencia al fuego a especies leñosas de la región chaqueña, dado que la misma presenta evidencias muy antiguas de la presión de grandes herbívoros obtenidas a través de registros paleontológicos.

Las especies con mayor contenido total de compuestos fenólicos pertenecen a la familia Anacardiaceae, *S. lorentzii* y *S. johnstonii*, familia botánica caracterizada por tener altas concentraciones de COVs, compuestos que, como se discutió anteriormente, están

relacionados directamente con la inflamabilidad de la vegetación. Por otro lado, *S. mistol* (Rhamnaceae), presentó la mayor concentración de taninos entre las especies estudiadas, compuestos que tienen un rol importante en la defensa de las plantas frente a las variaciones ambientales. Esto sugiere una relación entre la inflamabilidad y la tolerancia de las especies estudiadas frente al fuego, vínculo característico de los ecosistemas propensos al fuego (Bonatto-Schimitberger et al., 2018; Bowman et al., 2014; Della Rocca et al., 2017; Guedes, Aguilera, Becerra, Hernández, y Dos-Santos, 2016; Hernández et al., 2016; Keeley et al., 2011; Ormeño et al., 2009; Pausas et al., 2016).

Las especies seleccionadas para este estudio mostraron diferencias significativas en el contenido de compuestos fenólicos y taninos, lo que representa un dato valioso al analizar la respuesta de las especies frente al fuego. Además, los altos coeficientes de variación observados en la concentración de los metabolitos secundarios analizados, sugieren una alta variabilidad intrapoblacional, la cual desempeña un papel importante en la adaptación de las especies a las condiciones ambientales bióticas y abióticas (Valares, 2011). Considerando la importancia de los metabolitos secundarios en la defensa de las plantas, la alta variabilidad intraespecífica en la concentración de estos compuestos podría implicar una mejor respuesta a los cambios ambientales inducidos por el fuego. De hecho, esta variabilidad es reconocida como el motor de la resiliencia de la vegetación (Galindo-Segura, 2018; Valares, 2011). Nuestros resultados muestran la respuesta bioquímica de las especies evaluadas frente al fuego y frente a las condiciones ambientales post-disturbio.

## 7. CONCLUSIONES

- La variación en el contenido de metabolitos secundarios permitió evidenciar el efecto del fuego en la vegetación. El incremento en el contenido de compuestos volátiles en las plantas quemadas respecto a las plantas control, puso en evidencia el efecto del fuego en la biosíntesis de estos compuestos. La relación positiva entre el contenido de COVs y el grado de inflamabilidad de las especies obtenido a través del enfoque funcional, podría remarcar la importancia de incluir el análisis de este grupo de metabolitos en las determinaciones de inflamabilidad de la vegetación, debido a que estos compuestos disminuyen la temperatura de ignición del follaje y la hojarasca, dado su bajo punto de inflamación.
- Los compuestos con actividad antioxidante, como lo son los compuestos fenólicos y los taninos, registraron un aumento en su concentración incluso 26 meses después de las quemas experimentales, lo que reafirma su rol en la defensa de las plantas ante los cambios ambientales. Este incremento indicó que el efecto protector de estos compuestos sobre los procesos metabólicos es prolongado.
- Las respuestas metabólicas observadas después de las quemas experimentales, no estuvieron relacionadas exclusivamente con el efecto del fuego, sino que podrían haber incluido una combinación de sequía, altas radiaciones UV y adaptaciones a los patógenos típicas de los ambientes post-disturbio, lo que ha sido descrito por otros autores como "exaptaciones".



## Capítulo 5

Sinergia entre rasgos funcionales y la respuesta bioquímica de la vegetación en el comportamiento de las especies frente al fuego

## CAPÍTULO 5

# SINERGIA ENTRE RASGOS FUNCIONALES Y LA RESPUESTA BIOQUÍMICA DE LA VEGETACIÓN EN EL COMPORTAMIENTO DE LAS ESPECIES FRENTE AL FUEGO

## 1. INTRODUCCIÓN

Las estrategias que desarrollan las plantas en ambientes propensos al fuego, suelen incluir una elevada inflamabilidad en un número significativo de especies y a la vez, rasgos de tolerancia que incluyen la capacidad para rebrotar a partir de yemas y/o reclutar a partir del banco de semillas (Pausas et al. 2012 Jaureguiberry, 2012). Estas estrategias hacen parte de los mecanismos que desarrolla la vegetación para asegurar el ensamblaje de la comunidad (Cornwell y Ackerly, 2009)). La inflamabilidad indica la capacidad de las especies para entrar en ignición y consumirse, lo que genera un impacto directo en el ecosistema (Bowman et al., 2014); mientras que la tolerancia está relacionada con la capacidad de la planta para sobrevivir al disturbio (Cornwell y Ackerly, 2009). Ambos componentes tienen consecuencias importantes en la dinámica de la población, ya que inciden en las tasas de supervivencia, crecimiento y reproducción de la vegetación (Hoffmann y Moreira, 2002).

Las discusiones recientes sobre la evolución de la inflamabilidad en los ecosistemas, resaltan la importancia de considerar estos componentes en conjunto, proponiendo una estrecha

relación entre los rasgos que promueven la inflamabilidad de la vegetación y las estrategias que desarrollan las plantas para recuperarse después de un disturbio (William J. Bond y Keeley, 2005; Bowman et al., 2014). Las estrategias de regeneración determinan la aptitud (fitness) de las plantas a nivel individual. Sin embargo, en los ecosistemas propensos al fuego, la relación entre los rasgos que promueven la inflamabilidad con aquellos que mejoran el fitness a nivel individual, aún no está claramente establecida (Bowman et al., 2014; Jaureguiberry, 2012). Las estrategias fisiológicas y bioquímicas que contribuyen a la recuperación de la vegetación post-disturbio, indirectamente pueden influir en la inflamabilidad. Un ejemplo de ello puede ser la biosíntesis de metabolitos secundarios como una respuesta al estrés por fuego, podría ser considerada como una "exaptación" que incidentalmente incrementa la inflamabilidad de la vegetación (Bowman et al., 2014; Keeley et al., 2011; Pausas et al., 2016). Esto remarca la importancia de evaluar la sinergia entre los rasgos funcionales vinculados a la inflamabilidad, el comportamiento de la vegetación como combustible y su tolerancia al disturbio en un marco temporal mayor a las evaluaciones a corto plazo. Estudios con estas características permitirían comprender de manera integral los mecanismos relacionados con el comportamiento de la vegetación frente al fuego (Hoffmann y Moreira, 2002).

Los métodos conocidos comúnmente para determinar la inflamabilidad analizan pequeñas partes de planta; sin embargo, su limitación consiste en que, en condiciones de campo la inflamabilidad podría variar ampliamente (Blackhall et al., 2012; Burger y Bond, 2015; Wyse et al., 2016). Algunos estudios determinan la inflamabilidad mediante el enfoque funcional (Jaureguiberry, 2012; Wyse et al. 2016), mientras que otros, realizan quemas experimentales

que permiten evaluar el comportamiento de la vegetación frente a fuegos reales en campo, incluyendo variables climáticas y atmosféricas (Bravo et al., 2014; Ledesma et al., 2018). La comparación entre ambos métodos podría mejorar el potencial predictivo de cada método aplicado por separado, ya que los rasgos funcionales determinan la propensión a la ignición de la vegetación, mientras que las quemaduras experimentales permiten evidenciar la respuesta de la vegetación al fuego como combustible. Una correlación significativa entre ambos métodos permitiría seleccionar el método más apropiado según el tamaño del área destinada para evaluar y la disponibilidad de recursos técnicos en el momento de la determinación.

En ecología de fuego, la tolerancia es considerada como un indicador de la respuesta de la vegetación al disturbio y está relacionada directamente con la severidad del evento (Bran, Cecchi, Gaitán, Ayesa, y Lopez, 2007). La severidad del fuego está relacionada con la intensidad y duración del evento e indica el grado en que la vegetación ha sido afectada por el disturbio (Montorio, Perez-Cabello, García-Martin, Vlassova, y De la Riva, 2007). La biomasa consumida durante las quemaduras experimentales es una medida de la severidad de la quema. Debido a este vínculo, la relación entre la cantidad de biomasa consumida y la respuesta bioquímica de la vegetación al disturbio, podría considerarse como un indicador de la tolerancia de las especies al fuego (Montorio et al., 2007). El enfoque ecológico tradicional, considera que la tolerancia al fuego está relacionada exclusivamente con las estrategias de regeneración de la vegetación post-disturbio, que comprenden a la capacidad de rebrote a partir de bancos de yemas y/o la germinación a través de bancos de semillas (Clarke et al., 2013). Sin embargo, en la presente tesis se evaluó la tolerancia de la vegetación

al fuego desde un enfoque bioquímico que no había sido explorado previamente por ningún estudio en el área de la ecología del fuego. Este enfoque contempla la dependencia de la recuperación post-disturbio de la biomasa, con el nivel de reservas energéticas necesarias para el rebrote, las cuales a su vez están estrechamente relacionadas con la biosíntesis de pigmentos fotosintéticos. De manera complementaria, la síntesis de metabolitos secundarios contribuye a la estabilidad de los procesos fotosintéticos en ambientes disturbados, donde las condiciones ambientales suelen tornarse adversas (Clarke et al., 2013; Ledesma et al., 2018; Soler y Úbeda, 2018). Estos resultados podrían contribuir a la comprensión de los mecanismos bioquímicos que aseguran la recuperación de la vegetación en el ambiente post-disturbio.

Considerando el impacto del fuego en la dinámica de los ecosistemas, se hace necesario evaluar el comportamiento de la vegetación frente al fuego desde un enfoque integral. Un marco general de discusión de las correlaciones entre las diferentes variables contempladas en los análisis de inflamabilidad y tolerancia bioquímica, refrendará la importancia de estudios interdisciplinarios en el estudio de la inflamabilidad de las comunidades vegetales y el rol del fuego como evento ecológico a escala global.

## **2. OBJETIVOS**

**a)** Comparar la inflamabilidad de la vegetación, mediante rasgos funcionales y el comportamiento de la vegetación como combustible en quemas experimentales.

**b)** Relacionar la tolerancia de la vegetación al fuego (en función de la biomasa consumida durante las quemas experimentales) con la composición bioquímica de las especies.

**c)** Analizar la sinergia entre rasgos funcionales y la biosíntesis de compuestos químicos en el comportamiento de la vegetación frente al fuego.

### **3. HIPÓTESIS**

Las hipótesis analizadas en este capítulo fueron las siguientes **a)** la inflamabilidad de la vegetación evaluada a través de rasgos funcionales se correlaciona con los resultados observados en las quemas experimentales (Jaureguiberry, 2012; Santacruz-García et al., 2019; Wyse et al., 2016), **b)** las especies estudiadas tienen tolerancia al fuego lo que se manifiesta en la recuperación de niveles aceptables de pigmentos fotosintéticos y en la variación en el contenido de metabolitos secundarios dentro del primer año posterior al disturbio. La respuesta bioquímica de la vegetación guarda relación con el porcentaje de biomasa consumida (Hoffmann y Moreira, 2002; Keeley et al., 2011) y **c)** el comportamiento de las especies frente al fuego depende de la sinergia entre los rasgos funcionales asociados a la inflamabilidad y la composición bioquímica de la vegetación (Ormeño et al., 2009; Pausas et al., 2016).

## **4. MATERIALES Y MÉTODOS**

### **4.1 Quemas experimentales**

Para evaluar el comportamiento de la vegetación frente al fuego se realizaron a campo, las quemas experimentales con el diseño experimental descrito en el tercer capítulo de esta

tesis. Se seleccionó este método, debido a que esta técnica proporciona información más certera sobre el comportamiento de las especies frente al fuego (Ledesma et al., 2018). Considerando los objetivos del presente capítulo, en esta sección se realiza la descripción de las variables evaluadas durante la realización de las QE. Las mediciones fueron realizadas en cada uno de los cinco individuos (réplicas) de las seis especies evaluadas. Se registró la longitud de planta quemada (LQ, cm), determinada a partir del rastro de carbonización en la corteza de los ejemplares evaluados, el tiempo de combustión (TiC, s), considerado como el tiempo desde que el individuo entra en ignición hasta que se extingue la llama, y la biomasa quemada (BQ, %), la cual se estimó visualmente por dos operadores y luego se promedió para reducir el error experimental. Estos parámetros fueron utilizados por Jaureguiberry et al. (2011); Santacruz-García et al. (2019) y Wyse et al., (2016) para evaluar la inflamabilidad de la vegetación.

El grado de inflamabilidad de las especies seleccionadas durante las quemas experimentales, se determinó mediante la relación entre los tres parámetros considerados previamente, según la metodología estadística propuesta por Santacruz-García et al. (2019) y Wyse et al. (2016). Esta metodología contempla la realización de un análisis de componentes principales para determinar el grado de inflamabilidad a partir de los tres parámetros evaluados (LQ, TiC, y BQ). Cuando el primer eje del ACP explica un porcentaje alto de la variación de los datos, este eje es usado como grado de inflamabilidad.

Dado el enfoque bioquímico propuesto en la presente tesis, la tolerancia de la vegetación al fuego fue evaluada mediante la relación entre la biomasa consumida durante las QE y la respuesta bioquímica de la vegetación, que incluye a la biosíntesis de pigmentos

fotosintéticos y de metabolitos secundarios, descritas y mencionadas en el tercer y cuarto capítulo. La biomasa consumida fue considerada como una variable de peso para evaluar la tolerancia bioquímica al fuego, debido a su relación directa con la capacidad de rebrote (Clarke et al., 2013). Según Pérez-Harguindeguy et al. (2013), la capacidad de rebrote es directamente dependiente del porcentaje medio de biomasa aérea quemada y del número de individuos rebrotados dentro de la población. Se espera que frente a un elevado porcentaje de biomasa consumida por el fuego, se produzca una mayor pérdida de estructuras aéreas que comprometan la reestructuración del aparato fotosintético, y, por lo tanto, del nivel de reservas energéticas para rebrotar (Pérez-Harguindeguy et al., 2013).

La sinergia entre rasgos funcionales y la respuesta bioquímica de la vegetación al fuego, se evaluó mediante una matriz de correlación, que consideró el efecto conjunto de los rasgos funcionales vinculados a la inflamabilidad con la concentración de pigmentos fotosintéticos y metabolitos secundarios. Esto permitió identificar efectos en conjunto de varios factores inicialmente evaluados de manera aislada en los capítulos previos de la tesis, lo que se conoce como "sinergismo" (Chapman y Koch, 2007).

#### **4.2 Análisis estadístico**

Para los ensayos realizados mediante quemas experimentales, se realizó un ACP considerando LQ, TiC y BQ, con el fin de determinar los patrones de inflamabilidad para cada especie. Al menos el 60% de la variación en los datos fue explicada por el primer eje del ACP; por lo tanto, este eje fue empleado para obtener el grado de inflamabilidad de cada especie (Fig. 18) (Santacruz-García et al., 2019; Wyse et al., 2016). Se realizó un análisis de

conglomerados utilizando el método de Ward y la distancia euclidiana, con el fin de identificar grupos de especies con diferente GI. La comparación entre las determinaciones de inflamabilidad a través de rasgos funcionales y través de quemas experimentales se realizó empleando el coeficiente de correlación de Pearson, considerando la naturaleza cuantitativa de las variables analizadas. Esta comparación se realizó entre el GI obtenido a través del enfoque funcional y el primer eje del ACP de las determinaciones mediante quemas experimentales, considerado como el GI a través de QE (Santacruz-García et al., 2019; Wyse et al., 2016).

Para identificar potenciales asociaciones entre la biomasa quemada y el contenido total de pigmentos fotosintéticos y metabolitos secundarios evaluados en las especies estudiadas en este trabajo (carotenoides, clorofila total, compuestos fenólicos, compuestos volátiles y taninos), se realizó en primer término un ACP considerando todas las variables mencionadas previamente. Debido a que este análisis refrendó la asociación entre la biomasa consumida por QE y los pigmentos fotosintéticos, se realizó un segundo ACP, excluyendo la biomasa quemada como variable, evitando la circularidad en el análisis. El primer eje de este segundo análisis explicó el 48% de la variabilidad de los datos y fue considerado como la variable que caracteriza la respuesta bioquímica de las especies estudiadas. La relación entre estas dos variables (BQ y respuesta bioquímica de la vegetación) fue evaluada a través del coeficiente de correlación de Pearson, y considerada como una medida de tolerancia bioquímica de las especies frente al fuego.

El análisis de la sinergia entre rasgos funcionales y la respuesta bioquímica de la vegetación en el comportamiento de las especies frente al fuego fue realizado a través de una matriz

de correlación de Pearson, en la que se evaluó la correlación entre cada rasgo funcional y cada metabolito analizado en la presente tesis. El software estadístico utilizado fue Infostat / 2017 (Grupo InfoStat, Universidad Nacional de Córdoba, Argentina) con un  $\alpha = 0.05$ .

## 5. RESULTADOS

### 5.1 Comparación del grado de inflamabilidad de las especies con diferentes metodologías

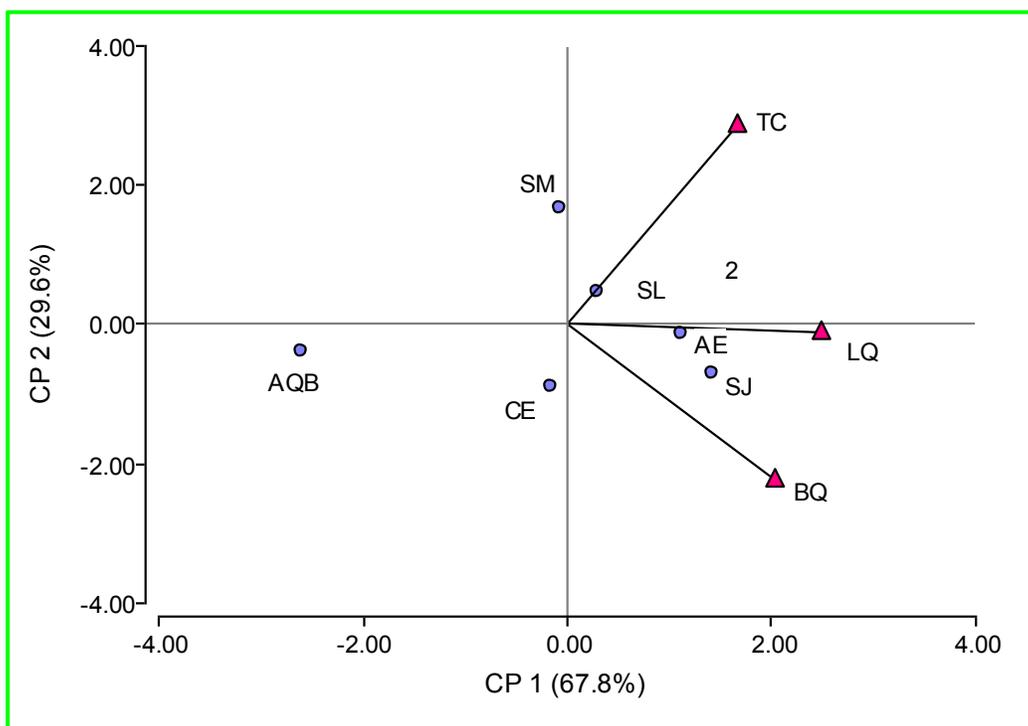
En la Tabla 16 se presenta el rango de los valores obtenidos de los tres parámetros considerados para evaluar la inflamabilidad en las quemas experimentales (altura de planta quemada, biomasa quemada y tiempo de combustión) para las seis especies estudiadas.

**Tabla 16.** Valores de los tres componentes de la inflamabilidad determinados a partir de quemas experimentales, para seis especies leñosas de la región chaqueña. LQ= Altura de planta quemada (cm), BQ= Biomasa quemada (%) y TiC= Tiempo de combustión (s).

Especie	LQ (cm)		BQ (%)		TiC (s)	
	M	DE	M	DE	M	DE
<i>A. quebracho-blanco</i>	76.0	42.5	30	19	65	31
<i>A. emarginata</i>	157.7	58.6	58	20	62	19
<i>C. ehrenbergiana</i>	82.0	46.9	40	26	77	41
<i>S. johnstonii</i>	102.9	27.0	58	19	63	32
<i>S. lorentzii</i>	75.9	68.1	24	29	64	41
<i>S. mistol</i>	84.5	67.6	21	15	102	52

El análisis de componentes principales (ACP) realizado con los parámetros de inflamabilidad medidos en las QE en las diferentes especies estudiadas, explicó para los dos primeros ejes

el 97.4% de la variabilidad. El primer eje del ACP (CP1) explicó el 67.8% de la variación de los datos, se asoció positivamente con los tres parámetros de la inflamabilidad y separó las especies en función del tiempo de combustión. El segundo eje del ACP (CP2) explicó el 29.6% de la variación, y separó las especies en función del porcentaje de biomasa consumida durante las quemas experimentales (Fig. 20).

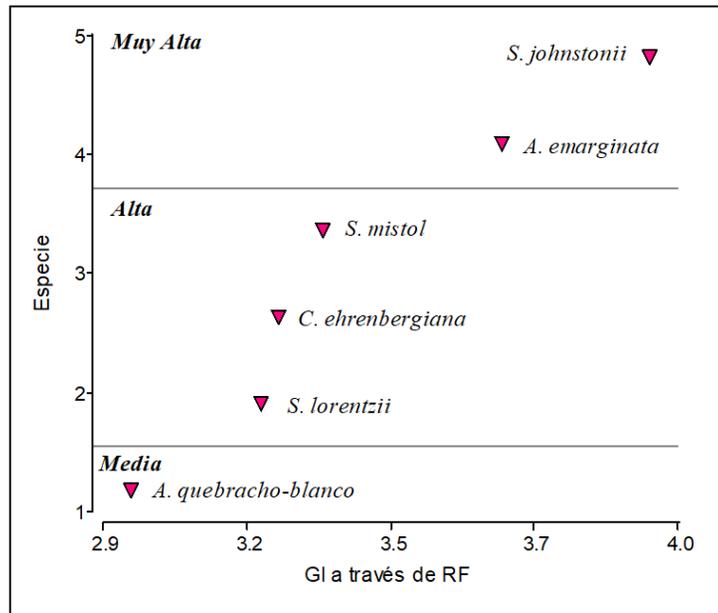
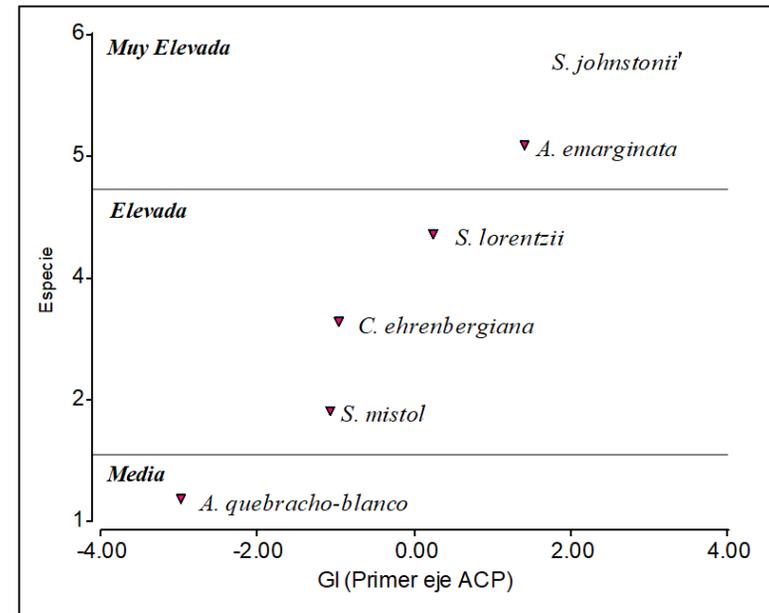


**Figura 20.** Análisis de componentes principales (ACP) de la inflamabilidad determinada a partir de quemas experimentales, para seis especies de la región chaqueña. El ordenamiento estuvo basado en tres componentes de la inflamabilidad: altura quemada de la planta (LQ), tiempo de combustión (TC) y biomasa quemada (BQ). Referencias: AE, *Atamisquea emarginata*; AQB, *Aspidosperma quebracho-blanco*; CE, *Celtis ehrenbergiana*; SJ, *Schinus johnstonii*; SL, *Schinopsis lorentzii*; y SM, *Sarcomphalus mistol*.

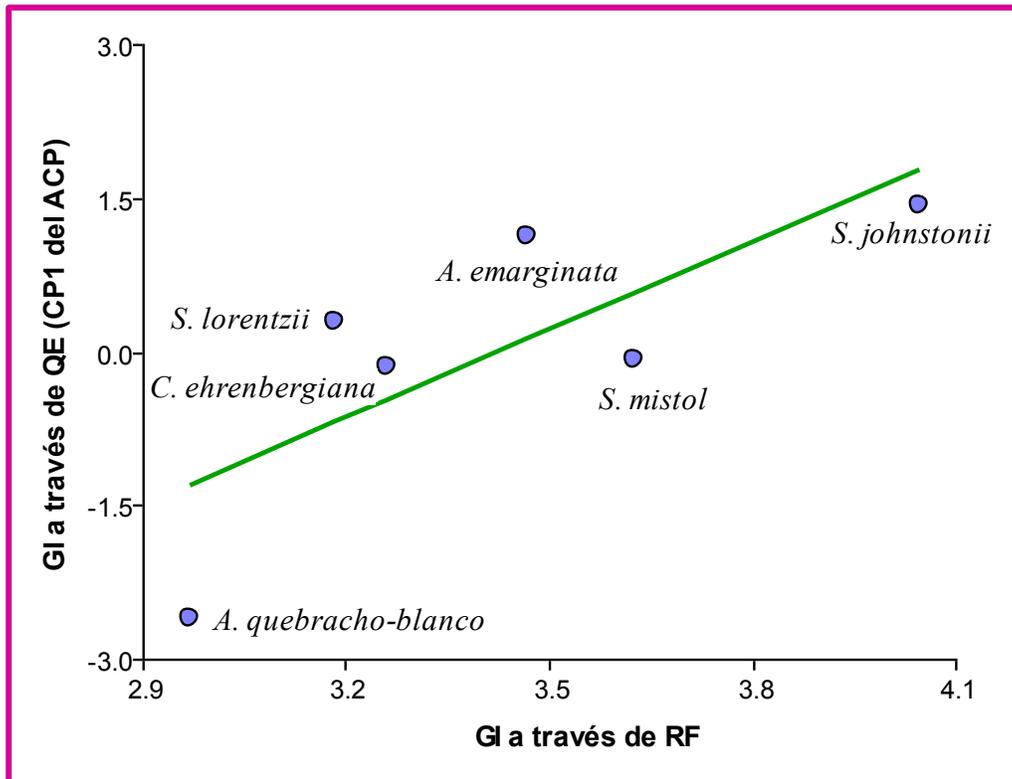
La comparación de los análisis de clúster del GI de las especies estudiadas, a través de las dos metodologías empleadas: rasgos funcionales (a) y quemas experimentales (b) se

muestra en la figura 21. El análisis clúster del GI obtenido mediante el enfoque funcional permitió identificar tres grupos de especies con diferente GI (Figura 21 A). En las determinaciones de inflamabilidad a partir de quemas experimentales, el análisis clúster permitió identificar tres grupos de especies con diferente GI. En este último análisis, el grupo de media inflamabilidad está representado por *A. quebracho-blanco*. Esta especie registró valores menores de LQ, BQ, y valores medios de TiC. El grupo de Elevada inflamabilidad estuvo conformado por *S. lorentzii*, *C. ehrenbergiana* y *S. mistol*; y el grupo de mayor inflamabilidad (Muy Elevada) estuvo conformado por *A. emarginata* y *S. johnstonii*. Este último grupo presentó los máximos valores de LQ y BQ, y los menores valores de TiC (Figura 21 B).

El coeficiente de correlación de Pearson entre la CP1 del análisis de la inflamabilidad a partir de quemas experimentales, y el GI calculado a partir de ocho rasgos funcionales relacionados con la inflamabilidad, indicó una correlación significativa entre ambos métodos (p de Pearson= 0.45, valor de p = 0.0136; Fig. 22). Las seis especies estudiadas coincidieron en los grupos de inflamabilidad establecidos en cada método.

**A****B**

**Figura 21.** Grado de inflamabilidad (GI) de seis especies leñosas del Chaco semiárido, estimado mediante **(A)** rasgos funcionales (Pérez-Harguindeguy et al., 2013) y mediante **(B)** quemas experimentales (Bravo et al., 2014), utilizando para este enfoque, el primer eje del análisis de componentes principales (ACP). Las variables consideradas en el ACP fueron longitud de planta quemada, tiempo de combustión y biomasa quemada. La CP1 explica el 67.8% de la variabilidad de los datos.

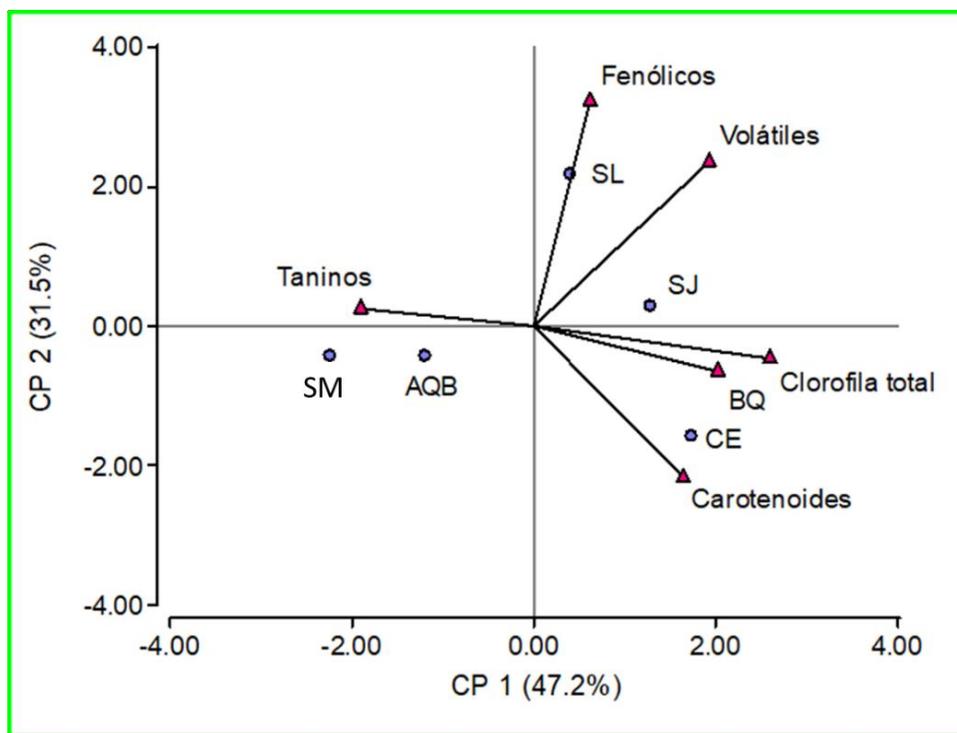


**Figura 22.** Comparación del grado de inflamabilidad (GI) obtenido a partir de rasgos funcionales y a partir de la realización de quemas experimentales. Seis especies de leñosas fueron comunes en los dos métodos. La línea verde indica el lugar dónde los puntos tendrían una correlación perfecta entre ambos métodos. Las especies por debajo de la línea fueron más inflamables a través del método de rasgos funcionales, mientras que las especies por encima de la línea fueron más inflamables por la determinación mediante quemas experimentales. Las comparaciones entre ambos métodos se realizaron con datos de octubre de 2017.

## 5.2 Tolerancia al fuego: Relación entre la biomasa consumida y la respuesta bioquímica de las plantas

El análisis de componentes principales realizado con la biomasa quemada (BQ), y los contenidos totales de carotenoides, clorofila total, compuestos fenólicos, compuestos volátiles y taninos, explicó para los dos primeros ejes el 78.7 % de la variabilidad. El primer eje del análisis de componentes principales (CP1) explicó el 47.2 % de la variación de los

datos y asoció positivamente el porcentaje de biomasa quemada con el contenido total de clorofilas, carotenoides, compuestos fenólicos y compuestos volátiles post-fuego y negativamente con el contenido de taninos. El segundo eje del ACP (CP2) explicó el 31.5 % de la variación y separó la asociación entre los pigmentos fotosintéticos y la biomasa consumida durante las quemas experimentales del grupo de metabolitos secundarios. *A. emarginata* no fue incluida en el análisis, debido a la ausencia de ejemplares en el área destinada a quemas experimentales (Figura 23).

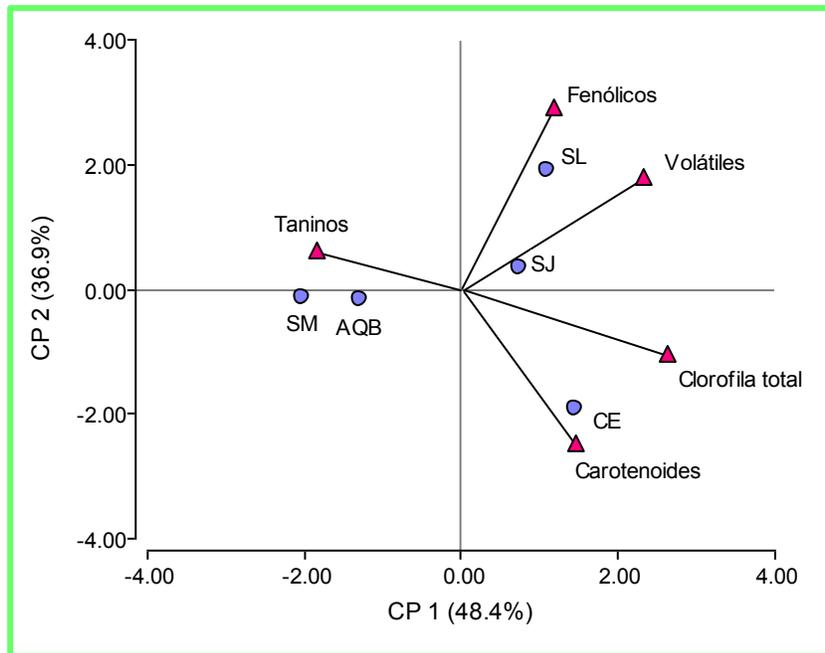


**Figura 23.** Análisis de componentes principales (ACP) de la relación entre la biomasa consumida durante las quemas experimentales y la composición bioquímica de la vegetación. El ordenamiento estuvo basado en el contenido total de clorofilas, carotenoides, compuestos fenólicos, compuestos volátiles y taninos, así como en la biomasa quemada (BQ). Referencias: AQB, *Aspidosperma quebrachoblanco*; CE, *Celtis ehrenbergiana*; SJ, *Schinus johnstonii*; SL, *Schinopsis lorentzii*; y SM, *Sarcomphalus mistol*.

El segundo ACP considerando exclusivamente la concentración de pigmentos fotosintéticos y de metabolitos secundarios post-fuego explicó el 85.3% de la variabilidad de los datos (48.4% y 36.9%, respectivamente). Según este análisis, la mayor variabilidad en la respuesta bioquímica de las plantas al fuego se explica en forma general con base en el contenido total de clorofilas (mayor valor positivo en el CP1) y por la concentración de taninos (mayor valor negativo en el CP1). En el segundo componente principal, la mayor variabilidad se asoció positivamente con la concentración de compuestos fenólicos y negativamente con el contenido de carotenoides (Figura 24, Tabla 17). El primer eje del ACP fue considerado como la variable de la respuesta bioquímica de la vegetación al fuego.

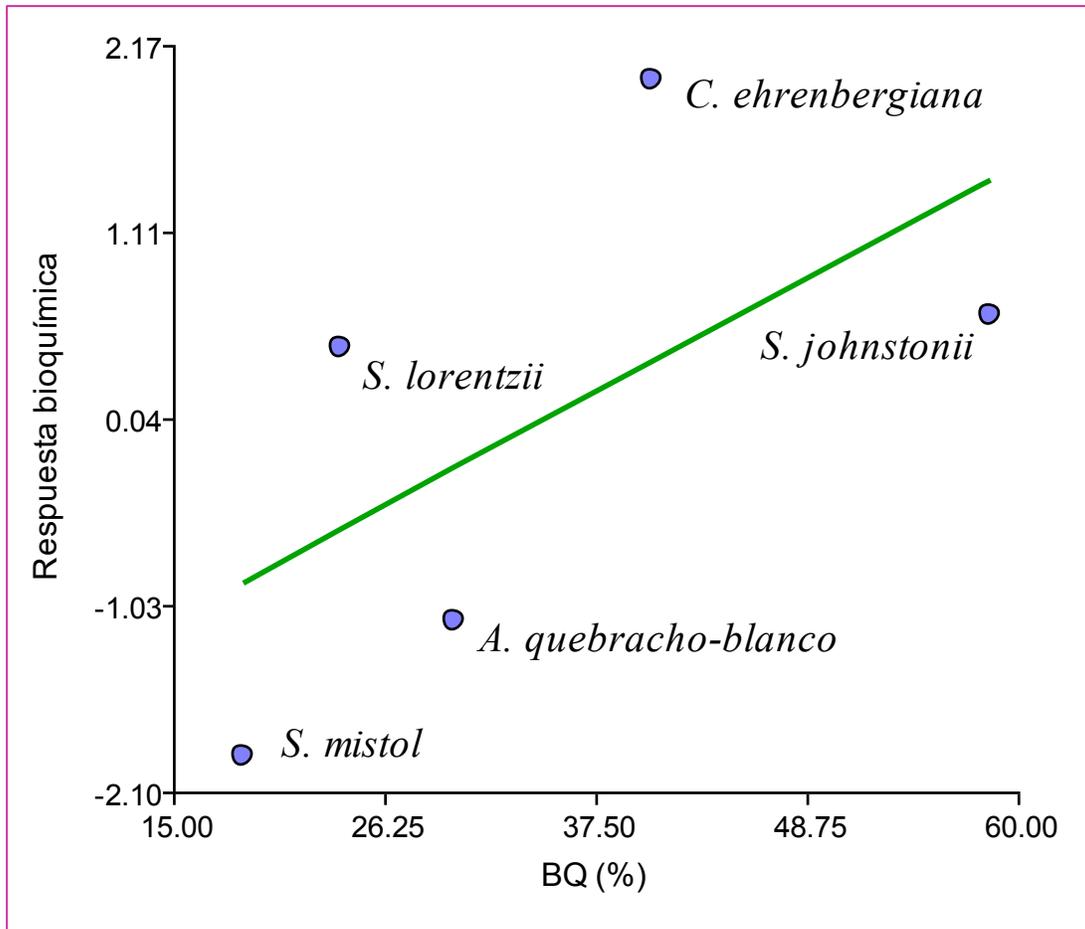
**Tabla 17.** Factores de carga de los compuestos bioactivos considerados en la definición de los dos ejes principales del ACP de la Fig. 24 obtenidos de una matriz de 5 compuestos diferentes x 6 especies leñosas. Los valores están ordenados de acuerdo con la magnitud absoluta del eje 1. Los valores más altos de cada eje están resaltados en negritas. Entre paréntesis figura el porcentaje de varianza explicado por cada eje.

<b>Compuesto bioactivo</b>	<b>Eje 1 (48.4%)</b>	<b>Eje 2 (36.9%)</b>
<b>Contenido total de clorofila</b>	<b>0.60</b>	-0.24
<b>Contenido total de carotenoides</b>	0.33	<b>-0.57</b>
<b>Taninos</b>	<b>-0.42</b>	0.13
<b>Compuestos fenólicos</b>	0.27	<b>0.66</b>
<b>Compuestos volátiles</b>	0.53	0.40



**Figura 24.** Análisis de componentes principales (ACP) de la respuesta bioquímica de la vegetación al fuego. El ordenamiento estuvo basado en el contenido total de clorofilas, carotenoides, compuestos fenólicos, compuestos volátiles y taninos. Referencias: AQB, *Aspidosperma quebracho-blanco*; CE, *Celtis ehrenbergiana*; SJ, *Schinus johnstonii*; SL, *Schinopsis lorentzii*; y SM, *Sarcomphalus mistol*.

El coeficiente de correlación de Pearson entre la biomasa consumida estimada durante las quemas experimentales y la primera componente (CP1) del ACP de la respuesta bioquímica de la vegetación al fuego, indicó una correlación significativa entre ambas variables ( $p$  de Pearson = 0.33, valor de  $p = 0.0204$ ) (Figura 25). En esta correlación, las especies arbóreas *A. quebracho-blanco*, *S. mistol* y *S. lorentzii* mostraron una respuesta bioquímica negativa a neutra, mientras que las especies arbustivas se ubicaron en los valores más elevados de respuesta bioquímica en relación con la biomasa consumida durante las QE.



**Figura 25.** Correlación entre la biomasa consumida durante las quemas experimentales (BQ, %) y la primera componente (CP1) del ACP de la respuesta bioquímica de la vegetación al fuego. *A. emarginata* no fue incluida en el análisis debido a la ausencia de ejemplares en el área destinada a quemas experimentales durante las determinaciones del contenido de volátiles. La línea verde indica el lugar dónde existiría una correlación perfecta entre la biomasa quemada y la composición bioquímica de la vegetación. Las especies por debajo de la línea tienen mayor contenido de compuestos bioactivos con relación al porcentaje de biomasa consumida durante las quemas experimentales, mientras que las especies por encima de la línea tuvieron mayor pérdida de biomasa durante las quemas experimentales en comparación con el contenido de compuestos bioactivos que biosintetizaron después del fuego.

### **5.3 Sinergia entre rasgos funcionales y la biosíntesis de compuestos químicos en el comportamiento de la vegetación frente al fuego**

Se realizó la matriz de correlación con todas las variables evaluadas en los diferentes capítulos de la presente tesis. Se identificaron y discutieron bloques de correlaciones directamente relacionadas con el objetivo general de la tesis, asociadas a la inflamabilidad y a la respuesta bioquímica de las plantas al fuego. Los rasgos foliares (CAF, AF y AFE) se relacionaron en forma significativa con la altura total y la altura mínima a la canopia. Se observó una significativa correlación negativa entre el área foliar específica y la altura total ( $r=-0.55$ ;  $p<0,0001$ ; Tabla 18), y entre el AFE y la altura mínima a la canopia ( $r=-0.57$ ;  $p<0,0001$ ; Tabla 18). El contenido de agua foliar mostró una significativa relación negativa con la altura total ( $r=-0.66$ ;  $p<0,0001$ ; Tabla.18), con la altura mínima a la canopia ( $r=-0.59$ ;  $p<0,0001$ ; Tabla 18) y con el AF ( $r=-0.68$ ;  $p<0,0001$ ; Tabla 18). A la vez, el CAF tuvo una significativa correlación positiva con el AFE ( $r=0.43$ ;  $p= 0.0006$ ; Tabla 18).

Se observó una significativa correlación positiva entre la respuesta bioquímica de la vegetación al fuego y el AFE ( $r=0.64$ ;  $p<0,0001$ ; Tabla 18). Respecto a los pigmentos fotosintéticos, se identificó una significativa correlación positiva entre el contenido total de clorofilas con el AFE ( $r=0.41$ ;  $p= 0.0260$ ; Tabla 18). El contenido total de carotenoides indicó una significativa correlación positiva con el AFE ( $r=0.65$ ;  $p= 0.0001$ ; Tabla 18) y con el CAF ( $r=0.58$ ;  $p= 0.0008$ ; Tabla 18). El contenido total de carotenoides tuvo una significativa correlación positiva con el contenido total de clorofilas ( $r=0.73$ ;  $p<0,0001$ ; Tabla 18), con el

contenido de clorofila a ( $r=0.38$ ;  $p=0.0372$ ; Tabla 8), y con el contenido de clorofila b ( $r=0.79$ ;  $p<0,0001$ ; Tabla 18).

El contenido de compuestos fenólicos y de compuestos volátiles tuvo una correlación positiva con los rasgos foliares de la vegetación. El contenido de compuestos fenólicos mostró una significativa correlación positiva con el AF ( $r=0.83$ ;  $p<0,0001$ ; Tabla 18) y una significativa correlación negativa con el CAF ( $r=-0.66$ ;  $p=0,0001$ ; Tabla 18). La misma tendencia se observó en el contenido de compuestos volátiles, una significativa correlación positiva de estos compuestos con el AF ( $r=0.67$ ;  $p=0.0002$ ; Tabla 18) y una significativa correlación negativa con el CAF ( $r=-0.44$ ;  $p=0.0293$ ; Tabla 18).

Finalmente, el contenido de compuestos volátiles determinado categóricamente a través de rasgos funcionales indicó una significativa correlación positiva con el contenido de estos compuestos determinado cuantitativamente por técnicas espectrométricas ( $r=0.68$ ,  $p=0.0002$ ; Tabla 18). Otras correlaciones entre las variables medidas se muestran en la Tabla 18.

**Tabla 18.** Coeficientes de correlación de Pearson entre rasgos funcionales asociados a la inflamabilidad y contenidos totales de pigmentos fotosintéticos y metabolitos secundarios post quema. Los valores marcados con \* = P < 0.05; \*\* =P < 0.01; \*\*\* = P < 0.001; m= P < 0.1 (marginal). Ver detalles sobre la medición de las variables en el texto principal. Las celdas sombreadas con diferente color indican los bloques de correlaciones que se analizaron en la discusión. Cada color corresponde a un bloque de correlación. Referencias: GI RF=Grado de inflamabilidad a partir de rasgos funcionales; Alt. T=Altura total; Alt. m.=Altura mínima a la canopia; AF=Área foliar; AFE=Área foliar específica; CAF=Contenido de agua foliar; Hojar.=% de hojarasca; Vol.RF=Contenido de compuestos volátiles estimado categóricamente; Ram. M.=Retención de ramas muertas; Rta B.=CP1 del ACP de la composición química post-fuego; Clo. T=Contenido total de clorofilas; Clo. a=Contenido de clorofila a; Clo b=Contenido de clorofila b; Carot.= Contenido de carotenoides; Tanin.=Contenido de taninos; Fenól.= Contenido de compuestos fenólicos; Vol. (B)= Contenido de compuestos volátiles estimado mediante GC-MS.

Variable	GI RF	Alt. T	Alt. m.	AF	AFE	CAF	Hojar.	Vol.RF	Ram.M.	Rta.B.	Clo. T	Clo. a	Clo. b	Carot.	Tanin.	Fenól.
<b>Alt. T.</b>	-0.66***															
<b>Alt. m.</b>	-0.65***	0.97***														
<b>AF</b>	-0.23 <sup>m</sup>	0.35**	0.23 <sup>m</sup>													
<b>AFE</b>	0.36**	-0.55***	-0.57***	0.16												
<b>CAF</b>	0.33**	-0.66***	-0.59***	-0.68***	0.43**											
<b>Hojar.</b>	0.35**	-0.25 <sup>m</sup>	-0.25 <sup>m</sup>	0.07	0.15	0.09										
<b>Vol. RF</b>	0.67***	-0.62***	-0.60***	-0.07	0.04	0.03	0.32*									
<b>Ram. M.</b>	0.26*	0.26*	0.26*	0.39**	0.12	-0.40**	0.28*	0.16								
<b>Rta. B.</b>	-0.02	-0.44*	-0.41**	0.15	0.64***	0.13	0.11	0.37**	0.12							
<b>Clo. T</b>	0.06	-0.21	-0.14	0.14	0.41*	0.02	-0.05	0.07	0.32 <sup>m</sup>	0.58**						
<b>Clo. a</b>	0.02	0.07	0.12	0.50**	0.23	-0.38*	-0.04	0.04	0.56**	0.33	0.85***					
<b>Clo. b</b>	0.18	-0.53**	-0.52**	-0.50**	0.41*	0.64**	-0.05	0.00	-0.31 <sup>m</sup>	0.36 <sup>m</sup>	0.59**	0.24				
<b>Carot.</b>	0.11	-0.56**	-0.51**	-0.20	0.65**	0.58**	0.06	0.01	-0.12	0.60**	0.73***	0.38*	0.79***			
<b>Tanin.</b>	0.47**	-0.15	-0.22	0.08	0.14	0.15	0.24	-0.10	0.00	-0.65**	-0.27	-0.11	-0.18	-0.21		
<b>Fenól.</b>	0.17	0.25	0.23	0.83***	0.15	-0.66**	0.17	0.25	0.82***	0.15	0.18	0.52**	-0.49**	-0.31	0.12	
<b>Vol. (B)</b>	0.19	-0.17	-0.13	0.67**	0.29	-0.44*	0.28	0.68**	0.71**	0.64**	0.36 <sup>m</sup>	0.54**	-0.24	0.03	-0.34 <sup>m</sup>	0.83***

## 6. DISCUSIÓN

### 6.1 Comparación del grado de inflamabilidad de las especies según las metodologías empleadas

Las determinaciones del grado de inflamabilidad a través del análisis de rasgos funcionales se correlacionaron con los valores obtenidos a través de quemas experimentales. Todas las especies evaluadas coincidieron en los grupos de inflamabilidad establecidos mediante el enfoque funcional. Estos resultados podrían atribuirse a que los rasgos funcionales seleccionados en el presente estudio abarcan características morfológicas y bioquímicas de la vegetación, que permitieron evaluar el comportamiento de las especies frente al fuego desde distintas aproximaciones. De hecho, el análisis de rasgos funcionales estima la inflamabilidad de una especie al relacionar las características morfológicas y bioquímicas de una planta con su probable ignitabilidad, tasa de propagación y tiempo de combustión (Pérez-Harguindeguy et al., 2013), mientras que las evaluaciones a través de quemas experimentales, registran la inflamabilidad en condiciones reales a campo (Bravo et al., 2014; Ledesma et al., 2018).

Las especies con mayor GI coincidieron en ambos métodos, reafirmando como especies de muy elevada inflamabilidad a *S. johnstonii* y *A. emarginata*, arbustos perennes con bajos valores de área foliar específica y altos contenidos de aceites volátiles en hojas y frutos. Aunque el COVs para *A. emarginata* no se determinó en el presente trabajo, antecedentes en especies del mismo género, han reportado la presencia de estos compuestos (Aliyazicioglu, Tosun, Yaylı, y Eyüpoğlu, 2015; Muhaidat et al., 2013). *S. lorentzii* obtuvo el

menor GI entre las especies de inflamabilidad elevada por rasgos funcionales, en contraste con el máximo GI obtenido a través de quemas experimentales (Figura 19). Estos resultados, sugieren la importancia de la presencia de compuestos volátiles en la inflamabilidad de esta especie. De hecho, las especies de la familia Anacardiaceae son reconocidas como especies aromáticas con altos contenidos de compuestos volátiles en hojas y frutos (Montanari et al., 2012). Un comportamiento similar en relación con la variabilidad de los grados de inflamabilidad en las dos metodologías se observó en *S. mistol*, especie en la cual, los rasgos funcionales sugerían un mayor GI del observado en quemas experimentales. Esto puede atribuirse a que su elevado contenido de materia seca en hojas aumenta el tiempo de ignición, debido a que una tasa de desecación es más lenta tal como ha sido observado en evaluaciones de inflamabilidad con un dispositivo de baja tecnología (Santacruz-García et al., 2019). Así también esta especie produce abundante hojarasca con bajas tasas de degradación, lo que le otorga mayor humedad al suelo e incrementa el tiempo de ignición. Estos resultados coinciden con los datos de altura de carbonización observados por Bravo et al. (2014).

La determinación de la inflamabilidad de la vegetación es un tema principal para la gestión ambiental, especialmente en los ecosistemas propensos al fuego. White y Zipperer (2010) remarcaron la necesidad de estandarizar los métodos de evaluación de inflamabilidad. La correlación encontrada entre los dos métodos evaluados, permite la posibilidad de seleccionar la metodología más apropiada según el tamaño del área a evaluar y a la disponibilidad de recursos técnicos.

## **6.2 Tolerancia al fuego: Relación entre la biomasa consumida y la respuesta bioquímica de las plantas**

La correlación positiva establecida en este trabajo entre la biomasa quemada y la respuesta bioquímica de las plantas al fuego, podría considerarse un indicador de la tolerancia de las especies estudiadas al disturbio, permitiendo su restablecimiento con posterioridad al evento. La respuesta bioquímica de las plantas determinará la eficiencia de la recuperación de la biomasa aérea después del disturbio a través de la producción de rebrotes. Esta estrategia depende de la disponibilidad de reservas bioquímicas de las partes basales o subterráneas de la planta (Pérez-Harguindeguy et al., 2013) y de la recuperación del aparato fotosintético para la nueva producción de biomasa.

Las reservas metabólicas sumadas a las características del ambiente post-fuego, condicionan la capacidad de las especies para sobrevivir al disturbio, ya que intervienen directamente en sus estrategias de regeneración (rebrote, mediante banco de yemas, o germinación, mediante banco de semillas). A mayor disponibilidad de reservas, las plantas podrán realizar una mayor inversión en estructuras de defensa y de regeneración, lo cual les permitirá asegurar su establecimiento post-disturbio (Clarke et al., 2013).

La mayor respuesta bioquímica observada en especies arbustivas como *C. ehrenbergiana* y *S. johnstonii*, podría estar relacionada a su dominancia en ambientes fuertemente disturbados por fuego y pastoreo dentro del área de estudio (Conti y Díaz, 2013; Ledesma et al., 2018). Estas dos especies arbustivas presentan elevados porcentajes de biomasa quemada, lo cual probablemente obliga a la reposición de hojas. Además, estas especies

tienen los mayores valores de AFE, los cuales suelen estar relacionados de manera positiva con la tasa fotosintética, bajo condiciones de saturación (Arambarri et al., 2011; Pérez-Harguindeguy et al. 2013). Por otro lado, las especies arbóreas presentaron porcentajes de biomasa consumida menores al 50%, en coincidencia con los menores grados de inflamabilidad observados entre las especies estudiadas. Es importante aclarar que estos resultados provienen de quemas experimentales de mediana severidad, y las respuestas de las plantas pueden variar ampliamente en fuegos de mayor intensidad.

### **6.3 Sinergia entre rasgos funcionales y la respuesta bioquímica de las especies al fuego**

La correlación positiva entre el AF con la altura máxima de la planta y con la altura mínima de canopia, podría estar relacionada a una mayor eficiencia en la intercepción de la radiación en plantas de mayor tamaño (Kumar, Singh, y Boote, 2012). Sin embargo, la correlación negativa entre AFE y CAF con el tamaño de la planta, podría atribuirse al hecho de que las hojas en plantas de mayor tamaño reciben mayor radiación y experimentan niveles de desecación acentuados al elevarse con respecto al nivel del suelo, evento más pronunciado aún, en ambientes con sequías prolongadas (Kenzo et al., 2015). De hecho, el AFE es considerado como el rasgo funcional más relacionado con el crecimiento de la planta (Buajan, Liu, He, y Feng, 2018).

La correlación significativa positiva entre el AFE y la respuesta bioquímica de las especies estudiadas al fuego, contribuye a reafirmar la significancia de los rasgos funcionales de las plantas en los principales procesos de los ecosistemas naturales (Díaz et al., 2013). Como se

discute anteriormente, las especies con mayor AFE tienen mayor tasa fotosintética, lo que está relacionado positivamente con la biosíntesis de carotenoides y clorofilas (Pérez-Harguindeguy et al., 2003). El restablecimiento del aparato fotosintético probablemente le permite a estas especies dominar en áreas disturbadas por fuego (Ledesma et al., 2018; Bravo, Basualdo, Kunst, y del Corro, 2019). La correlación positiva significativa entre AFE y el contenido total de clorofilas y carotenoides reafirma lo discutido anteriormente. En las especies con hojas con estrategias conservativa, el incremento en el tejido esclerenquimático, justifica la correlación negativa entre CAF y el contenido total de clorofilas (Arambarri et al., 2011).

La correlación positiva entre el contenido total de carotenoides y los contenidos de clorofila a, b y totales, confirma el rol sinérgico de estos compuestos en la actividad fotosintética (Manrique Reol, 2003). Aunque las clorofilas son el principal pigmento fotosintético, ya que se encargan de capturar la energía lumínica y transformarla en energía química para el desarrollo de la estructura vegetal, los carotenoides cumplen un rol importante en este proceso, ya que capturan la luz solar y la transfieren a las clorofilas para que éstas la metabolicen (Cambrón-Sandoval et al., 2011). Además, estos compuestos cumplen una función antioxidante que le otorga protección a las clorofilas de los radicales libres, que podrían destruir el aparato fotosintético (Buajan et al., 2018). Los pigmentos fotosintéticos en conjunto son muy sensibles a las variaciones ambientales, lo que explica la pérdida de la capacidad fotosintética que experimentan las plantas sometidas a cualquier tipo de estrés (Carter y Knapp, 2001).

La correlación positiva significativa de los compuestos fenólicos y los compuestos volátiles con AF obedece a cuestiones anatómicas y fisiológicas ya que la proporción de tejidos capaces de sintetizar y secretar metabolitos secundarios es mayor en hojas con mayor AF, con estrategias adquisitivas (Arambarri et al., 2011). En relación con el fuego como disturbio, esta correlación podría indicar una sinergia de la planta al sintetizar compuestos antioxidantes para contrarrestar el aumento de la inflamabilidad generada por el incremento de compuestos volátiles. La correlación negativa entre estos últimos compuestos con CAF, podría ser explicada con los argumentos antes mencionados, una elevada proporción de parénquima, que permite el mayor contenido de agua foliar.

La correlación positiva entre los dos métodos empleados para evaluar COVs (Método categórico a través del enfoque funcional y método cuantitativo a partir de técnicas espectrométricas) reafirma el rol predictivo de los rasgos funcionales en la determinación de la inflamabilidad a campo (Pérez-Harguindeguy et al., 2013). Sin embargo, el análisis cuantitativo de COVs mediante técnicas de laboratorio, permite además discriminar el perfil de los COVs, lo que estaría relacionado con el comportamiento individual de la planta durante las quemadas experimentales.

#### **6.4 Implicancias en el manejo forestal**

Los resultados obtenidos en esta tesis contribuirán de manera significativa a mejorar planes de manejo de vegetación nativa del Chaco semiárido de Argentina, con miras hacia un aprovechamiento sustentable. La presunción de una baja inflamabilidad de los bosques

chaqueños resulta cuestionable dado el porcentaje de especies leñosas de elevada inflamabilidad. Estos resultados condicionan el uso del fuego, en ambientes de bosques chaqueños, bajo estrictas normas de prescripción, atendiendo además a un probable incremento de la inflamabilidad después de los disturbios. La tolerancia a nivel bioquímico de las especies se refleja principalmente en la eficiencia en la recuperación de las estructuras aéreas post-fuego, pero a su vez, la biosíntesis de compuestos bioactivos podría promover la inflamabilidad en áreas quemadas.

## 7. CONCLUSIONES

- 📌 Nuestros resultados permitieron validar el enfoque de rasgos funcionales como un método predictivo para evaluar la inflamabilidad. La correlación significativa entre las determinaciones mediante quemas experimentales y mediante rasgos funcionales, permite la posibilidad de seleccionar el método más apropiado en función del tamaño del área a evaluar y de la disponibilidad de recursos técnicos. Para los estudios que cubren áreas amplias, el análisis de rasgos funcionales representa un método práctico y predictivo de evaluación de inflamabilidad, mientras que las quemas experimentales requieren mayor disponibilidad de recursos y esfuerzo logístico; sin embargo, esta metodología permite obtener información más certera respecto al comportamiento de la vegetación frente al fuego.
- 📌 La respuesta bioquímica de la vegetación puede considerarse como un indicador de la tolerancia de las plantas al fuego, debido a su relación positiva con la biomasa

consumida durante las quemadas experimentales y con las reservas disponibles de las plantas para la formación de nuevos brotes.

📊 Nuestros resultados permitieron evidenciar la sinergia entre los rasgos funcionales vinculados a la inflamabilidad y la respuesta bioquímica de las plantas al fuego. Las especies arbustivas mostraron mayor grado de inflamabilidad y mayor respuesta bioquímica post-fuego, lo que les otorgaría mayor tolerancia respecto a las especies arbóreas. Esto remarca la importancia de realizar estudios sobre disturbios con enfoques complementarios que contribuyan a la comprensión de los mecanismos involucrados en el incremento de la inflamabilidad de las comunidades vegetales, el establecimiento de la vegetación post-disturbio y el rol del fuego como evento ecológico a escala global.



## Capítulo 6

### Conclusiones generales

## CAPÍTULO 6

### CONCLUSIONES GENERALES

- ✚ Todas las especies evaluadas presentaron un grado de inflamabilidad Medio a Elevado, lo que remarca la importancia de este estudio en el Chaco semiárido de Argentina, caracterizado por una marcada estacionalidad y una prolongada estación de sequía. Estas especies representan el 63% de la abundancia dentro del área de estudio.
- ✚ Los rasgos funcionales más relevantes en la definición de grupos de especies de diferente inflamabilidad fueron la altura de la planta, el área foliar específica (AFE), el contenido de compuestos volátiles y el contenido de agua foliar (CAF).
- ✚ Se evidenció una variación estacional en la inflamabilidad, lo que remarca la necesidad de realizar evaluaciones periódicas en la vegetación, para disminuir el riesgo de incendios forestales.
- ✚ El contenido total de pigmentos fotosintéticos no difirió significativamente entre plantas quemadas y no quemadas, lo que podría ser un indicador de la tolerancia bioquímica de estas especies al estrés físico y a la defoliación producida por el fuego.
- ✚ La variación observada en el contenido de compuestos volátiles en las especies estudiadas permitió reafirmar la relación positiva entre estos compuestos y la inflamabilidad de la vegetación, debido a que estos metabolitos se caracterizan por reducir la temperatura de ignición del follaje y la hojarasca.

- ✚ Los compuestos fenólicos y los taninos aumentaron su concentración en respuesta a las quemaduras experimentales, incluso dos años después de las mismas. La actividad antioxidante de estos compuestos incide a largo plazo en la protección de las plantas después del disturbio.
- ✚ La respuesta bioquímica de la vegetación al fuego podría considerarse como una adaptación, ya que no estuvo relacionada exclusivamente con el efecto del fuego, sino que responde a una suma de factores vinculadas a las condiciones ambientales post-disturbio.
- ✚ Las determinaciones de inflamabilidad mediante rasgos funcionales y quemaduras experimentales estuvieron significativamente correlacionadas. Esta correlación permite seleccionar el método más adecuado para monitorear la inflamabilidad, considerando el tamaño del área a evaluar y la disponibilidad de recursos técnicos.
- ✚ La respuesta bioquímica de las plantas al fuego podría considerarse como un indicador de la tolerancia al disturbio. La correlación entre la composición bioquímica de las especies estudiadas y el porcentaje de biomasa consumido durante las QE indicó que a mayor pérdida de la biomasa área, hay mayor respuesta bioquímica de las plantas para generar estructuras de defensa y estructuras de regeneración.
- ✚ La sinergia observada entre los rasgos funcionales y los rasgos bioquímicos de tolerancia, remarcan la necesidad de evaluar en conjunto estos componentes del comportamiento de la vegetación frente al fuego, ya que proporcionan una visión integral del impacto del fuego en la defensa de las plantas y en las estrategias de establecimiento post-disturbio.



## Referencias

## REFERENCIAS

- Aliyazicioglu, R., Tosun, G., Yaylı, N., y Eyüpoğlu, O. E. (2015). Characterisation of volatile compounds by spme and gc-fid/ms of capers (*Capparis spinosa* L.). *African Journal of Agricultural Research*, 10(21), 2213–2217. <https://doi.org/10.5897/AJAR2013.8414>
- Allred, B. W., y Snyder, K. A. (2008). Ecophysiological responses of Chihuahuan desert grasses to fire. *Journal of Arid Environments*, 72(11), 1989–1996. <https://doi.org/10.1016/j.jaridenv.2008.06.008>
- Alonso, M., Rozados, M. J., Vega, J. A., Pérez-Gorostiaga, P., Cuiñas, P., Fontúrbel, T., y Fernández, C. (2002). Biochemical Responses of *Pinus pinaster* Trees to Fire-Induced Trunk Girdling and Crown Scorch: Secondary Metabolites and Pigments as Needle Chemical Indicators. *Journal of Chemical Ecology*, 28(4), 687–700.
- Alothman, M., Bhat, R., y A.A., K. (2009). Antioxidant capacity and phenolic content of selected tropical fruits from Malaysia, extracted with different solvents. *Food Chemistry*, 115(3), 785–788.
- Alvarado-Celestino, E. (2006). Consideraciones sobre incendios en bosques tropicales y templados de áreas protegidas de México y Brasil. In J. Flores-Garnica, D. A. Rodríguez-Trejo, O. Estrada-Murrieta, y F. Sánchez-Zárraga (Eds.), *Incendios forestales* (CONAFOR-Mu, pp. 171–184). México D.F.
- Anderson, H. E. (1970). Forest fuel ignitibility. *Fire Technology*, 6(4), 312–319. <https://doi.org/10.1007/BF02588932>
- Arambarri, A. M., Novoa, M. C., Bayón, N. D., Hernández, M. P., Colares, M. N., y Monti, C. (2011). Ecoanatomía foliar de árboles y arbustos de los distritos Chaqueños Occidental y Serrano (Argentina). *Bol. Soc. Argent. Bot*, 46(3–4), 251–270.
- Araujo, P., Iturre, M., Acosta, H., y Renolfi, R. (2008). Estructura del bosque de La María EEA INTA Santiago del Estero. *Quebracho. Revista de Ciencias Forestales*, 16(0385), 5–19.
- Argañaraz, J. P., Landi, M. A., Bravo, S., Gavier-Pizarro, G., Scavuzzo, C. M., y Bellis, L. M. (2016). Estimation of Live Fuel Moisture Content From MODIS Images for Fire Danger Assessment in Southern Gran Chaco. *IEEE Journal of Selected Topics in Applied Earth Observations and Remote Sensing*, 9(12), 5339–5349.
- Ávalos García, A., y Pérez-Urria, E. (2009). Metabolismo secundario de plantas. *Reduca (Biología). Serie Fisiología Vegetal*, 2(3), 119–145.
- Avila, O., Casierra, F., y Riascos, D. (2012). Contenido de pigmentos fotosintéticos en hojas de caléndula bajo sol y sombra. *Temas Agrarios*, 17(1), 60–71.
- Balasundram, N., Sundram, K., y Samman, S. (2006). Phenolic compounds in plants and agri-industrial by-products: Antioxidant activity, occurrence, and potential uses. *Food Chemistry*, 99(1), 191–203. <https://doi.org/10.1016/j.foodchem.2005.07.042>
- Balzarini, M. G., Gonzalez, L., Tablada, M., Casanoves, F., Di Rienzo, J. A., & Robledo, C. W.

- (2008). *InfoStat. Manual del Usuario* (Editorial). Córdoba, Argentina.
- Barboni, T., Cannac, M., Leoni, E., y Chiaramonti, N. (2008). Emission of biogenic volatile organic compounds involved in eruptive fire: implications for the safety of firefighters. *International Journal of Wildland Fire*, 20(1), 152–161.
- Barlow, J., y Peres, C. A. (2004). Ecological responses to El Niño-induced surface fires in central Brazilian Amazonia: Management implications for flammable tropical forests. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*.  
<https://doi.org/10.1098/rstb.2003.1423>
- Barros, A. M. G., y Pereira, J. M. C. (2014). Wildfire selectivity for land cover type: Does size matter? *PLoS ONE*, 9(1). <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0084760>
- Batllori, E., De Cáceres, M., Brotons, L., Ackerly, D., Moritz, M., y Lloret, F. (2017). Cumulative effects of fire and drought in Mediterranean ecosystems. *Ecosphere*, 8(1), e01906.
- Benavides-Mendoza, A. (2002). *Ecofisiología y bioquímica del estrés en plantas* (U. A. A. Narro, Ed.).
- Beutling, A., Batista, C., Stolle, L., y Tetto Giongo Alves, M. (2012). Caracterización y modelado de material combustible superficial en plantaciones de *Pinus elliottii*. *Floresta*, 42(3), 443–452.
- Blackhall, M., Raffaele, E., y Veblen, T. T. (2012). Is foliar flammability of woody species related to time since fire and herbivory in northwest Patagonia, Argentina? *Journal of Vegetation Science*, 23(5), 931–941. <https://doi.org/10.1111/j.1654-1103.2012.01405.x>
- Boer, M. M., Bowman, D. M. J. S., Murphy, B. P., Cary, G. J., Cochrane, M. A., Fensham, R. J., ... Bradstock, R. A. (2016). Future changes in climatic water balance determine potential for transformational shifts in Australian fire regimes. *Environmental Research Letters*, 11(6). <https://doi.org/10.1088/1748-9326/11/6/065002>
- Boletta, P. E., Ravelo, A. C., Planchuelo, A. M., y Grilli, M. (2006). Assessing deforestation in the Argentine Chaco. *Forest Ecology and Management*, 228(1–3), 108–114.  
<https://doi.org/10.1016/j.foreco.2006.02.045>
- Bonato-Schimitberger, V. M., de Almeida-Pratti, D. L., Cavalcanti, L. C., Ramalho, V. F., Ferreira-da Costa, A. P., Scherer, R., ... Gomes-da Silva, A. (2018). Volatile compounds profile changes from unripe to ripe fruits of Brazilian pepper (*Schinus terebinthifolia* Raddi). *Industrial Crops and Products*, 119(1), 125–131.
- Bond, W. J., y van Wilgen, B. W. (1996). *Fire and Plants*. <https://doi.org/10.1007/978-94-009-1499-5>
- Bond, William J., y Keeley, J. E. (2005). Fire as a global “herbivore”: The ecology and evolution of flammable ecosystems. *Trends in Ecology and Evolution*, pp. 387–394.  
<https://doi.org/10.1016/j.tree.2005.04.025>
- Bond, William J., y Midgley, J. J. (1995). Kill Thy Neighbour: An Individualistic Argument for

- the Evolution of Flammability. *Oikos*, 73(1), 79–85. <https://doi.org/10.2307/3545728>
- Bowman, D. M. J. S., French, B. J., y Prior, L. D. (2014). Have plants evolved to self-immolate? *Frontiers in Plant Science*, 5(November), 1–10. <https://doi.org/10.3389/fpls.2014.00590>
- Bradstock, R. (2016). *FROM HECTARES TO TAILOR-MADE SOLUTIONS FOR RISK MITIGATION: SYSTEMS TO DELIVER EFFECTIVE PRESCRIBED BURNING ACROSS*.
- Bran, D., Cecchi, G., Gaitán, J. J., Ayesa, J., y Lopez, C. (2007). Efecto de la severidad de quemado sobre la regeneración de la vegetación en el Monte Austral. *Ecología Austral*, 17(8400), 123–131.
- Brassiolo, M. (2005). Propuestas para la conversión de bosques degradados: Los bosques del Chaco. *Idia XXI*, 28, 23–28.
- Bravo, S., Gimenez, A. M., Kunst, C., y Moglia, G. (2003). El fuego y las plantas. In *Fuego en los Ecosistemas Argentinos* (pp. 61–70).
- Bravo, S. J. (2010). *EN LA REGIÓN CHAQUEÑA OCCIDENTAL*. 111–132.
- Bravo, S., Kunst, C., Gimenez, A., y Moglia, G. (2001). Fire regime of a *Elionorus muticus* Spreng. savanna, western Chaco region, Argentina. *International Journal of Wildland Fire*. <https://doi.org/10.1071/WF01014>
- Bravo, S., Kunst, C., Leiva, M., y Ledesma, R. (2014). Response of hardwood tree regeneration to surface fires, western Chaco region, Argentina. *Forest Ecology and Management*, 326, 36–45. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2014.04.009>
- Bravo, S., Basualdo, M., Kunst, C., & del Corro, F. (2019). Aerial Bud Bank and Structural Changes of Woody Species from Argentine Chaco in Response to Disturbances. *Journal of Environmental Science and Engineering*, 8, 58–69.
- Bruelheide, H., Dengler, J., Purschke, O., Lenoir, J., Jiménez-Alfaro, B., Hennekens, S. M., ... Jandt, U. (2018). Global trait–environment relationships of plant communities. *Nature Ecology and Evolution*, 2(12), 1906–1917. <https://doi.org/10.1038/s41559-018-0699-8>
- Buajan, S., Liu, J., He, Z., y Feng, X. (2018). Effect of gap sizes on specific leaf area and Chlorophyll contents at the *Castanopsis kawakamii* Natural Reserve Forest, China. *Forests*, 9(11). <https://doi.org/10.3390/f9110682>
- Bucher, E. (1982). Chaco and Catinga—South American arid savannas. Woodlands and Thickets. In B. J. Huntley y B. H. Walker (Eds.), *Ecology of Tropical Savannas* (Springer, pp. 48–79). Berlín.
- Burger, N., y Bond, W. J. (2015). Flammability traits of Cape shrubland species with different post-fire recruitment strategies. *South African Journal of Botany*, 101, 40–48. <https://doi.org/10.1016/j.sajb.2015.05.026>
- Callejas, K., Contreras, A., Morales, L., y Peppi, C. (2013). Evaluación de un método no destructivo para estimar las concentraciones de clorofila en hojas de variedades de

uva de mesa. *Idesia*, 4(1–25).

- Cambrón-Sandoval, V. H., España-Boquera, M. L., Sánchez-Vargas, N. M., Sáenz-Romero, C., Vargas-Hernández, J., y Herrerías-Diego, Y. (2011). Chlorophyll production in *Pinus pseudostrobus* juveniles under different development environments. *Revista Chapingo Serie Ciencias Forestales y Del Ambiente*, 17(2).
- Cannac, M., Barboni, T., Ferrat, L., Bighelli, A., Castola, V., Costa, J., ... Pasqualini, V. (2009). Oleoresin flow and chemical composition of Corsican pine (*Pinus nigra* subsp. *laricio*) in response to prescribed burnings. *Forest Ecology and Management*, 257(4), 1247–1254. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2008.11.017>
- Cannac, Magali, Pasqualini, V., Barboni, T., Morandini, F., y Ferrat, L. (2009). Phenolic compounds of *Pinus laricio* needles: A bioindicator of the effects of prescribed burning in function of season. *Science of the Total Environment*, 407(15), 4542–4548. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2009.04.035>
- Carbone, L. M., Aguirre-Acosta, N., Tavella, J., y Aguilar, R. (2017). Cambios florísticos inducidos por la frecuencia de fuego en el Chaco serrano. *Cambios Florísticos Inducidos Por La Frecuencia de Fuego En El Chaco Serrano*, 52(4), 753–778.
- Caroprese-Araque, J. F., Parra-Garcés, M. I., Arrieta-Prieto, D., y Stachenko, E. (2011). Anatomía microscópica y metabolitos secundarios volátiles en tres estadios del desarrollo de las inflorescencias de *Lantana camara* (Verbenaceae). *Revista de Biología Tropical*, 59(1), 473–486.
- Carter, G., y Knapp, A. (2001). Leaf Optical Properties in Higher Plants: Linking Spectral Characteristics to Stress and Chlorophyll Concentration. *American Journal of Botany*, 88, 677–684.
- Casanoves, F., Pla, L., & Di Rienzo, J. A. (2011). *Diversidad funcional Valoración y análisis de la diversidad funcional y su relación con los servicios ecosistémicos*.
- Conti, G., y Díaz, S. (2013). Plant functional diversity and carbon storage - an empirical test in semi-arid forest ecosystems. *Journal of Ecology*, 101(1), 18–28. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.12012>
- Chapman, S. K., y Koch, G. W. (2007). What type of diversity yields synergy during mixed litter decomposition in a natural forest ecosystem? *Plant and Soil*, 299(1–2), 153–162. <https://doi.org/10.1007/s11104-007-9372-8>
- Clarke, P. J., Lawes, M. J., Midgley, J. J., Lamont, B. B., Ojeda, F., Burrows, G. E., ... Knox, K. J. E. (2013). Resprouting as a key functional trait: How buds, protection and resources drive persistence after fire. *New Phytologist*, 197(1), 19–35. <https://doi.org/10.1111/nph.12001>
- Coria-Cayupán, Y. S., De Pinto, M. I. S., y Nazareno, M. A. (2009). Variations in bioactive substance contents and crop yields of lettuce (*lactuca sativa* L.) cultivated in soils with different fertilization treatments. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*, 57(21),

10122–10129. <https://doi.org/10.1021/jf903019d>

- Cornelissen, J. H. C., Lavorel, S., Garnier, E., Díaz, S., Buchmann, N., Gurvich, D. E., ... Poorter, H. (2003). A handbook of protocols for standardised and easy measurements of plant functional traits worldwide. *Aust. J. Bot.* 51, 335–380. *Aust. J. Bot.*, 51, 335–380. <https://doi.org/10.1071/BT02124>
- Cornwell, W. K., y Ackerly, D. D. (2009). Community assembly and shifts in plant trait distributions across an environmental gradient in coastal California. *Ecological Monographs*, 79(1), 109–126. <https://doi.org/10.1890/07-1134.1>
- Covarrubias, A. A. (2007). Sobrevivir al estrés: cómo responden las plantas a la falta de agua. *Bioteconología*, 14, 253–262. Retrieved from [http://www.ibt.unam.mx/computo/pdfs/libro\\_25\\_aniv/capitulo\\_22.pdf](http://www.ibt.unam.mx/computo/pdfs/libro_25_aniv/capitulo_22.pdf)
- Cruz, A., Fortes, D., Herrera, R., García, M., Gonzáles, S., y Romero, A. (2009). Comportamiento de los pigmentos fotosintéticos, según la edad de rebrote después del pastoreo de *Pennisetum purpureum* vc. Cuba CT-115 en la estación poco lluviosa. *Revista Cubana de Ciencia Agrícola*, 43(2), 183–186.
- De Moraes, M. G., De Carvalho, M. A. M., Franco, A. C., Pollock, C. J., y Figueiredo-Ribeiro, R. D. C. L. (2016). Fire and Drought: Soluble Carbohydrate Storage and Survival Mechanisms in Herbaceous Plants from the Cerrado. *BioScience*. <https://doi.org/10.1093/biosci/biv178>
- Del Corro, F. y Bravo, S. (2020). Leaf traits variation in woody species from dry tropical forests under different land use management. Manuscrito no publicado.
- Della Rocca, G., Madrigal, J., Marchi, E., Michelozzi, M., Moya, B., y Danti, R. (2017). Relevance of terpenoids on flammability of Mediterranean species: An experimental approach at a low radiant heat flux. *IForest*, 10(5), 766–775. <https://doi.org/10.3832/ifor2327-010>
- Díaz-Guerra, L., Verdaguer, V., Gispert, M., Pardini, G., Font, J., González, J. A., ... Llorens, L. (2018). Effects of UV radiation and rainfall reduction on leaf and soil parameters related to C and N cycles of a Mediterranean shrubland before and after a controlled fire. *Plant and Soil*, 424(1–2), 503–524.
- Díaz, S., Gurvich, D. E., Pérez, N., y Cabido, M. (2002). ¿ Quién Necesita Tipos Funcionales de Plantas? ¿ Qué son Los Tipos Funcionales de Plantas? La clasificación funcional se basa en caracteres con significado ecológico. *Bol. Soc. Argent. Bot*, 37, 135–140.
- Díaz, S., Purvis, A., Cornelissen, J. H. C., Mace, G. M., Donoghue, M. J., Ewers, R. M., ... Pearse, W. D. (2013). Functional traits, the phylogeny of function, and ecosystem service vulnerability. *Ecology and Evolution*, 3(9), 2958–2975. <https://doi.org/10.1002/ece3.601>
- Domínguez, M. T., Marañón, T., Murillo, J. M., y Madejón, J. A. H. P. (2005). Especies Leñosas En Las Reforestaciones Del Corredor Verde Del Guadiamar. *Sociedad Española de Ciencias Forestales*, 179(2004), 173–179.

- Dudareva, N., Klempien, A., Muhlemann, J. K., y Kaplan, I. (2013). Biosynthesis, function and metabolic engineering of plant volatile organic compounds. *New Phytologist*, 198(1), 16–32. <https://doi.org/10.1111/nph.12145>
- Edwin-Wosu, N. L., Ibrahim, J. A., Blessing, H., y Ette, E. (2017). The ecological dynamics and trajectories of bioactive compounds in plants of the genus - *Anthocliesta* found in parts of Niger Delta Ecological Zone, Nigeria. *Global Journal of Pure and Applied Sciences*, 23(1), 5–19.
- Enright, N. J., Fontaine, J. B., Lamont, B. B., Miller, B. P., y Westcott, V. C. (2014). Resistance and resilience to changing climate and fire regime depend on plant functional traits. *Journal of Ecology*, 102(6), 1572–1581. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.12306>
- Esteban, R., Moran, J. F., Becerril, J. M., y García-Plazaola, J. I. (2015). Versatility of carotenoids: An integrated view on diversity, evolution, functional roles and environmental interactions. *Environmental and Experimental Botany*, 119, 63–75. <https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2015.04.009>
- Food and Agriculture Organization—FAO. (2015). Global Forest Resources Assessment 2015. In *Desk Reference*. <https://doi.org/10.1002/2014GB005021>
- Frischknecht, P. M., y Baumann, T. (1985). Stress induced formation of purine alkaloids in plant tissue culture of *Coffea arabica*. *Phytochem*, 24, 2255–2257.
- Galindo-Segura, L. A. (2018). *Variación intraespecífica de rasgos funcionales de Cedrela odorata sobre un gradiente climático en la Península de Nicoya, Costa Rica* (CENTRO AGRONÓMICO TROPICAL DE INVESTIGACIÓN Y ENSEÑANZA). Retrieved from <http://hdl.handle.net/11554/8762>
- Ganthaler, A., Stöggli, W., Kranner, I., y Mayr, S. (2017). Foliar Phenolic Compounds in Norway Spruce with Varying Susceptibility to *Chrysomyxa rhododendri*: Analyses of Seasonal and Infection-Induced Accumulation Patterns. *Frontiers in Plant Science*. <https://doi.org/https://doi.org/10.3389/fpls.2017.01173>
- García, E. M. (2015). *Efecto de metabolitos secundarios sobre la fermentación ruminal in vitro e in vivo. Obtención de productos cárnicos resistentes a la oxidación*. Universidad Nacional de Santiago del Estero.
- Giménez, A., Hernández, P., Figueroa, M., & Barrionuevo, I. (2011). Diversidad del estrato arbóreo en los bosques del Chaco Semiárido. *Quebracho (Santiago Del Estero)*.
- Goel, N., Harron, J., Hu, B., Miller, J., Mohamed, G., Noland, T., ... Zarco, P. (2004). Needle chlorophyll content estimation through modelling version using hyperspectral data from boreal conifer forest canopies. *Remote Sensing of Environment*, 89(2), 189–199.
- Gomes, L., Miranda, H. S., y Bustamante, M. M. da C. (2018). How can we advance the knowledge on the behavior and effects of fire in the Cerrado biome? *Forest Ecology and Management*, 417(December 2017), 281–290. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2018.02.032>

- Gómez-Aparicio, L., Zamora, R., Hódar, J. A., Castro, J., y Baraza, E. (2004). Applying plant facilitation to forest restoration: a meta-analysis of the use of shrubs as nurse plants. *Ecological Applications*, 14, 1128-1138.
- Gómez-González, S., González, M. E., Paula, S., Díaz-Hormazábal, I., Lara, A., y Delgado-Baquerizo, M. (2019). Temperature and agriculture are largely associated with fire activity in Central Chile across different temporal periods. *Forest Ecology and Management*, 433(August 2018), 535–543.  
<https://doi.org/10.1016/j.foreco.2018.11.041>
- Goodwin, T. W. (1976). Chemistry and biochemistry of plant pigments (2nd edition). In *Academic Press; London*, (Vol. 2). [https://doi.org/10.1016/0014-5793\(77\)80784-9](https://doi.org/10.1016/0014-5793(77)80784-9)
- Grau, R., Torres, R., Gasparri, N. I., Blendinger, P. G., Marinaro, S., y Macchi, L. (2015). Natural grasslands in the Chaco. A neglected ecosystem under threat by agriculture expansion and forest-oriented conservation policies. *Journal of Arid Environments*, 123, 40–46.
- Guedes, L. M., Aguilera, N., Becerra, J., Hernández, V., y Dos-Santos, R. M. (2016). Leaf and stem galls of *Schinus polygamus* (Cav.) Cabr (Anacardiaceae): Anatomical and chemical implications. *Biochemical Systematics and Ecology*, 69, 266–273.
- Hernández, F., Noguera-Artiaga, L., Burló, B., Wojdyło, A., Carbonell-Barrachina, A. A., y Legua, P. (2016). Physicochemical, nutritional, and volatile composition and sensory profile of Spanish jujube (*Ziziphus jujuba* Mill.) fruits. *J Sci Food Agric*, 96, 2682–2691.
- Hoffmann, W., y Moreira, A. (2002). The role of fire in population dynamics of woody plants. In P. Olivera y R. Marquis (Eds.), *The Cerrados of Brazil: Ecology and Natural History of a Neotropical Savanna* (pp. 159–177).  
<https://doi.org/10.1258/ijsa.2009.009019>
- Huang, L., Ning, Z., y Zhang, X. (2019). Impacts of caterpillar disturbance on forest net primary production estimation in China. *Ecological Indicators*, 10(6), 1144–1151.
- Huot, Y., Babin, M., Bruyant, F., Grob, C., Twardowski, M. S., y Claustre, H. (2007). Does chlorophyll a provide the best index of phytoplankton biomass for primary productivity studies? *Biogeosciences Discussions*, 4, 707–745.
- INTA. (2008). RBI: Rolado Selectivo de Baja Intensidad. In Carlos Kunst, R. Ledesma, y M. Navall (Eds.), *Ediciones INTA* (INTA). <https://doi.org/10.1192/bjp.112.483.211-a>
- Jaramillo-Salazar, M. ., Marín-Giraldo, Y., y Ocampo, D. M. (2018). Efectos en el nivel fotosintético en tres especies de plantas acuáticas sometidas a un tratamiento con agua residual de origen minero. *Boletín Científico Centro de Museos. Museo de Historia Natural*, 22(1), 43–57.
- Jaureguiberry, P. (2012). *Caracteres funcionales , flamabilidad y respuesta al fuego de especies vegetales dominantes en distintas situaciones de uso de la tierra en el centro-oeste de Argentina*. Universidad Nacional de Cordoba.

- Jaureguiberry, P., Bertone, G., y Díaz, S. (2011). Device for the standard measurement of shoot flammability in the field. *Austral Ecology*, 36(7), 821–829. <https://doi.org/10.1111/j.1442-9993.2010.02222.x>
- Jaureguiberry, P., y Díaz, S. (2015). Post-burning regeneration of the Chaco seasonally dry forest: germination response of dominant species to experimental heat shock. *Oecologia*, 177(3), 689–699. <https://doi.org/10.1007/s00442-014-3161-x>
- Jordano, P., Zamora, R., Marañón, T., y Arroyo, J. (2002). Claves ecológicas para la restauración del bosque mediterráneo. Aspectos demográficos, ecofisiológicos y genéticos. *Ecosistemas*, XI(1).
- Juárez-Orozco, S. M., Siebe, C., y Fernández y Fernández, D. (2017). Causes and Effects of Forest Fires in Tropical Rainforests: A Bibliometric Approach. *Tropical Conservation Science*, 10. <https://doi.org/10.1177/1940082917737207>
- Karjalainen, E., Sarjala, T., y Raitio, H. (2009). Promoting human health through forests: overview and major challenges. *Environmental Health and Preventive Medicine*, 15(1), 1–8.
- Keeley, J.E. (2009). Fire intensity, fire severity and burn severity: a brief review and suggested usage. *International Journal of Wildland Fire*, 18(1), 116–126.
- Keeley, J. E., Pausas, J. G., Rundel, P. W., Bond, W. J., y Bradstock, R. A. (2011). Fire as an evolutionary pressure shaping plant traits. *Trends in Plant Science*, 16(8), 406–411. <https://doi.org/10.1016/j.tplants.2011.04.002>
- Kenzo, T., Inoue, Y., Yoshimura, M., Yamashita, M., Tanaka-Oda, A., y Ichie, T. (2015). Height-related changes in leaf photosynthetic traits in diverse Bornean tropical rain forest trees. *Oecologia*, 177(1), 191–202. <https://doi.org/10.1007/s00442-014-3126-0>
- Kumar, U., Singh, P., y Boote, K. J. (2012). Effect of Climate Change Factors on Processes of Crop Growth and Development and Yield of Groundnut (*Arachis hypogaea* L.). In *Advances in Agronomy* (1st ed., Vol. 116). <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-394277-7.00002-6>
- Kunst, C., y Bravo, S. (2003). Ecología y régimen de fuego en la región chaqueña argentina. In *Fuego en los Ecosistemas Argentinos* (Ediciones, pp. 109–118). Santiago del Estero, Argentina.
- Kunst, C., Bravo, S., Navall, M., Anriquez, A., Coria, D., Silberman, J., ... Albanesi, A. (2014). Ecology and Management of the Dry Forests and Savannas of the western Chaco region. In *Dry Forests: Ecology, Species Diversity and Sustainable Management* (Nova Scien, pp. 291–296). United States of America.
- Kunst, C., Ledesma, R., Bravo, S., Defosse, G., Godoy, J., y Navarrete, V. (2012). Comportamiento del fuego en un pastizal del sitio ecológico ' media loma ', región chaqueña occidental ( Argentina ). *Revista de Investigaciones Agropecuarias*, 38(1), 70–77.

- L., L., Caquet, T., Amiard, J. C., y Ramade, F. (1997). *Biomarqueurs en écotoxicologie — aspects fondamentaux* (Masson Edi).
- Landi, M. A., di Bella, C., Ojeda, S., Salvatierra, P., Argañaraz, J., y Bellis, L. M. (2017). Selecting control sites for post-fire ecological studies using biological criteria and modis time series data. *Fire Ecology*, *13*(2).  
<https://doi.org/10.4996/fireecology.130274623>
- Lavorel, S., y Garnier, E. (2002). Predicting changes in community composition and ecosystem functioning from plant traits: Revisiting the Holy Grail. *Functional Ecology*, *16*(5), 545–556. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2435.2002.00664.x>
- Ledesma, R., Kunst, C., Bravo, S., Leiva, M., Lorea, L., Godoy, J., y Navarrete, V. (2018). Developing a prescription for brush control in the Chaco region, effects of combined treatments on the canopy of three native shrub species. *Arid Land Research and Management*, *32*(3), 351–366. <https://doi.org/10.1080/15324982.2018.1430072>
- Li, Y., Yang, D., Xiang, S., & Li, G. (2013). Different responses in leaf pigments and leaf mass per area to altitude between evergreen and deciduous woody species. *Australian Journal of Botany*, *61*(6), 424–435. <https://doi.org/10.1071/BT13022>
- Lin, H. Y., I.C., C., y Chang, S. T. (2018). A review of antioxidant and pharmacological properties of phenolic compounds in *Acacia confusa*. *Journal of Traditional and Complementary Medicine*, *8*(4), 443–450.
- Liodakis, S., Vorisis, D., y Agiovlasis, I. P. (2006). Testing the retardancy effect of various inorganic chemicals on smoldering combustion of *Pinus halepensis* needles. *Thermochimica Acta*. <https://doi.org/10.1016/j.tca.2006.03.010>
- M. Asif. (2015). Chemistry and antioxidant activity of plants containing some phenolic compounds. *Chemistry International*, *1*(1), 35–52. Retrieved from <http://bosaljournals.com/chemint/>
- Manrique Reol, E. (2003). Año XII, N°1 / 2003 Enero-Abril. *Ecosistemas*, *XII*(Los pigmentos fotosintéticos, algo más que la captación de luz para la fotosíntesis), 11. Retrieved from <http://www.aeet.org/ecosistemas/031/informe4.htm>
- Martin, R. (1994). Assessing the flammability of domestic and wildland vegetation. *12th Conference on Fire and Forest Meteorology, At Jekyll Island, GA, USA, Volume: Pages 26-28*, (November), 26–28. <https://doi.org/10.13140/RG.2.1.3999.3680>
- Martins, S., Mussatto, S. I., Martínez-Avila, G., Montañez-Saenz, J., Aguilar, C. N., y Teixeira, J. A. (2011). Bioactive phenolic compounds: Production and extraction by solid-state fermentation. A review. *Biotechnology Advances*, *29*(3), 365–373.  
<https://doi.org/10.1016/j.biotechadv.2011.01.008>
- Montenegro, G., Ginocchio, R., Segura, A., Keely, J. E., y Gómez, M. (2004). Fire regimes and vegetation responses in two Mediterranean-climate regions Regímenes de incendios y respuestas de la vegetación en dos regiones de clima Mediterráneo. *Ecological*

Research. <https://doi.org/10.4067/S0716-078X2004000300005>

- Montorio, R., Perez-Cabello, F., García-Martin, A., Vlassova, L., y De la Riva, J. (2007). La severidad del fuego: Revisión de conceptos, métodos y efectos ambientales. *Geocología, Cambio Ambiental y Paisaje*, 427–440.
- Morgan Varner, J., Putz, F. E., O'Brien, J. J., Kevin Hiers, J., Mitchell, R. J., y Gordon, D. R. (2009). Post-fire tree stress and growth following smoldering duff fires. *Forest Ecology and Management*. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2009.08.028>
- Muhaidat, R., Al-Qudah, M. A., Al-Shayeb, A., Jacob, J. H., Al-Jaber, H. I., Hussein, E., ... Abu Orabi, S. T. (2013). Chemical profile and antibacterial activity of crude fractions and essential oils of *Capparis ovata* Desf. and *Capparis spinosa* L. (Capparaceae). *International Journal of Integrative Biology*, 14(1), 39–47.
- Neri-Pérez, A. C., y Rodríguez-Trejo, D. A. (2009). INFLAMABILIDAD DE COMBUSTIBLES FORESTALES EN LAS SELVAS DE CALAKMUL, CAMPECHE. *Universidad y Ciencia*, 25(2), 121–132.
- Nisar, N., Li, L., Lu, N., Khin, N. C., y Pogson, B. (2015). Carotenoid Metabolism in Plants. *Molecular Plant*, 1, 68–82.
- Okamura, Y., Sawada, Y., Hirai, M. Y., y Murakami, M. (2016). Effects of different secondary metabolite profiles in plant defense syndromes on specialist and generalist herbivores. *Entomological Science*, 19(2), 97–103. <https://doi.org/10.1111/ens.12172>
- Ormeño, E., Céspedes, B., Sánchez, I. A., Velasco-García, A., Moreno, J. M., Fernandez, C., y Baldy, V. (2009). The relationship between terpenes and flammability of leaf litter. *Forest Ecology and Management*, 257(2), 471–482. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2008.09.019>
- Page, W. F., Jenkins, M. J., y Runyon, J. B. (2012). Mountain pine beetle attack alters the chemistry and flammability of lodgepole pine foliage. *Canadian Journal of Forest Research*, 42, 1631–1647.
- Palacio, M., y Roger, E. (2016). *Árboles autóctonos de Santiago del Estero* (EDUNSE). Santiago del Estero, Argentina.
- Parilaman, R., Mahendranath, G., Giridhar, P., y Ravishankar, G. A. (2011). Abiotic elicitor mediated augmentation of annatto pigment production in standing crop of *Bixa orellana* L. *Indian Journal of Fundamental and Applied Life Sciences*, 1(4), 229–236.
- Parks, S. A., Miller, C., Abatzoglou, J. T., Holsinger, L. M., Parisien, M. A., y Dobrowski, S. Z. (2016). How will climate change affect wildland fire severity in the western US? *Environmental Research Letters*, 11(3). <https://doi.org/10.1088/1748-9326/11/3/035002>
- Pausas, J. G., Alessio, G. A., Moreira, B., y Segarra-Moragues, J. G. (2016). Secondary compounds enhance flammability in a Mediterranean plant. *Oecologia*, 180(1), 103–

110. <https://doi.org/10.1007/s00442-015-3454-8>
- Pausas, Juli G., Bradstock, R. A., Keith, D. A., Keeley, J. E., Hoffman, W., Kenny, B., ... Trabaud, L. (2004). Plant functional traits in relation to fire in crown-fire ecosystems. *Ecology*. <https://doi.org/10.1890/02-4094>
- Pausas, Juli G., y Moreira, B. (2012). Flammability as a biological concept. *New Phytologist*, 194(3), 610–613. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2012.04132.x>
- Peralta-Sánchez, M., Trejo-Téllez, L. ., Gómez-Merino, F., Rodríguez-Mendoza, M., Serrato-Cruz, M., y García-Albarado, J. (2014). Secondary metabolites and chlorophyll in cempasúchil in response to salinity stress. *Revista Mexicana de Ciencias Agrícolas*, 9, 1589–1599.
- Pérez-Harguindeguy, N., Diaz, S., Garnier, E., Lavorel, S., Poorter, H., Jaureguiberry, P., ... Cornelissen, J. H. C. (2013). New Handbook for standardized measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany*, 61(34), 167–234. <https://doi.org/http://dx.doi.org/10.1071/BT12225>
- Pérez-Harguindeguy, Natalia, Díaz, S., Vendramini, F., Cornelissen, J. H. C., Gurvich, D. E., y Cabido, M. (2003). Leaf traits and herbivore selection in the field and in cafeteria experiments. *Austral Ecology*, 28(6), 642–650. <https://doi.org/10.1046/j.1442-9993.2003.01321.x>
- Rezzi, S., Bighelli, A., Castola, V., y Casanova, J. (2005). Composition and chemical variability of the oleoresin of *Pinus nigra* ssp. *laricio* from Corsica. *Industrial Crops and Products*, 21(1), 71–79. <https://doi.org/10.1016/j.indcrop.2003.12.008>
- Rodríguez Calcerrada, J. (2007). *Influencia de la luz y la sequía estival en la respuesta funcional de brinzales de Quercus petraea (Matt.) Liebl. Y Quercus pyrenaica Willd.: Implicaciones para la regeneración*. Universidad Politécnica de Madrid.
- Rodriguez, S. A., Paliza, M. L., y Nazareno, M. A. (2017). Influence of Adsorbent Nature on the Dynamic Headspace Study of Insect Semiochemicals. *Australian Journal of Chemistry*, 70(8), 902–907. <https://doi.org/10.1071/CH17064>
- Rodriguez, S., Paliza, M. L., y Nazareno, M. A. (2015). Espacio de cabeza dinámico: Influencia de los adsorbentes en el estudio de semioquímicos. *XX Simposio Nacional de Química Orgánica*.
- Saitoh, T., Nagai, S., Saigusa, N., Kobayashi, H., Suzuki, R., Nasahara, K. N., y Muraoka, H. (2012). Assessing the use of camera-based indices for characterizing canopy phenology in relation to gross primary production in a deciduous broad-leaved and an evergreen coniferous forest in Japan. *Ecological Informatics*, 11, 45–54.
- Salgado Negret, B. (2015). La Ecología Funcional como aproximación al estudio, manejo y conservación de la biodiversidad: protocolos y aplicaciones. In *La ecología funcional como aproximación al estudio, manejo y conservación de la biodiversidad: protocolos y aplicaciones*. <https://doi.org/10.7818/ECOS.2015.24-3.10>

- Santacruz-García, A. C., Bravo, S., del Corro, F., y Ojeda, F. (2019). A comparative assessment of plant flammability through a functional approach: the case of woody species from Argentine Chaco Region. *Austral Ecology*, *En prensa*.
- Scarff, F. R., y Westoby, M. (2008). The influence of tissue phosphate on plant flammability: A kinetic study. *Degradation and Stability*, *93*, 1930–1934.
- Schofield, P., Mbugua, D. M., y Pell, A. N. (2001). Analysis of condensed tannins: A review. *Animal Feed Science and Technology*, *91*, 21–40. [https://doi.org/10.1016/S0377-8401\(01\)00228-0](https://doi.org/10.1016/S0377-8401(01)00228-0)
- Schutz, A. E. N., Bond, W. J., & Cramer, M. D. (2011). Defoliation depletes the carbohydrate reserves of resprouting Acacia saplings in an African savanna. *Plant Ecology*, *212*(12), 2047–2055. <https://doi.org/10.1007/s11258-010-9883-x>
- Soler, M., y Úbeda, X. (2018). Evaluation of fire severity via analysis of photosynthetic pigments: Oak, eucalyptus and cork oak leaves in a Mediterranean forest. *Journal of Environmental Management*, *206*, 65–68. <https://doi.org/10.1016/j.jenvman.2017.10.011>
- Soto, A., Moreira, M., y Pallini, A. (2011). Análisis de la composición química de la cutícula de *Tetranychus evansi* Backer y Pritchard y de *Tetranychus urticae* Koch (Acari: Tetranychidae). *Boletín Científico. Centro de Museos. Museo de Historia Natural*, *15*(2), 171–190.
- Stylinski, C., Gamon, J., y Oechel, W. (2002). Seasonal patterns of reflectance indices, carotenoid pigments and photosynthesis of evergreen chaparral species. *Oecologia*, *131*(3), 336–374.
- Takashima, T., Hikosaka, K., y Hirose, T. (2004). Photosynthesis or persistence: Nitrogen allocation in leaves of evergreen and deciduous *Quercus* species. *Plant, Cell and Environment*, *27*(8), 1047–1054. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3040.2004.01209.x>
- Talamo, A., y Caziani, S. M. (2003). Variation in woody vegetation among sites with different disturbance histories in the Argentine Chaco. *Forest Ecology and Management*, *184* (1-3), 79–92.
- Tomlinson, K. W., Poorter, L., Sterck, F. J., Borghetti, F., Ward, D., de Bie, S., & van Langevelde, F. (2013). Leaf adaptations of evergreen and deciduous trees of semi-arid and humid savannas on three continents. *Journal of Ecology*, *101*(2), 430–440. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.12056>
- Tomlinson, K. W., van Langevelde, F., Ward, D., Prins, H. H. T., de Bie, S., Vosman, B., ... Sterck, F. J. (2016). Defence against vertebrate herbivores trades off into architectural and low nutrient strategies amongst savanna Fabaceae species. *Oikos*, *125*(1), 126–136. <https://doi.org/10.1111/oik.02325>
- Torella, S. A., y Adámoli, J. (2005). Situación ambiental de la ecoregión del Chaco Seco. In A. D. Brown, U. Martinez Ortiz, M. Acerbi, y J. Corchera (Eds.), *Situación Ambiental*

*Argentina 2005* (Argentina; pp. 75–82). Argentina.

- Tumino, B., Duff, T. J., Goodger, J. Q. D., y Cawson, J. G. (2019). Plant traits linked to field-scale flammability metrics in prescribed burns in Eucalyptus forest. *PLOS ONE*, 1–18. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0221403>
- Vaddadi, S., y Parvatam, G. (2015). Impacts of biotic and abiotic stress on major quality attributing metabolites of coffee beans. *Journal of Environmental Biology*, 36, 377–382.
- Valares, C. (2011). *Variación del metabolismo secundario en plantas debida al genotipo y al ambiente*. Universidad de Extremadura.
- van Bellen, S., Garneau, M., y Bergeron, Y. (2010). Impact of climate change on forest fire severity and consequences for carbon stocks in boreal forest stands of Quebec, Canada: A synthesis. *Fire Ecology*, 6(3), 16–44. <https://doi.org/10.4996/fireecology.0603016>
- Voitsekhevskaja, O. ., y Tyutereva, E. V. (2015). Chlorophyll b in angiosperms: Functions in photosynthesis, signaling and ontogenetic regulation. *Journal of Plant Physiology*, 189, 51–64.
- Walters, R. G. (2005). Towards an understanding of photosynthetic acclimation. *Journal of Experimental Botany*, 56, 435–447.
- White, R. H., y Zipperer, W. C. (2010). Testing and classification of individual plants for fire behaviour: Plant selection for the wildlandurban interface. *International Journal of Wildland Fire*, 19(2), 213–227. <https://doi.org/10.1071/WF07128>
- Wright, I. J., Reich, P. B., Westoby, M., Ackerly, D. D., Baruch, Z., Bongers, F., ... Villar, R. (2004). The worldwide leaf economics spectrum. *Nature*, 428(6985), 821–827. <https://doi.org/10.1038/nature02403>
- Wyse, S. V., Perry, G. L. W., O'Connell, D. M., Holland, P. S., Wright, M. J., Hosted, C. L., ... Curran, T. J. (2016). A quantitative assessment of shoot flammability for 60 tree and shrub species supports rankings based on expert opinion. *International Journal of Wildland Fire*, 25(4), 466–477. <https://doi.org/10.1071/WF15047>
- Xu, M., Zhu, Y., Dong, J., Jin, H., Sun, L., Wang, Z., ... Lu, D. (2012). Ozone induces flavonol production of Ginkgo biloba cells dependently on nitrate reductase-mediated nitric oxide signaling. *Environmental and Experimental Botany*, 75, 114–119. <https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2011.09.005>
- Yebra, M., Dennison, P. E., Chuvieco, E., Riaño, D., Zylstra, P., Hunt, E. R., ... Jurdao, S. (2013). A global review of remote sensing of live fuel moisture content for fire danger assessment: Moving towards operational products. *Remote Sensing of Environment*, 136, 455–468. <https://doi.org/10.1016/j.rse.2013.05.029>
- Zhao, F.-J., Shu, L.-F., y Wang, Q.-H. (2012). Terpenoid emissions from heated needles of Pinus sylvestris and their potential influences on forest fires. *Acta Ecologica Sinica*.

<https://doi.org/10.1016/j.chnaes.2011.06.002>

Zwenger Chhandak Basu, S., Zwenger, S., y Basu, C. (2008). School of Biological Sciences Faculty Publications. 4. *Biotechnology and Molecular Biology Reviews*, 3(1), 1–007.

Retrieved from

<http://digscholarship.unco.edu/biofacpub><http://digscholarship.unco.edu/biofacpub/4>

<http://www.academicjournals.org/BMBR>