

TESIS DOCTORAL DE LA FACULTAD DE  
CIENCIAS AGRARIAS Y FORESTALES

**Efecto del Fuego en el Banco de Semillas de Especies  
Leñosas Nativas del Chaco Occidental de Argentina**

Por

Lic. Amalia Valeria Ibañez Moro

Dra. Sandra Bravo

INSIMA-FCF-UNSE (Directora)

PhD Fabian Borghetti

UNB - Brasília, Brasil (Co-director)

Dr. Juan Manuel Cellini

UNLP (Asesor)



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

Este trabajo de Tesis Doctoral se realizó con una beca doctoral 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, bajo la dirección de beca y tesis de la Dra. Sandra Bravo (Facultad de Ciencias Forestales, Universidad Nacional de Santiago del Estero) y la co-dirección de PhD. Fabian Borghetti (UNB - Brasilia, Brasil). 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). Durante el periodo comprendido entre 2015-2019.

A mi familia, amigas y amigos,  
tesoros invaluable.

**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*

**Ibañez Moro, A.V;** Bravo, S.J.; Abdala, N.R.; Borghetti, F., Chaib, A.M. y Galetto, L. (2021). Heat shock effects on germination and seed survival of five woody species from the Chaco region. *Flora*, 275, 151751. <https://doi.org/10.1016/j.flora.2020.151751>.

### *Aceptados*

Bravo, S.J.; Abdala, N.R.; **Ibañez Moro, A.V.** Soil seed banks of dry tropical forests under different land management. *Forest*, (aceptado)

## **PUBLICACIONES EN CAPÍTULOS DE LIBROS**

Bravo, S., Abdala, R., Del Corro, F. I., **Ibañez Moro, A. V.**, Santacruz García, A. C., Loto, D. E., y Ojeda Brozovich, F. A. (2018). *Regeneración en especies de leñosas nativas del Chaco de Argentina y su respuesta a disturbios*. En: Los Bosques y el futuro Consolidando un vínculo permanente en educación forestal. Editoras: Dra. Ana María Giménez y la Dra. Graciela Inés Bolzón de Muñiz, - 1a ed - Santiago del Estero UNSE. Facultad de Ciencias Forestales, pp: 127-150.

Bravo, S.J, N.R. Abdala, D. Loto, A.C. Santacruz García, **A.V. Ibañez Moro**, F. Del Corro. (2022). *La vegetación chaqueña y su relación con disturbios, desde una perspectiva funcional. Respuesta de Bosques Chaqueños a disturbios*. En: La investigación científica en la universidad y su aporte a la sociedad, compilado por CICYT-UNSE. Santiago del Estero EDUNSE, 2022.

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

Abdala, N.R.; **Ibañez Moro, A.V.**; Bravo, S.J. *Ensayos de viabilidad en especies de leñosas nativas del Chaco*. 1er Congreso Argentino de Semillas “Germinando nuevas ideas”. Organizado por La Asociación de Laboratorios Agropecuarios Privados (ALAP) y la Facultad de Ciencias Agropecuarias de la Universidad Nacional de Córdoba. Modalidad: Virtual; en el marco de la pandemia por el Covid-19. 3 y 4 de noviembre de 2020

Bravo, S.J.; Del Corro, F.; Santacruz García, A.C.; Loto, D.; **Ibañez Moro, A.V.** *Ecología de Fuego en Ecosistemas Semiáridos del Centro de Argentina*. XXXVII Jornadas Argentinas de Botánica. Acta de la Sociedad Argentina de Botánica. Boletín 54 (supl.) p. 45, 2019

Bravo, S.J., Abdala, N.R., **Ibañez Moro, A.V.** *Regeneration strategies in native woody species from disturbed South American dry tropical forests: the aerial bud bank and soil seed bank*. Plant Biology and Technology Congress. Singapore. 2019.

Coronel, C.; Abdala, N.R.; **Ibañez Moro, A.V.** *Morfometría de frutos y semillas de tres especies arbustivas del Chaco semiárido*. XXVIII Reunión Argentina de Ecología. Acta de resúmenes. pp. 463, 2018.

**Ibañez Moro, A.V.**, Bravo, S., Abdala, N.R., Rojas, J.P., Coronel C., Ojeda, F., Galetto, L. *Caracterización del banco de semillas de Schinopsis lorentzii en bosques del Chaco semiárido con diferente historia de uso*. XXXVI Jornadas Argentinas de Botánica - XXVIII Reunión Anual Sociedad Botánica de Chile - Ecología y Conservación del Mendoza. Acta de la Sociedad Argentina de Botánica. Boletín 52 (suplemento) pp.128, 2017

**Ibañez Moro, A.V.**, Ojeda, F., Bravo, S., Galetto, L. 2016 *Comparación del Banco de Semillas de Especies Leñosas Nativas del Chaco en Bosques con diferentes historias de disturbios*. VI Reunión Binacional de Ecología, Pto. Iguazú, Misiones (Argentina) septiembre 2016

**Ibañez Moro, A.V.**, Abdala, N.R.; Ojeda F.; Bravo, S. 2015 *Metodologías para el estudio del Banco de Semillas de especies leñosas del Chaco*. XXXV Jornadas Argentinas de Botánica, Acta de la Sociedad Argentina de Botánica. Boletín 50, 2015 (supl.) pp.119



---

**Efecto del Fuego en el Banco de Semillas  
de Especies Leñosas Nativas del Chaco  
Occidental de Argentina**

---



## ÍNDICE

---

<b>RESUMEN</b>	19
<b>ABSTRACT</b>	23

---

<b>CAPÍTULO 1</b>	
-------------------	--

---

<b>1.1 INTRODUCCIÓN GENERAL</b>	28
1.1.1 Efecto del fuego en sistemas forestales del mundo	28
1.1.2 Efecto del fuego en bosques del Chaco Occidental de Argentina	30
1.1.3 El fuego y la regeneración de especies leñosas	32
1.1.4 Banco de semillas: Importancia ecológica	33
1.1.5 Banco de semillas y rasgos funcionales	35
1.1.6 Biodiversidad de los bosques del Chaco semiárido	37
<b>1.2 OBJETIVO GENERAL</b>	37
1.2.1 Objetivos específicos	38
<b>1.4 ESTRUCTURA GENERAL DE LA TESIS</b>	38
<b>1.5 MATERIALES Y MÉTODOS</b>	39
1.5.1 Área de estudio	39
1.5.2 Sitios de muestreo	40
1.5.3 Selección de especies	42

---

<b>CAPÍTULO 2</b>	
-------------------	--

---

<b>CARACTERIZACIÓN DEL BANCO DE SEMILLAS DE SEIS ESPECIES LEÑOSAS DEL CHACO OCCIDENTAL DE ARGENTINA CON DIFERENTES HISTORIAS DE USO</b>	
<b>2.1 INTRODUCCIÓN</b>	45
<b>2.2 OBJETIVO GENERAL</b>	49
2.2.1 Objetivos específicos	50
<b>2.3 HIPÓTESIS y PREDICCIONES</b>	50
<b>2.4 MATERIALES Y MÉTODOS</b>	50
2.4.1 Selección del sitio de muestreo y especies	50
2.4.2 Rasgos funcionales de las semillas	54

2.4.3 Recopilación de datos para evaluación del tamaño del Banco de Semillas del suelo	60
2.4.4 Recolección de muestras de suelo	61
Paso 1: método indirecto (MI)	64
Paso 2: método directo (MD)	65
<b>2.5 ANÁLISIS DE DATOS</b>	66
<b>2.6 RESULTADOS</b>	67
2.6.1. Rasgos funcionales de las semillas	67
2.6.2. Caracterización de los bancos de semillas de seis especies de leñosas del bosque del chaco semiárido	69
2.6.3. BSS de las fracciones suelo y hojarasca	72
<b>2.7 DISCUSIÓN</b>	73
<b>2.8 CONCLUSIÓN</b>	79

---

### **CAPÍTULO 3**

---

#### **EFFECTOS DE SHOCK TÉRMICO EN LA GERMINACIÓN Y SUPERVIVENCIA EN SEMILLAS DE CINCO ESPECIES LEÑOSAS DE LA REGIÓN DEL CHACO**

<b>3.1 INTRODUCCIÓN</b>	83
<b>3.2 OBJETIVO GENERAL</b>	86
3.2.1 Objetivos específicos	86
<b>3.3 HIPÓTESIS Y PREDICCIONES</b>	86
<b>3.4 MATERIALES Y MÉTODOS</b>	87
3.4.1 Área de estudio	87
3.4.2 Selección de especies y recolección de semillas	88
3.4.3 Análisis de viabilidad de semillas	89
3.4.4 Dormición y tratamientos de shock térmico	89
<b>3.5 ANÁLISIS DE DATOS</b>	92
<b>3.6 RESULTADOS</b>	92
3.6.1 Viabilidad inicial y nivel de dormición de los lotes de semillas	92
3.6.2 Efectos del shock térmico sobre la viabilidad y la germinación de	



las semillas	95
3.6.3 Efectos del shock térmico sobre la dormición de semillas	96
3.6.4 Análisis de supervivencia	97
<b>3.7 DISCUSIÓN</b>	98
3.7.1 Funciones de supervivencia	101
3.7.2 Consideraciones sobre el manejo del fuego y la conservación	102
<b>3.8 CONCLUSIONES</b>	104

---

## **CAPÍTULO 4**

---

### **EVALUACIÓN DEL RECLUTAMIENTO A CAMPO DE SEIS ESPECIES LEÑOSAS NATIVAS EN BOSQUES DEL CHACO SEMIÁRIDO LUEGO DE QUEMAS EXPERIMENTALES**

<b>4.1 INTRODUCCIÓN</b>	108
<b>4.2 OBJETIVOS GENERAL</b>	113
4.2.1 Objetivos específicos	113
<b>4.3 HIPÓTESIS Y PREDICCIONES</b>	114
<b>4.4 MATERIALES Y MÉTODOS</b>	115
4.4.1 Sitios de muestreo	115
4.4.2 Selección de especies y colección de semillas	116
4.4.3 Contenido de Humedad y Viabilidad de semillas	117
4.4.4 Características de las quemas experimentales	118
4.4.5 Reclutamiento a campo	124
<b>4.5 ANÁLISIS DE DATOS</b>	125
<b>4.6 RESULTADOS</b>	127
4.6.1 Contenido de humedad y viabilidad	127
4.6.2 Quemias experimentales	127
4.6.3 Reclutamiento a campo	133
<b>4.7 DISCUSIÓN</b>	137
<b>4.8 CONCLUSIONES</b>	148

---

## **CAPÍTULO 5**

---

<b>5.1 CONCLUSIONES GENERALES</b>	151
<b>5.2 LÍNEAS DE INVESTIGACIÓN FUTURAS</b>	155
<hr/>	
<b>BIBLIOGRAFÍA</b>	157
<hr/>	

---

## Índice de Tablas

---

### CAPÍTULO 1

---

**Tabla 1.1.** Especie, familia botánica, estrato del bosque que representan y unidades de dispersión de las especies nativas del Chaco semiárido de Argentina, seleccionadas para la presente tesis 43

---

### CAPÍTULO 2

---

**Tabla 2.1.** Características de seis especies de leñosas nativas del Chaco Occidental, seleccionadas para este estudio 53

**Tabla 2.2.** Tabla resumen de mediciones morfométricas de seis especies leñosas nativas y su comparación para cada uno de los rasgos morfológicos cuantitativos. Letras distintas indican diferencias significativas entre especies (test de Tukey a posteriori;  $\alpha = 0,05$ ). Promedio del Índice de forma (varianza de las tres dimensiones de largo, ancho y espesor de la semilla) y tamaño (masa de la semilla) (N=50). Los valores referidos al índice de forma son adimensionales; el tamaño (masa) se expresa en mg. 68

**Tabla 2.3.** Resultados del Modelo lineal general generalizado y mixto (MLGM) con distribución binomial negativa de la variación interespecífica del tamaño del banco de semillas (BSS) (número de semillas.m<sup>-2</sup>) de seis especies de leñosas nativas del Chaco (promedio + EE). Distintas letras indican diferencias de medias (test DGC  $\alpha=0,05$ ). Se indican los valores del estadístico de Fisher (F). 70

**Tabla 2.4.** Resultados del modelo lineal generalizado con distribución binomial negativa. Modelo: Variable dependiente (tamaño del banco de semillas del suelo= número de semillas viables.m<sup>-2</sup>) efectos fijos (años 1 y 2 + sitios BC y BFR) y sus interacciones. Ref.: BSS= Banco de semillas del suelo; BC= bosque conservado, BFR= bosque sometido a fuego y rolado. Distintas letras indican diferencias de medias (test DGC  $\alpha=0,05$ ). Las letras mayúsculas indican diferencias entre sitios y las letras minúsculas indican diferencias entre años. Se indican los valores del estadístico de Fisher (F) y de la probabilidad de error (p) correspondiente. 71

**Tabla 2.5:** Resumen del modelo lineal generalizado con distribución binomial negativa. Modelo: Variable dependiente (tamaño del banco de semillas del suelo= número de semillas viables.m<sup>-2</sup>) efectos fijos (años 1 y 2 + sitios BC y BFR) y sus interacciones. 72

---

### CAPÍTULO 3

---

**Tabla 3.1.** Características generales de las cinco especies leñosas del Chaco seleccionadas para este estudio: familia, hábito de crecimiento, tipo de fruto y características de dispersión y periodo de almacenamiento, previo a los ensayos, para las cinco especies en estudio 88

**Tabla 3.2.** Dormición de la semilla de las especies seleccionadas en el presente estudio basada en la literatura citada. Método de escarificación utilizado para el control escarificado y para superar la ruptura de la dormición de semillas tratadas por shock térmico después de 35 días de incubación en la cámara de germinación. Nuestros resultados en la dormición de semillas 91

**Tabla 3.3.** Porcentaje de Viabilidad y germinación (promedio  $\pm$  SD) de semillas de cinco especies leñosas nativas de la Región del Chaco Argentino. Viabilidad inicial; G1: Efecto del shock térmico (80°, 110° y 140°C); G2: Porcentaje de germinación después de escarificado a los 35 días de la siembra y VF: Viabilidad Final, porcentaje de semillas viables después de tratadas con TZ al final del experimento. El tratamiento de shock térmico de 170°C no se consideró en la Tabla porque a esa temperatura la germinación y la viabilidad final fueron nulas 94

**Tabla 3.4.** Resumen del Análisis de Modelos Generales y Lineales para los efectos del tratamiento térmico sobre el porcentaje de germinación de cinco especies leñosas del Chaco. Se indican los valores del estadístico de Fisher (F) y de la probabilidad de error (p) correspondiente. 96

---

## CAPÍTULO 4

---

**Tabla 4.1.** Contenido de humedad promedio (CH; media  $\pm$  DE) y viabilidad (media  $\pm$  DE) en semillas de seis especies leñosas nativas del Chaco semiárido de Argentina, correspondientes a dos años de cosecha. 127

**Tabla 4.2.** Características meteorológicas y longitud de llama registradas durante las quemadas experimentales realizadas en la temporada de fuego de los años 2016, 2017 y 2019, región del Chaco Semiárido de Argentina 128

**Tabla 4.3.** Porcentaje de germinación ( $\pm$  desviación estándar) de semillas expuestas a los tratamientos de campo + escarificación mecánica (etapa G2) y germinación en laboratorio. Análisis con prueba de Kruskal-Wallis ( $\alpha=0,05$ ). 133

**Tabla 4.4.** Abundancia relativa de renovales de especies leñosas del bosque del Chaco semiárido con diferente régimen de disturbios: a) bosque conservado (BC) y bosque con fuego y rolado (BFR). 134

**Tabla 4.5.** Caracterización del dosel arbóreo en bosques del Chaco Semiárido, considerados como condición de referencia o bosque conservado (BC) y bosque disturbado por fuegos accidentales, rolados y quemas experimentales (BFR) Valores promedios  $\pm$  error estándar del Área basal ( $m^2/ha^{-1}$ ). Se indican los valores del estadístico de Fisher (F) y de la probabilidad de error (p) correspondiente. 135

**Tabla 4.6.** Valores estructurales de renovales de las especies evaluadas en la presente tesis en bosques del Chaco semiárido bajo diferentes tratamientos. BC: bosque conservado; BFR bosque fuego y rolado; AT: altura de renovales (cm); DAB diámetro basal promedio de renovales (mm); DEN R: densidad de renovales por hectárea (individuos/ha). Valores promedio  $\pm$  error estándar. 136

---

## Índice de figuras

---

### CAPÍTULO 1

---

**Figura 1.1.** Figura 1.1: Distritos de la Región Chaqueña, Argentina. (tomado de Arana et al., 2021) 31

**Figura 1.2.** Diseño metodológico general para la tesis 39

**Figura 1.3.** Localización del área de estudio **(A)** Bosque Chaqueño, República Argentina. **(B)** Ubicación de la Provincia de Santiago del Estero en el Bosque Chaqueño **(B)** Localización del sitio de muestreo en la Estación Experimental Francisco Cantos perteneciente al Instituto Nacional de Tecnología Agropecuaria (INTA). 41

---

### CAPÍTULO 2

---

**Figura 2.1.** Modelo conceptual del destino de las semillas en y sobre el suelo (área gris) (tomado de Bochet, 2015) Los rectángulos representan el estado de la semilla (en estado de dormición, germinación, mortalidad), las flechas punteadas indican transiciones entre los estados de la semilla antes nombrados y los procesos se escriben en cursiva. El término "semilla" utilizado en todo el modelo y en el texto representa la diáspora o unidad de dispersión (semilla con estructuras de dispersión circundantes) (Tomado de Bochet, 2015). 47

**Figura 2.2.** Sitios de muestreo dentro del área de estudio seleccionada, para la caracterización del banco de semillas de seis especies leñosas representativas del Chaco semiárido. Campo Experimental Francisco Cantos (INTA), Provincia de Santiago del Estero A) Bosque conservado (BC), representando situación de referencia, y B) Bosque con fuego y rolado (BFR) 52

**Figura 2.3.** Perfil fotográfico (a) y perfil gráfico (Urdampilleta, 2020) (b) de los diferentes estratos de un bosque del chaco semiárido con sus especies vegetales más representativas 54

**Figura 2.4.** *Aspidosperma quebracho-blanco*. **A.** árbol con frutos maduros. **B.** fruto maduro abierto con semillas. **C.** semilla. 57

**Figura 2.5.** *Schinopsis lorentzii*. **A.** Rama con frutos inmaduros. **B.** Detalle de sámaras. **C.** Detalle de semillas aisladas 58

- Figura 2.6.** *Sarcomphalus mistol*. **A.** árbol con frutos maduros. **B.** drupas (fruto) dispersas en el suelo. **C.** endocarpos leñosos. **D.** semillas aisladas 58
- Figura 2.7.** *Neltuma nigra*. **A.** rama con frutos maduros. **B.** artejos aislados. **C.** semillas aisladas 59
- Figura 2.8.** *Senegalia gilliesii*. **A.** rama con frutos inmaduros. **B.** fruto maduro, dehiscente exponiendo sus semillas. **C.** semillas aisladas 59
- Figura 2.9.** *Vachellia aroma*. **A.** rama con frutos maduros. **B.** fruto maduro sobre la superficie del suelo. **C.** semillas. 60
- Figura 2.10.** Representación esquemática de muestreo del banco de semilla del suelo bajo la copa del individuo focal, siguiendo las orientaciones N: Norte, S: Sur, E: Este y O: Oeste, tomando como centro el tronco principal del individuo 62
- Figura 2.11.** Método indirecto. **A)** Extracción de muestras de suelo en campo. **B)** Incubación de muestras extraídas del campo en cámara de germinación. **C)** Recuento de plántulas de *Schinopsis lorentzii*. **D)** Detalle de plántulas de *Schinopsis lorentzii* extraídas aplicando método indirecto. 65
- Figura 2.12.** Método directo. **A)** Tamizado de las muestras de suelo. **B)** Inmersión en Tetrazolio de las semillas extraídas en la muestra. **C) Y D)** Semillas listas para evaluación de viabilidad. 66
- Figura 2.13.** Relación entre la masa (tamaño) y la forma de la semilla (varianza de las 3 dimensiones) en los propágulos de las 6 especies estudiadas. Se indican de forma abreviada los nombres de las especies: (ASP.QUE.) *Aspidosperma quebracho-blanco*; (SCH.LOR.) *Schinopsis lorentzii*; (SAR.MIS.) *Sarcomphalus mistol*; (PRO.NIG.) *Neltuma nigra*; (SEN.GIL.) *Senegalia gilliesii*; (VAC.ARO.) *Vachellia aroma*. La forma está referida a unidad de dispersión (fruto) en SCH. LOR. y SAR.MIS. y a semillas en las otras especies. 69
- Figura 2.14.** Análisis comparativo del número de semillas viables.m<sup>2</sup> en las fracciones suelo y hojarasca en bosque conservado (BC) y bosque fuego y rolado (BFR) de tres especies leñosas del Chaco Semiárido. Medias con letras distintas indican diferencias significativas(p>0,005). 73

---

### CAPÍTULO 3

---

**Figura 3.1:** Efecto del shock térmico (80°, 110°, 140° y 170°C) sobre la germinación de semillas de cinco especies leñosas nativas de la Región del Chaco Argentino. Los tratamientos térmicos se aplicaron a las semillas por cinco minutos, luego se llevaron a cámara de germinación a 30°C. Los controles, no sometidos al calor, estaban constituidos por semillas intactas (Con.) y semillas escarificadas (Esc.). Letras diferentes indican

diferencias significativas en los porcentajes medios de germinación alcanzados por cada especie sobre los tratamientos (prueba DGC;  $\alpha=0,05$ ). 95

**Figura 3.2.** Probabilidad de no germinar en el tiempo en semillas de cinco especies leñosas nativas del Chaco argentino. Kaplan-Meier representa los estimadores de supervivencia para diferentes tratamientos de shock térmico (80°, 110°, 140° y 170°C) y para ambos controles (escarificados y no escarificados). 98

#### Anexo 1.

**Mapas de viabilidad:** Mapa obtenido mediante pruebas de tetrazolio con cinco clases de clasificación, para cuatro especies nativas de la región del Chaco argentino siguiendo a Craviotto (2008). Los criterios para definir cada clase son: Clase 1: semillas viables sin defecto alguno, color rosa, distribución uniforme de la coloración y buena turgencia de los tejidos; Clase 2 y 3: Viables con defectos leves y moderados respectivamente: Presencia de defectos en los cotiledones sin afectar el área cercana al eje embrionario; Clase 4: Defectos graves viables: 4) a) y 4) b) tienen 1/3 de la radícula profundamente teñida de rojo; 4) c) y 4) d) menos de 1/2 cotiledones sin teñir; Clase 5: No viable: 5) a) 5) b) y 5) c) eje embrionario sin tinción y cotiledones dañados; 5) d) semilla entera sin teñir. 106

---

## CAPÍTULO 4

---

**Figura 4.1.** Quemadas experimentales (QE) superficiales en parcelas de 2 x 2 m con carga de combustible controlada. A) Unidades de dispersión ubicadas en la parcela, previo a QE, sobre la superficie del suelo en celdas de malla metálica, B) Parcelas individuales durante quema experimental C) y D) propágulos post-quema experimental de *A. quebracho-blanco* y *S. mistol*, respectivamente. Fotos: Sandra Bravo y Valeria Ibañez Moro. 122

**Figura 4.2.** Parcela de 2 x 2 m. con carga de combustible controlada, post quema experimental. Foto: Del Corro, Florencia. 123

**Figura 4.3.** Quemadas experimentales en parcela de 10 x 2,5 m con carga de combustible controlada A) bandejas enterradas portando semillas hasta 3 cm de profundidad (flechas); B) y C) Parcela durante la quema experimental; D) Parcela post quema experimental; E) Bandejas extraídas de parcela de 10 x 2,5 m post quema experimental. Fotos: Sandra Bravo y Valeria Ibañez Moro. 124

**Figura 4.4.** Segunda fase de evaluación en laboratorio de propágulos extraídos de las parcelas quemadas y control. a) Liberación de semilla del endocarpo de *N. nigra*; b) semillas de *N. nigra* germinadas. 124

**Figura 4.5.** Porcentaje de viabilidad y germinación acumulada (promedio  $\pm$  E.E) de seis especies leñosas nativas del Chaco semiárido de Argentina, con tratamientos de quemadas



experimentales. A) QE 2017, propágulos expuestos, en hojarasca y sus respectivos controles; B) QE 2019 propágulos incorporados al suelo y sus respectivos controles. Letras distintas indican diferencias estadísticas significativas ( $p < 0,05$ ). Ref: V: Viabilidad; Pi-F: Propágulos incorporados al suelo + fuego; Pi-C: Propágulos incorporados al suelo control; Ph-F: Propágulos en hojarasca + fuego; Ph-C: Propágulos en hojarasca control. ASP.QUE: *Aspidosperma quebracho-blanco*; SCH.LOR: *Schinopsis lorentzii*; SAR.MIS: *Sarcomphalus mistol*; PRO.NIG. A.: *Neltuma nigra* con artejo (endocarpo); PRO.NIG. S.: *N. nigra* con semilla, SEN.GIL: *Senegalia gilliesii*, VAC.ARO: *Vachellia aroma*. 130

**Figura 4.6.** Porcentajes de germinación de semillas de cinco especies nativas del Chaco Semiárido de Argentina bajo diferentes tratamientos de fuego y control según la distribución de las mismas en el perfil del suelo. Los valores corresponden al modelo evaluado en campo (G1: germinación uno). Ref.: Pi-F propágulos incorporados al suelo + fuego; Ph- F: propágulos en hojarasca + fuego; Pi-C: propágulos incorporados al suelo control; Ph-C: propágulos en hojarasca control. 133

**Figura 4.7.** Reclutamiento de A) *Senegalia gilliesii* y B) *Aspidosperma quebracho-blanco*

137

## **DECLARACIÓN**

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

---

## RESUMEN

---

### Resumen

El fuego es una perturbación natural que contribuye al modelado de la vegetación en muchos sistemas forestales del mundo. En los bosques del Chaco los incendios forestales y las inundaciones se consideran importantes perturbaciones naturales responsables del modelado del paisaje. Desde el último siglo, la frecuencia de incendios ha aumentado debido a las actividades humanas relacionadas a cambios en el uso de la tierra y la deforestación. Estos factores traen como consecuencia cambios en el régimen de incendios, dando lugar a una situación en la que el fuego podría convertirse en una amenaza para muchas comunidades boscosas y la diversidad que contienen. En este sentido, los bancos de semillas cumplen un rol fundamental, ya que son la reserva de semillas maduras viables que contribuyen de manera significativa a la recuperación de las poblaciones de plantas luego de un disturbio, asegurando el reclutamiento de nuevos individuos, el mantenimiento de una fuente de variabilidad genética y la potencialidad de colonización de nuevas áreas. La mayoría de los estudios sobre el efecto del fuego en el banco de semillas del suelo se han focalizado en comunidades de plantas, y hasta el momento son muy pocos los estudios centrados a nivel especie en comunidades de leñosas en ecosistemas áridos y semiáridos. La presente tesis tuvo como objetivo general evaluar el efecto del fuego en el banco de semillas de seis especies leñosas nativas representativas de los estratos del dosel, intermedio y arbustivo de bosques del Chaco semiárido, mediante: a) la caracterización del tamaño y la persistencia de los bancos de semillas del suelo de las especies seleccionadas, y de los rasgos funcionales de sus unidades de dispersión; b) el análisis del efecto del shock térmico en la germinación y supervivencia de las semillas de las especies en estudio, considerando la dormición como un rasgo funcional importante para la protección del embrión frente al calor; y c) la evaluación del reclutamiento a campo de las especies seleccionadas luego de quemadas experimentales (QE) y con propágulos distribuidos de manera diferencial en el perfil del suelo (hojarasca y suelo). El área de estudio se ubicó en la región del Chaco Occidental de Argentina, caracterizada por un clima semiárido, marcadamente estacional. Los sitios

de estudio se ubicaron dentro de la Estación Experimental Francisco Cantos, perteneciente al Instituto Nacional de Tecnología Agropecuaria, ubicado a 28 km de la ciudad capital de la Provincia de Santiago del Estero. Dentro del mismo se identificaron mediante imágenes satelitales dos comunidades de bosques con diferentes historias de uso: a) bosque sin perturbaciones durante las últimas cuatro décadas, el cual fue considerado bosque conservado (BC) y b) bosque disturbado con aplicaciones de fuego prescrito y/o experimental y rolado, 8 años antes del muestreo (BFR). Dentro de cada tipo de bosque se emplazaron las parcelas experimentales donde se localizaron y georreferenciaron ejemplares maduros de las diferentes especies para la evaluación del tamaño de bancos de semillas del suelo BSS (número de semillas viables.m<sup>-2</sup>). De los árboles marcados se obtuvieron muestras para estudios de los rasgos funcionales de sus unidades de dispersión (forma y tamaño), para las evaluaciones de tolerancia al shock térmico y de reclutamiento a campo. Las unidades de dispersión utilizadas para la caracterización de los rasgos funcionales y para los ensayos de laboratorio y quemadas experimentales a campo se extrajeron de ejemplares situados en el BC. Una de las fortalezas del diseño experimental fue el análisis de la viabilidad del material ensayado y de la variación interanual de este rasgo en las especies estudiadas. Se analizó la viabilidad de las semillas mediante la prueba de tetrazolio y se generaron los mapas topográficos para cuatro de las seis especies leñosas evaluadas. Los ensayos para evaluar el efecto de shock térmico (80°, 110, 140, 170°C) sobre la germinación y supervivencia, consideraron en su diseño experimental la evaluación de material control y escarificado, lo que permitió identificar o confirmar la dormición física, según las especies. Así también, este trabajo contempló por primera vez el análisis de curvas de supervivencia para especies leñosas nativas del Chaco, lo que permitió una mejor valoración de la dinámica temporal del proceso germinativo. Los ensayos con quemadas experimentales, con cargas de combustibles controladas y con propágulos en diferente posición en el sustrato, permitieron evaluar la respuesta germinativa a campo, frente a un disturbio de intensidad conocida (mediana a baja intensidad), lo que mejoró sensiblemente la interpretación de resultados observados en laboratorio. Así también, la evaluación del reclutamiento en los dos tipos de bosques analizados en esta tesis, conociendo la estructura de la vegetación en pie y la de los renovales, luego de dos años de haberse

realizado las QE, permitió realizar una síntesis de los efectos del fuego sobre la regeneración por semillas. Los resultados mostraron que todas las especies forman BSS aunque con tamaño y persistencia variables según las especies. Los rasgos funcionales de forma y tamaño de las unidades de dispersión influyen en la capacidad de enterramiento de las semillas y en la persistencia de BSS. Las especies con mayor tamaño de BSS, viabilidad y potencialidad de enterramiento fueron *V. aroma* y *N. nigra*, lo que sugiere persistencia a mediano plazo. El tamaño de BSS de *A. quebracho-blanco*, *S. lorentzii* y *S. mistol* fue significativamente menor que para las especies antes mencionadas, y sin diferencias significativas entre ellos. Sus propágulos presentan baja potencialidad de enterramiento (Índice de forma) y bajos porcentajes de viabilidad (menores al 30%), lo que permite suponer persistencia a corto plazo. *S. gilliesii* es la especie de menor tamaño de BSS; su baja potencialidad de enterramiento sugiere también persistencia a corto plazo. Los ensayos de laboratorio demostraron que el endocarpo leñoso de los frutos *S. lorentzii*, *S. mistol* y *N. nigra* no protegieron a los embriones de los efectos del shock térmico y que estos tratamientos tampoco rompieron la dormición impuesta por el endocarpo del fruto. Sin embargo, la respuesta de dos de las especies analizadas, *N. nigra* y *V. aroma*, frente a los tratamientos de calor denotan que la cubierta dura que poseen influyó en la protección del embrión, como así también en el retraso de la germinación. En cuanto a las QE a campo, los resultados reflejaron en parte los resultados del análisis de laboratorio. El paso del fuego demostró ser letal cuando los propágulos se encuentran en la superficie del suelo, para la mayoría de las especies leñosas evaluadas. Con los propágulos incorporados al suelo, *N. nigra* y *V. aroma* mostraron mayor reclutamiento a campo que el resto de las especies estudiadas, excluyendo en este análisis a *A. quebracho-blanco*, cuyas semillas no logran incorporarse al suelo. La mayor tolerancia al fuego de estas dos Fabáceas podría atribuirse a la dormición, al alto contenido de humedad de sus semillas y a las cubiertas seminales duras que brindan protección al embrión. El mayor reclutamiento observado en estas especies en las parcelas quemadas sugiere una estimulación por el aumento de las temperaturas dentro del suelo, reflejando diferente comportamiento a campo que en laboratorio. *S. lorentzii*, *S. mistol* y *S. gilliesii* mostraron bajo reclutamiento (menor al 20%) aunque sin diferencias significativas respecto a los controles. La dormición impuesta por el pericarpo del fruto en las dos primeras puede

haber limitado la imbibición y la germinación durante el desarrollo del ensayo. La evaluación del reclutamiento de las especies estudiadas, dos años posteriores a las QE, indicaron diferencias respecto a las evaluaciones a corto plazo (9 meses desde las QE). Las especies con mayor reclutamiento fueron *A. quebracho-blanco* y *S. gilliesii* tanto en BC como en BFR; *S. mistol* y *V. aroma* no presentaron reclutamiento en ninguno de los tipos de bosque estudiados. *S. lorentzii* solo presentó reclutamiento en BC y *N. nigra* solo en BFR. Estos resultados parecen indicar que las áreas disturbadas por fuego y rolados, generan un ambiente propicio para el arribo de propágulos provenientes de sitios aledaños (especies anemócoras) y del aporte de la fructificación post-disturbio de la vegetación en pie (autócoras o barócoras), reflejando además que los BSS de las especies estudiadas son de carácter persistente a corto plazo. La falta de reclutamiento de *S. lorentzii* en bosques con disturbios, refleja la existencia de requerimientos germinativos particulares para el crecimiento de plántulas en esta especie. La ausencia de reclutamiento de *V. aroma*, la especie de mayor tolerancia al fuego y de mayor tamaño de BSS, parece indicar importantes pérdidas de semillas por depredación y que las variables ambientales actúan como factores determinantes de la germinación y el crecimiento de las plántulas. Los resultados de esta tesis contribuyen significativamente a la comprensión de la regeneración natural de seis especies de leñosas nativas representativas de los diferentes estratos de los bosques del Chaco semiárido. Las diferencias observadas en la tolerancia a disturbios sobre todo entre las especies del dosel sugieren la necesidad de manejo forestal diferenciado para facilitar la regeneración por semillas y el mantenimiento de la diversidad genética. Las especies pioneras del estrato intermedio y/o arbustivo *N. nigra* y *V. aroma*, poseen mayores aptitudes para la regeneración por semillas en escenarios con fuego. Las especies del dosel (*A. quebracho-blanco* y *S. lorentzii*) y algunas del piso intermedio y/o arbustivo *S. mistol* y *S. gilliesii* pueden ver comprometida su regeneración por semillas en estos ambientes, lo que podría indicar el riesgo del uso de quemadas prescritas como herramienta de manejo. La alternativa podría ser un manejo cuidadoso de la frecuencia de fuegos para permitir el establecimiento de regeneración por semillas en estas especies y así mantener sus poblaciones con niveles adecuados de diversidad genética. Esto representa un aspecto clave, sobre todo en escenario de cambios en el uso de la tierra y deforestación.

---

## ABSTRACT

---

Fire is a natural disturbance that has contributed to the shaping of vegetation in many forest systems around the world. In the forests of the Chaco, forest fires and floods are considered important natural disturbances responsible for shaping the landscape. Since the last century, the frequency of fires has increased due to human activities related to changes in land use and deforestation. These factors result in changes in the fire regime, leading to a situation where fire could become a threat to many forest communities and the diversity they contain. In this sense, seed banks play a fundamental role, since they are the reserve of viable mature seeds that contribute significantly to the recovery of plant populations after a disturbance, ensuring the recruitment of new individuals, the maintenance of a source of genetic variability, and the potential for colonization of new areas. Very few studies on the effect of fire on the soil seed bank have focused on plant communities and at the species level on woody communities in arid and semi-arid ecosystems. The general objective of this thesis was to evaluate the effect of fire on the seed bank of six native woody species representative of the upper and lower tree strata and of the shrub layer of semi-arid Chaco forests, through: a) the characterization of the size and persistence of the soil seed banks of the selected species, and the functional traits of their dispersal units; b) the analysis of the effect of thermal shock on the germination and survival of the seeds of the species under study, considering dormancy as an important functional trait for the protection of the embryo against heat; and c) the evaluation of field recruitment of the selected species after experimental fires (QE) and with propagules differentially distributed in the soil profile (litter and soil). The study area was located in the Western Chaco region of Argentina, characterized by a markedly seasonal, semi-arid climate. The study sites were located within the Francisco Cantos Experimental Field, belonging to the National Institute of Agricultural Technology, located 28 km from the capital city, in the Province of Santiago del Estero. Within it, two forest communities with different land use histories were identified through satellite images: a) undisturbed forest during the last four decades, which was considered conserved forest (BC) and b) disturbed forest with applications of prescribed fire and/or roller chopping followed by fire applications, 8 years prior to sampling (BFR). Within each type of forest, the experimental plots were located where mature specimens

of the different species were located and georeferenced for the evaluation of the size of soil seed banks SSB (number of viable seeds.m<sup>-2</sup>) for the obtention of samples for studies of the functional features of their dispersion units (shape and size), for evaluations of tolerance to thermal shock and field recruitment. The dispersion units used for the characterization of the functional traits and for the laboratory tests and experimental burning in the field were extracted from specimens located in BC. One of the strengths of the experimental design was the analysis of the viability of the tested material and the interannual variation of this trait in the species studied. Seed viability was analyzed using the tetrazolium test and topographic maps were generated for four of the six woody species evaluated. The tests to evaluate the effect of thermal shock (80°, 110°, 140°, 170°C) on germination and survival, considered in their experimental design the evaluation of control and scarified material, which allowed identifying or confirming physical dormancy, depending on the species. Furthermore, this work contemplated for the first time the analysis of survival curves, for woody species native to the Chaco, which allowed a better assessment of the temporal dynamics of the germination process. Trials with experimental burning, with controlled fuel loads and with propagules in different positions in the substrate, made it possible to evaluate the germination response in the field, against a disturbance of known intensity (intermediate to low intensity), which significantly improved the interpretation of results observed in the laboratory. Likewise, the evaluation of recruitment in the two types of forests analyzed in this thesis, knowing the structure of the standing vegetation and that of the saplings, two years after the simulated fires were carried out, allowed a synthesis of the effects of fire on regeneration by seeds. The results showed that all species form BSS although with variable size and persistence depending on the species. Functional traits of shape and size of dispersal units influence the burial capacity of seeds and the persistence of BSS. The species with the largest BSS, viability and burial potential were *V. aroma* y *N. nigra*, which suggests a medium-term persistence. The BSS size of *A. quebracho-blanco*, *S. lorentzii* and *S. mistol* was significantly lower than that of the two previously mentioned species and without significant differences among them. Their propagules have low burial potentiality (form index) and low percentages of viability (less than 30%), assuming short-term persistence. *S. gilliesii* is species with the smallest BSS; its low burial



potential also suggests short-term persistence. Laboratory tests showed that the woody endocarp of the fruits of *S. lorentzii*, *S. mistol* y *N. nigra* did not protect the embryos from the effects of thermal shock, and that these treatments did not break the dormancy imposed by the endocarp of the fruit. However, the response of two of the species analyzed, *N. nigra* and *V. aroma* to heat the treatments denote that the hard cover they have influenced the protection of the embryo, as well as the delay of germination. As for the experimental field burns, the results partly reflected the results of the laboratory analysis. The passage of fire proved to be lethal when the propagules were on the soil surface, for most of the evaluated woody species. With the propagules incorporated into the soil, *N. nigra* and *V. aroma* showed greater field recruitment than the rest of the studied species, excluding in this analysis *A. quebracho-blanco*, whose seeds fail to incorporate into the soil. The higher fire tolerance of *N. nigra* and *V. aroma* could be attributed to dormancy, high seed moisture content, and hard seed coats that provide protection to the embryo. The greater recruitment observed in these species in the burned plots suggests a stimulation by the increase in temperatures within the soil, reflecting a different behavior in the field than that observed in the laboratory. *S. lorentzii*, *S. mistol* and *S. gilliesii* showed low recruitment (less than 20%) although without significant differences compared to controls. The dormancy imposed by the pericarp of the fruit in the first two, may have limited imbibition and germination during the development of the trial. The evaluation of the recruitment of the studied species, two years after the QE, indicated differences with respect to the short-term evaluations (9 months from the QE). The species with the highest recruitment were *A. quebracho-blanco* and *S. gilliesii* in both BC and BFR. *S. mistol* and *V. aroma* did not present recruitment in any of the types of forest studied. *S. lorentzii* only regenerated in BC and *N. nigra* only in BFR. These results seem to indicate that the areas disturbed by fire and rolling generate an environment conducive to the arrival of propagules from nearby sites (anemochorous species) and the contribution of post-disturbance fruiting of standing vegetation (autochory o barochory), also reflecting that the BSS of the species studied are persistent in the short term. The lack of recruitment of *S. lorentzii* in disturbed forests reflects the existence of germinative requirements for the growth of seedlings in this species. The lack of recruitment of *V. aroma*, the species with greater tolerance to fire and larger BSS,

seems to indicate important losses of seeds due to predation and that environmental variables act as determining factors for germination and seedling growth. The results of this thesis contribute significantly to the understanding of the natural regeneration of six native woody species representative of the different strata of the semi-arid Chaco forests. The differences observed in tolerance to disturbances, especially among canopy species, suggest the need for differentiated forest management to facilitate regeneration by seeds and the maintenance of genetic diversity. The pioneer species of the intermediate and/or shrubby stratum, *N. nigra* and *V. aroma*, have greater aptitudes for regeneration by seeds in scenarios with fire. The species of the canopy (*A. quebracho-blanco* and *S. lorentzii*) and some of the intermediate and/or shrubby floors *S. mistol* and *S. gilliesii* may see their regeneration by seeds compromised in these environments, which could indicate the risk of using prescribed burning as a management tool. The alternative could be careful management of the frequency of fires to allow the establishment of regeneration by seeds in these species and thus maintain their populations with adequate levels of genetic diversity. This represents a key aspect, especially in the scenario of changes in land use and deforestation.

---

# CAPÍTULO 1

## Introducción general

---



### 1.1 INTRODUCCIÓN GENERAL

#### 1.1.1 Efecto del fuego en sistemas forestales del mundo

Durante la historia de vida en la tierra, el fuego ha contribuido al modelado de la naturaleza, las características de las plantas, la estructura de las comunidades y distribución de los biomas (Pausas, 2012), incluso desde épocas anteriores a la colonización humana (Jaureguiberry, 2012). En muchos sistemas forestales del mundo el fuego forma parte de la dinámica natural de los ecosistemas, siendo esencial para mantener la biodiversidad y productividad (FAO y PNUMA, 2020). Las fuentes de ignición dependen en gran medida de factores climáticos, meteorológicos, biológicos (como los combustibles vegetales) y antropogénicos, como mantenimientos de pastizales para ganadería, extracción de productos forestales no madereros, desmonte de tierras; y vinculados a acciones humanas negligentes generando incendios accidentales, como así también intencionales (FAO y PNUMA, 2020). Estos factores son de carácter dinámico y sus interacciones determinan un mosaico de regímenes de incendios alrededor del mundo (Groot et al., 2012), modelando los patrones de distribución, composición y estructura de la vegetación a distintas escalas espaciales y temporales (Morgan et al., 2001, Landi, 2018). Sin embargo, en la última parte del siglo XX estas interacciones han sufrido modificaciones generando cambios en los regímenes de incendios en diferentes lugares del planeta (Pausas, 2012). Bajo el actual escenario de cambio climático se prevé un aumento en la extensión de la temporada de incendios, en su recurrencia y en su severidad en diferentes regiones del mundo (IPCC, 2018; FAO y PNUMA, 2020;), incluyendo en ambientes donde no eran un evento frecuente como en bosques tropicales

(Neri-Pérez y Rodríguez Trejo, 2009; Santacruz García, 2020). Esta situación podría convertirse en una amenaza para muchos bosques y la diversidad que contienen (FAO, 2001). Este incremento en la frecuencia podría representar un riesgo para las poblaciones de diferentes especies ya que podría superar sus mecanismos de resiliencia post-fuego (Pausas y Keeley, 2009, Jaureguiberry y Diaz, 2015; Lipoma et al., 2016).

La demanda de estudios en esta temática es creciente y necesita del ajuste a condiciones particulares de cada ecosistema, para modelar de manera más efectiva el comportamiento del fuego y sus efectos a nivel de comunidades tanto vegetales como animales, y predecir así la extensión de las superficies afectadas (Santiago-Lastra et al. 2008; Pivello et al., 2010; Turner, 2010; Groot et al., 2012). En áreas naturales propensas a incendios, las especies vegetales han adquirido rasgos y mecanismos que les permiten crecer y recuperarse luego de un evento de fuego (Pausas y Keeley, 2009). Aquellas especies de ecosistemas que no han evolucionado en escenarios con fuegos recurrentes (Jaureguiberry, 2015) pueden encontrarse en desventaja y experimentar riesgos de extinción.

La respuesta de las comunidades forestales frente al fuego depende del conjunto de caracteres que poseen las especies que las componen, y les permiten sobrevivir y persistir a los cambios en el medio físico en el ambiente post-fuego (Zuloaga Aguilar, 2010; Moreno et al., 2013; Giorgis et al., 2013; Romero Saritama y Pérez-Ruiz, 2016). Tales cambios pueden alterar la fisiología de las especies, su productividad, distribución y abundancia (Bongani Finiza, 2012; Carbone y Aguilar, 2017).

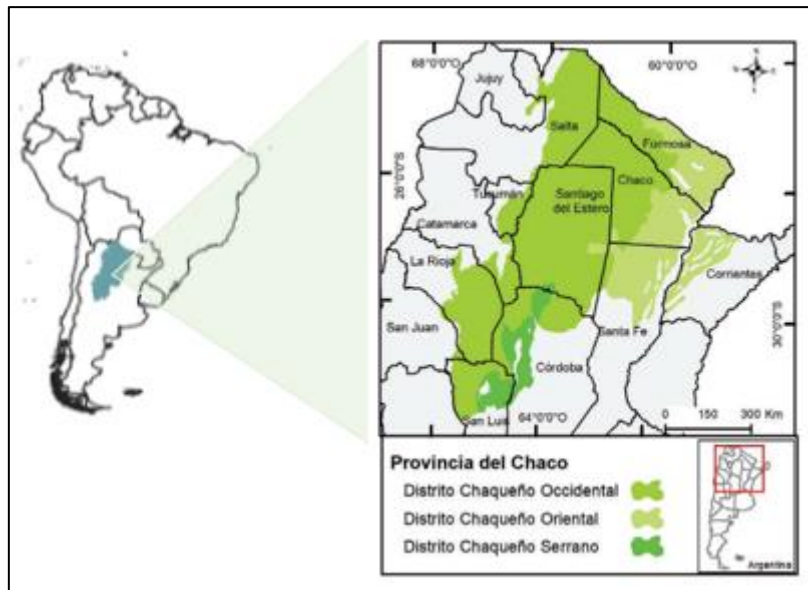
Existen dos mecanismos importantes a tener en cuenta por los cuales las poblaciones de plantas resisten frente a disturbios recurrentes; una es la capacidad de rebrote y de sobrevivir como adulto y, por otro lado, el reclutamiento de plántulas a partir de semillas

(Bond y Midgley, 2001; Pausas et al., 2004; Pausas y Keeley, 2014; Jaureguiberry y Diaz, 2015). Las semillas pueden estar disponibles en el banco de semillas del suelo y/o aéreo.

### **1.1.2 Efecto del fuego en bosques del Chaco occidental de Argentina**

La región del Gran Chaco constituye la mayor masa boscosa de Sudamérica después del Amazonas y comprende territorios de Argentina, Paraguay, Bolivia y Brasil (Cabido et al., 2018; Oyarzabal et al., 2018). La vegetación de la Región Chaqueña de Argentina es un mosaico de bosques, arbustales, pastizales, sabanas, esteros y humedales, conteniendo una gran diversidad de especies vegetales y animales lo que convierte a esta región un área clave para la conservación de la biodiversidad.

La región Chaqueña en Argentina se divide en tres subregiones o distritos: Chaco Occidental, Chaco serrano y Chaco oriental (Torrella y Adamoli., 2005; Trigo, 2018; Arana et al., 2021) (Fig.1.1). El Chaco semiárido u occidental es el más extenso: cubre aproximadamente 480.000km<sup>2</sup> en la parte norte-central del país (Rueda et al., 2015), abarcando el oeste de las provincias de Chaco y Formosa, la mayor parte de Santiago del Estero, Este de Salta y Tucumán y Norte de Córdoba (Trigo, 2018). El Chaco Occidental también llamado semiárido de Argentina se caracteriza por un clima marcadamente estacional. En estos bosques los incendios forestales, las inundaciones y la explotación no planificada de los recursos naturales se consideran las principales perturbaciones (Brassiolo, 2005; Bravo et al., 2010, Torrella et al., 2015), posicionando estas áreas en un estado crítico de conservación.



**Figura 1.1:** Distritos de la Región Chaqueña, Argentina. (tomado de Arana et al., 2021)

Como en muchas otras áreas del mundo, en el Chaco el fuego es uno de los principales factores ecológicos responsables del modelado de la vegetación (Bravo et al. 2001; Tálamo y Caziani 2003; Torrella y Adámoli, 2005; Tálamo et al. 2009; Kunst et al., 2014), en escalas temporales históricas (Lindskoug, 2016) y particularmente a lo largo del último siglo, en el cual se han observado cambios vinculados a cuestiones climáticas y de uso de la tierra (Morello y Adamoli 1974; Bravo et al., 2001, 2010). El uso del fuego como herramienta de manejo dentro de sabanas y pastizales del Chaco se extiende desde épocas precolombinas (Morello y Adámoli 1974, Soares 1990) y su frecuencia y severidad se han incrementado a partir de la década de 1970 (Bravo et al. 2001, 2010, Kunst et al. 2014; Kowaljow et al. 2019). Dentro de las comunidades boscosas del Chaco, los árboles son las formas de vida más afectadas de manera negativa por este disturbio, por su lento crecimiento y tiempo en restablecerse luego de un fuego (Giorgis et al., 2013). La falta de recaudos y de medidas preventivas en la aplicación de esta herramienta en áreas abiertas sujetas a explotación ganadera y, más recientemente, para el control de arbustivas en sistemas silvopastoriles, han provocado un aumento en la recurrencia de incendios en

ambientes de bosques de esta región (Bravo et al., 2001; Torrella y Adamoli, 2015; Santacruz García, 2020), generando una pérdida de biomasa vegetal por remoción y afectando la supervivencia y posterior reclutamiento de nuevos individuos (Giorgis et al., 2013). En estos bosques, la limitación del reclutamiento puede tener un impacto importante en su estructura y dinámica. Por lo tanto, es fundamental identificar los patrones de reclutamiento de las especies arbóreas dominantes de estos bosques (Torrella et al., 2015).

### **1.1.3 El fuego y la regeneración de especies leñosas**

Las perturbaciones recurrentes de fuego en un ambiente natural a lo largo de la historia generan una fuerte presión evolutiva sobre las plantas que conforman estos sitios. Este hecho trae a consecuencia la adquisición de rasgos que les permiten la supervivencia (Pausas, 2012). Estos rasgos son principalmente: la capacidad de rebrotar y el reclutamiento post-fuego, a partir del banco de semillas del suelo (Pausas, 2012; Pausas y Keeley, 2014). Ambas estrategias conforman el nicho regenerativo de las especies (*sensu* Grubb 1979) y representan una de las etapas más importantes en el mantenimiento y/o recuperación de sus poblaciones y comunidades con posterioridad a disturbios (Lipoma et al., 2016, 2019). La mayoría de los estudios de estos mecanismos de regeneración en relación al fuego se han profundizado en ecosistemas propensos a incendios, como es el caso de las floras mediterráneas, que están sujetas a fuegos de alta intensidad (Keeley, 2012; Daibes et al., 2019) y en pastizales y ecosistemas de sabanas, sujetos a fuegos frecuentes de baja intensidad, generando un cambio en el modelado y estructura de la vegetación (Bond y Keeley, 2005; Daibes et al., 2019). Sin embargo, aún sigue siendo limitada la información referida a ecosistemas como el Chaco donde la historia de incendios no es tan larga, como lo son en el mediterráneo y en las sabanas.



En bosques chaqueños, la vegetación nativa muestra excelente aptitud para la regeneración por rebrote frente a disturbios (Gurvich et al., 2005; Bravo et al., 2014; Loto y Bravo, 2020). El estudio de este mecanismo ha sido abordado por Gurvich et al (2005); Kunst et al. (2012), Bravo et al. (2014), Jaureguiberry y Diaz, (2015); Herrero et al. (2015), Ledesma et al. (2018). En cuanto a la regeneración por semillas solo se dispone de datos sobre tolerancia al shock térmico de las semillas de especies nativas en condiciones de laboratorio (Jaureguiberry y Díaz 2015; Venier et al., 2017; Ibañez Moro et al., 2021) y del comportamiento del banco de semillas en incendios accidentales a campo (Lipoma et al. 2017). Si bien se dispone de antecedentes sobre la regeneración post-fuego por vía vegetativa (Kunst et al., 2000; 2009; Tálamo y Caziani, 2003; Bravo et al., 2014), los datos sobre la ecología de los bancos de semillas de las especies dominantes de bosques chaqueños, el efecto del fuego como disturbio sobre su persistencia y el establecimiento post-fuego de nuevos individuos aún siguen siendo escasos.

La reproducción por semillas es un mecanismo especialmente importante, pues determina los patrones de reclutamiento de las plantas y la distribución de la vegetación en el mundo (Borghetti et al., 2019). Asimismo, las semillas les confieren a las especies capacidad de adaptación a entornos cambiantes (Borghetti et al., 2019). Además, mantienen la variabilidad genética de las poblaciones. Luego de un evento de fuego, esta estrategia de regeneración consiste básicamente en la producción de nuevos individuos a partir del banco de semillas del suelo o del banco de semillas aéreo (Pausas et al., 2004; Lloret, 2005) y es el principal mecanismo de regeneración que abordaré en la presente tesis.

#### **1.1.4 Bancos de semillas: importancia ecológica**

Los bancos de semillas son las reservas de semillas maduras viables en el suelo o en las plantas, para la regeneración local de las especies, y para la dispersión y colonización de nuevas áreas (Thompson, 2000). Poseen un rol importante en la regeneración luego de disturbios por fuego, sobrepastoreo, sequía o inundación (Lipoma et al., 2019; Oliveira et al., 2019; Martínez Gálvez, 2020;), son fuente de forraje para granívoros (Bertiller y Bisigato, 2005; De Souza et al., 2006), y un recurso indispensable para la regeneración de las comunidades vegetales post-disturbio (Grime, 1989). En diferentes sistemas boscosos del mundo se ha observado que las especies leñosas dominantes poseen bancos de semillas transitorios y de baja densidad (Thompson, 2000, Dölle y Schmidt, 2009), y que la capacidad de recuperar la comunidad establecida luego de disturbios como tala, fuego o sequías extremas depende de la eficiencia de las especies para resistir y establecer nuevos individuos a partir de semillas y/o rebrotes (Arnan et al., 2007; Lloret et al., 2005). Los estudios filogenéticos han demostrado que la evolución de la persistencia de las semillas (resistencia al fuego) está asociada a la frecuencia o gravedad de los incendios. Sin embargo, la existencia de rasgos específicos en las semillas como resultado de la selección natural mediada por el fuego sigue siendo una cuestión clave en la evolución de las plantas (Gómez-González et al., 2011). En general, y a escala local, es importante indagar la potencialidad de producción de semillas por parte de las especies que componen las comunidades y los mecanismos que regulan su supervivencia y permanencia en el banco semillas luego de un disturbio (Pausas, 2004). El establecimiento regular de nuevos individuos y su crecimiento en diferentes clases diamétricas, son responsables de la dinámica estructural de las comunidades y de las posibilidades de sostener los bienes y servicios que brindan. Diversos autores (Zak et al., 2004; Bonino y Araujo, 2005; Boletta et al., 2006; Britos y Barchuck, 2008; Torrella et al.,

2015; Lipoma et al., 2016) plantean la necesidad de estudios sobre la biología reproductiva de las especies nativas, su capacidad de regeneración y resiliencia frente a cambios ambientales y de regímenes de disturbios. A pesar de ello, la información de la composición y dinámica del banco de semillas del suelo (BSS) del bosque chaqueño aún es insuficiente (Pérez Viscarra et al. 2018).

### **1.1.5 Banco de semillas y rasgos funcionales**

Para comprender la manera en que el fuego afecta el banco de semillas es necesario conocer su dinámica, formación y los rasgos funcionales de las unidades de dispersión (UD) que conforman estos bancos y cómo inciden en su respuesta de supervivencia y contribución a la regeneración post-disturbio (Funes et al. 2001; Zuloaga Aguilar, 2010; Martínez Gálvez, 2020). Los rasgos funcionales son características morfológicas, fisiológicas y/o fenológicas fáciles de medir a nivel de individuo (Romero-Saritama y Pérez Ruiz, 2016) que constituyen una vía de investigación para explicar y predecir patrones ecológicos en distintos niveles de organización (Díaz y Cabido, 2001; Trigo 2018; Rolhauiser, 2022). La respuesta del banco de semillas a disturbios está regida principalmente por los rasgos funcionales de las UD (Thompson y Grime, 1979; Lavorel y Garnier, 2002;). Los rasgos considerados para evaluar la persistencia en el BSS y la tolerancia al shock térmico son: el tamaño (masa de la semilla), forma (largo, ancho y espesor) (Pérez Harguindeguy et al. 2013; Pausas y Keeley, 2014; Ribeiro et al., 2015), la protección de la semilla dada por el fruto y la dormición (Romero-Saritama y Pérez-Ruiz, 2016). Todos ellos influyen en la potencialidad de incorporar las semillas al interior del suelo y en la capacidad de sostener la viabilidad a pesar de períodos prolongados de sequía y elevadas temperaturas, como las que distinguen al área de estudio. Los antecedentes aducen que la caracterización de la regeneración por vía sexual de especies

leñosas nativas del Chaco luego de un disturbio, se han realizado de manera fragmentaria e indirecta. Hasta el momento se han analizado la calidad fisiológica de las semillas, los factores bióticos (Trucco y Caziani, 2008) y abióticos que afectan la germinación de las especies arbóreas dominantes de los bosques chaqueños *Aspidosperma quebracho-blanco* Schlecht y *Schinopsis lorentzii* (Griseb.) Engl. (Alzugaray et al., 2006; 2007) y de especies leñosas de los estratos medios y arbustivos de estos bosques (Abraham de Noir et al., 2004; Funes et al., 2009; Bravo et al., 2011, Jaureguiberry y Díaz, 2015). Barberis et al. (1998) señalan de manera empírica la escasez del banco de semillas de *Schinopsis balansae* Engl. en bosques del Chaco serrano. Por otro lado, Lewis et al. (2004) mencionan también una marcada variación entre años en la composición específica de cada cohorte anual de juveniles, lo que podría indicar una respuesta diferencial de las especies presentes en sus bancos de semillas a condiciones ambientales y/ o disturbios. Castillo et al. (2012) comunicaron un efecto negativo del fuego en el reclutamiento por semillas de especies leñosas nativas del Chaco semiárido informando como causa directa la mortalidad de semillas y como causa indirecta la pérdida de mantillo que produce una mayor desecación del suelo. Jaureguiberry y Díaz (2015) categorizaron el comportamiento germinativo de 26 especies nativas del Chaco, en relación a quemas experimentales de diferente intensidad, en *especies tolerantes*, *especies estimuladas* y *especies sensibles al fuego*, indicando que el 65 % de ellas corresponden a la primera de las categorías, el 27 % a la segunda y el 8% restante a la tercera. Sin embargo, algunos ensayos experimentales exclusivamente en laboratorio, plantean umbrales térmicos (70° a 200° C) que pueden diferir del comportamiento de fuego a campo (> 350°C aprox.). Por todo lo expuesto, resulta de gran interés corroborar el efecto del fuego

en los patrones germinativos observados en laboratorio con la germinación y reclutamiento efectivo a campo.

### **1.1.6 Biodiversidad de los bosques del Chaco semiárido**

Estudios sobre la biodiversidad de los bosques del Chaco semiárido de las Provincias de Santiago del Estero, Formosa y Chaco informan que el ensamble característico de especies arbóreas en los pisos superior y medio de los bosques chaqueños de dos quebrachos, como se conoce a los bosques mixtos de *A. quebracho-blanco* y *S. lorentzii*, incluye a *S. lorentzii*, *A. quebracho-blanco*, *Sarcomphalus mistol* (Griseb.) Hauenschild, *Parkinsonia praecox* (Ruiz y Pav. ex Hook.) Hawkins., *Neltuma nigra* (Griseb.) C.E. Hughes & G.P. Lewis, *Geoffroea decorticans* (Gillies ex Hook. y Arn.) Burkart, *Neltuma ruscifolia* Griseb., *Neltuma vinalillo* Stuck., *Neltuma alba* Griseb. var. *alba*, *Neltuma torquata* (Cav. ex Lag.) DC, *Jodina rhombifolia* (Hook. y Arn.) Reisek, *Tabebuia nodosa* (Griseb.) Griseb. y *Celtis ehrenbergiana* (Klotzsch) Liebm. var. *ehrenbergiana* (Brassiolo 2005; Giménez et al. 2011). Especies de los géneros *Capparis*, *Senegalia*, *Vachellia* y *Schinus* son componentes importantes del sotobosque denso y espinoso que constituye el estrato inferior del bosque típico de dos quebrachos (Torrella et al., 2005). No obstante, en los últimos años, el tipo de manejo y la intensidad y recurrencia de disturbios influyeron en la dominancia y abundancia de las especies más representativas y valiosas de estos bosques.

Considerando estos antecedentes, se postulan los siguientes objetivos e hipótesis generales para la presente tesis.

## **1.2 OBJETIVO GENERAL**

- Evaluar el efecto del fuego como disturbio sobre el banco de semillas de especies leñosas nativas de los bosques del Chaco semiárido.

### **1.2.1 Objetivos específicos**

- Caracterizar el banco de semillas del suelo de seis especies de leñosas nativas del Chaco Occidental de Argentina, en bosques con diferentes historias de uso (condición de referencia y bosque con fuego y rolado) (Capítulo 2)
- Evaluar en laboratorio el efecto de shock térmico en la germinación y supervivencia en semillas de las especies seleccionadas (Capítulo 3)
- Evaluar el reclutamiento a campo de seis especies leñosas nativas de bosques del Chaco semiárido luego de quemadas experimentales (Capítulo 4)

Las hipótesis y predicciones de cada uno de estos objetivos se expresan en los diferentes capítulos en los que esta tesis está estructurada.

### **1.3 ESTRUCTURA GENERAL DE LA TESIS:**

El capítulo 1 ofrece una introducción general al tema, planteando el marco referencial para el desarrollo de la misma.

En el capítulo 2 se caracteriza el banco de semillas de suelo de cada una de las especies leñosas seleccionadas para la presente tesis. Se evalúan los rasgos funcionales de las unidades de dispersión de las especies y el tamaño del BSS en sitios con diferentes historias de uso.

En el capítulo 3 se analiza el efecto de shock térmico en laboratorio de las especies seleccionadas, su respuesta germinativa y de supervivencia.

El capítulo 4 se centra en la evaluación del efecto del fuego en semillas de las especies seleccionadas en quemadas experimentales a campo y el reclutamiento a campo en un ambiente post-fuego.

El capítulo 5 presenta una síntesis de las conclusiones de la presente tesis.

## 1.4 MATERIALES Y MÉTODOS

Las metodologías utilizadas para concretar los objetivos específicos, se encuentran detalladas en los capítulos correspondientes. En la Figura 1.2 se presenta una síntesis del desarrollo metodológico general de la tesis empleado para la extracción de muestras para su posterior análisis y concreción de los objetivos.

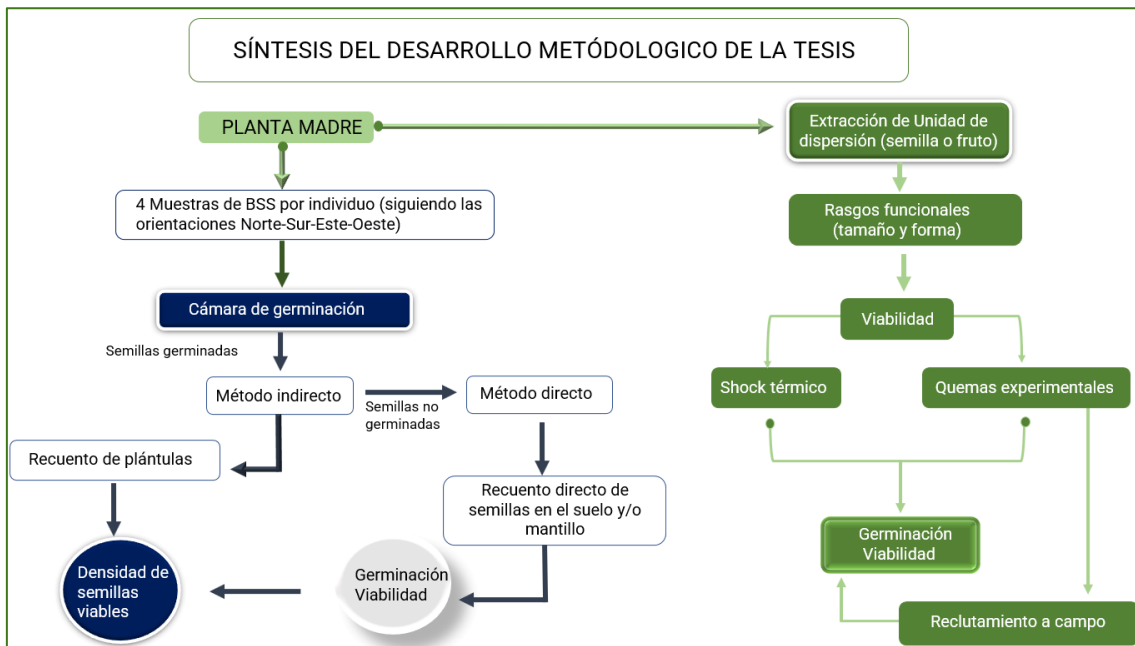


Figura 1.2. Diseño metodológico general para la tesis

### 1.4.1 Área de estudio

El área de estudio seleccionada para la presente tesis se encuentra en el Chaco Occidental o Semiárido, Argentina. La región del Chaco tiene clima estacional semiárido. La temperatura media anual es de 26°C, con precipitación media anual de 574 mm, concentrada de octubre a marzo (Boletta et al., 2006; Morello et al., 2012). El período de sequía se extiende desde abril hasta octubre, con gran amplitud térmica y déficit de humedad considerable. La temporada de fuego dentro de la región coincide con la temporada de sequía, acompañada de vientos calientes de dirección Norte y Noreste,

que facilitan la recurrencia de incendios (Kunst y Bravo, 2003). Los incendios de mayor severidad ocurren a finales de la temporada de sequía, en coincidencia con el aumento de temperaturas de primavera y la prolongada desecación de los combustibles (Kunst, 2011; Bravo et al., 2014). 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 por actividades humanas como quema de residuos o cambios en la interfase urbano-rural (Santacruz García, 2020)

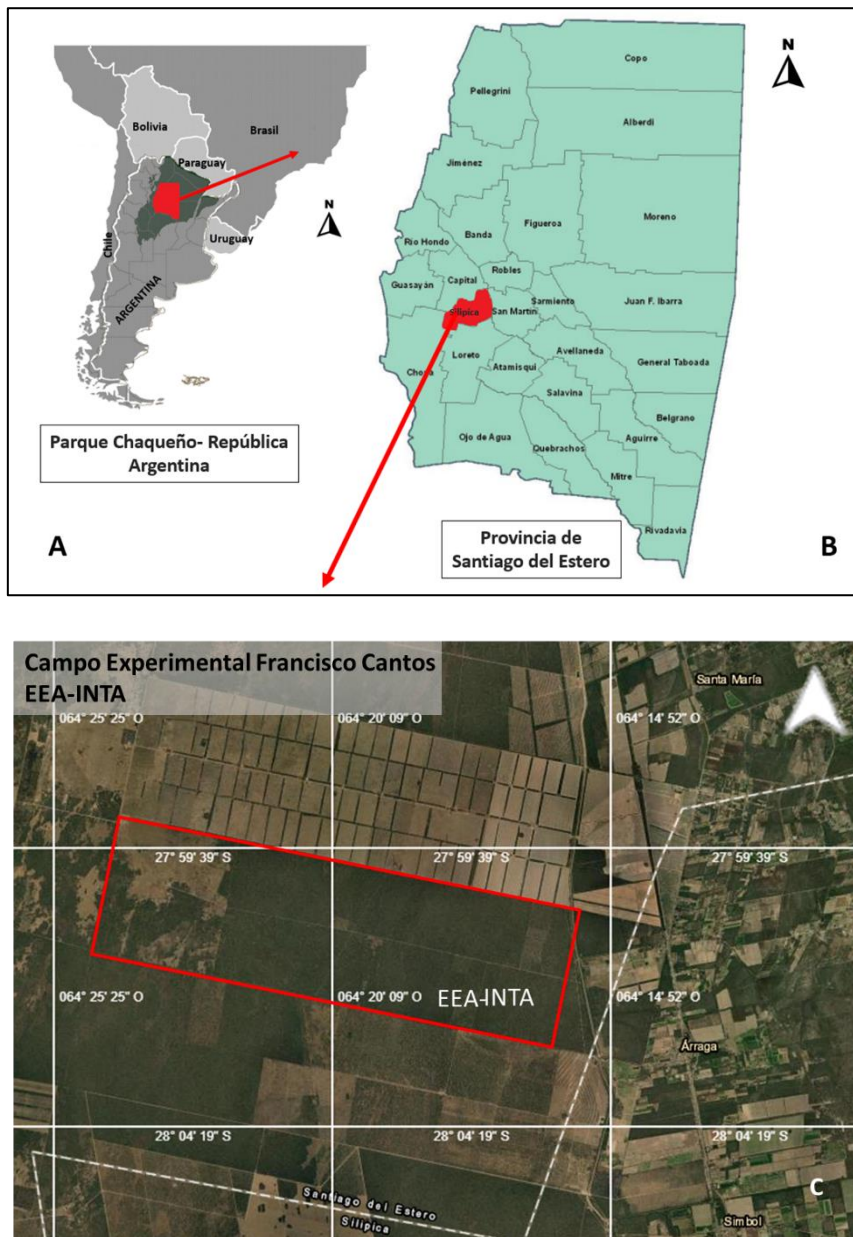
La vegetación típica de la región del Chaco Semiárido es el bosque xerófilo estacional que se caracteriza por presentar generalmente tres estratos, un dosel abierto dominado por *Schinopsis lorentzii* y *Aspidosperma quebracho-blanco*. Un estrato intermedio dominado por *Sarcomphalus mistol*; *Neltuma nigra*; *Vachellia aroma* (Gillies ex Hook. & Arn.) Seigler & Ebinger y *Senegalia gilliesii* (Steud.) Seigler & Ebinger. El estrato de bosque bajo está dominado principalmente por arbustos espinosos y subarbustos como *Condalia microphylla*, *Castela coccinea*, *Monteverdia spinosa*, *Celtis erhenbergiana* var. *ehrenbergiana*, *Ximenia americana* y varias especies no espinosas como *Atamisquea emarginata*, *Justicia* sp., entre otros (Giménez et al., 2011; Loto y Bravo, 2020).

#### **1.4.2 Sitios de muestreo**

Los sitios de muestreo se emplazaron en la Estación Experimental Agropecuaria (EEA) Francisco Cantos, perteneciente al Instituto Nacional de Tecnología Agropecuaria Santiago del Estero, (INTA, 28 ° 03' S 64 ° 15' E). (Fig. 1.3). Esta estación experimental presenta una superficie de aproximadamente 60 km<sup>2</sup> de un mosaico de praderas, sabanas, bosques y matorrales (Coria et al., 2016). Los bosques presentan una vegetación secundaria con una densidad promedio de leñosas arbustivas de 1650 leñosas.ha<sup>-1</sup>



(Silberman et al., 2015). Los parches de bosques que se encuentran en el sitio de estudio son representativos bosques del Chaco Semiárido (Loto y Bravo 2020). El estrato arbóreo superior se encuentra integrado por *S. lorentzii* y *A. quebracho-blanco* como especies principales. En el piso arbóreo intermedio se encuentran presentes *N. nigra*, *S. mistol* y en el piso arbustivo *V. aroma* y *S. gilliesii*. El suelo es un Haplustol éntico; con 43% de arena (2000-53 $\mu$ m), 49% de limo (53 - 2 $\mu$ m) y 8% de arcilla (<2 $\mu$ m) (Silberman et al., 2015).



**Figura 1.3.** Localización del área de estudio (A) Bosque Chaqueño, República Argentina. (B) Ubicación de la Provincia de Santiago del Estero en el Bosque Chaqueño (B) Localización del sitio de muestreo en la

Estación Experimental Francisco Cantos perteneciente al Instituto Nacional de Tecnología Agropecuaria (INTA).

### 1.4.3 Selección de especies

Las especies seleccionadas para este estudio son: *A. quebracho-blanco* (quebracho-blanco), *S. lorentzii* (quebracho colorado santiagueño), *S. mistol* (mistol), *N. nigra* (algarrobo negro), *Senegalia gilliesii* (garabato, teatín) y *Vachellia aroma* (tusca, aroma). Las mismas poseen gran importancia desde el punto de vista ecológico y productivo a escala regional (Brassiolo, 2005; Giménez et al., 2011). La selección de especies para el presente estudio considera sus representatividades (IVI)<sup>1</sup> en los diferentes estratos del bosque chaqueño (Araujo et al. 2008). La Tabla 1.1 muestra información para las especies leñosas seleccionadas, la familia botánica, estrato del bosque que representan en el área de estudio y sus unidades de dispersión (Giménez et al., 2011; Abraham de Noir de Noir y Bravo, 2014). La selección y mediciones de los caracteres funcionales de las unidades de dispersión de las especies se realizó siguiendo las recomendaciones de Thompson et al., 2003, Cornelissen et al., 2003, Pausas y Keeley, 2014 y Pérez Harguindeguy et al., 2013.

---

<sup>1</sup>IVI: Índice de valor de importancia. Consiste en la sumatoria de los valores relativo de densidad, frecuencia y dominancia e indica la importancia ecológica relativa de las especies de plantas en una comunidad (Soler et al., 2012).

**Tabla 1.1.** Especie, familia botánica, estrato del bosque que representan y unidades de dispersión de las especies nativas del chaco semiárido de Argentina, seleccionadas para la presente tesis.

<b>Especie</b>	<b>Familia Botánica</b>	<b>Estrato del Bosque</b>	<b>Unidad de dispersión</b>
<i>Aspidosperma quebracho blanco</i>	Apocynaceae	superior	semilla
<i>Schinopsis lorentzii</i>	Anacardiaceae	superior	fruto
<i>Sarcomphalus mistol</i>	Rhamnaceae	medio	fruto
<i>Neltuma nigra</i>	Fabaceae	medio	fruto
<i>Senegalia gilliesii</i>	Fabaceae	bajo/arbustivo	semilla
<i>Vachellia aroma</i>	Fabaceae	bajo/arbustivo	fruto

---

## CAPÍTULO 2

Caracterización del banco de semillas de seis especies leñosas en bosques del Chaco Occidental de Argentina con diferentes historias de uso

---



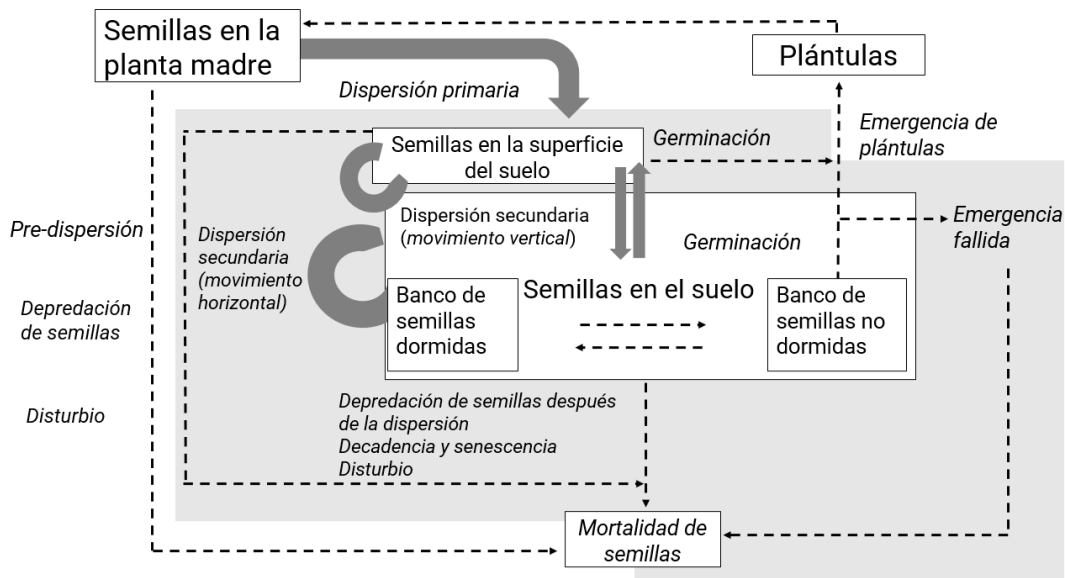
### **Caracterización del banco de semillas de seis especies leñosas en bosques del Chaco Occidental de Argentina con diferentes historias de uso**

#### **2.1 INTRODUCCIÓN**

Las comunidades boscosas sujetas a perturbaciones, tales como el fuego, dependen de su capacidad de resiliencia para poder recuperarse (Lipoma et al., 2017). En este sentido, los bancos de semillas cumplen un rol fundamental, ya que contribuyen de manera significativa a la recuperación de las poblaciones de plantas luego de un disturbio (Grime, 1989; Funes et al., 2001; Jankowska-Błaszczuk y Grubb, 2006; Lipoma et al., 2017). Los bancos de semillas del suelo (BSS) son las reservas de semillas maduras viables en el suelo (Thompson, 2000; Pausas, 2012). Poseen importancia ecológica y evolutiva en la dinámica de las poblaciones de plantas (Clemente et al., 2007; Ferrandis, 2019), pues mantienen la variabilidad genética, contribuyen a la formación de nuevos individuos no solo a nivel local sino también colonizando nuevas áreas (Thompson 2000), y son fuente de forraje para granívoros (Bertiller y Bisigato, 2005; De Souza et al., 2006). La dinámica de los BSS es compleja y su formación depende de varios factores tales como la producción de semillas, movimientos de dispersión (dispersión primaria y dispersión secundaria), depredación, patógenos, viabilidad y dormición, a distintas escalas espaciales y temporales (Clemente et al., 2007; Liang et al., 2019) (Fig. 2.1; Bochet, 2015). Thompson et al. (1997) clasificaron los BSS en transitorios o persistentes, según el período de tiempo en el que las semillas se mantienen viables. La persistencia de los bancos puede ser a corto y largo plazo (1 año o más de un año, respectivamente). Teniendo en cuenta la distribución vertical de las semillas en el suelo y la presencia de

las especies en la comunidad establecida. También, consideraron que los bancos con semillas en estratos superficiales tienen carácter transitorio, mientras que aquellos con semillas incorporadas al suelo presentan mayor persistencia. La persistencia puede variar entre especies poblaciones y depende de las características de las semillas y cómo se ven afectadas por el entorno biótico y abiótico. Desde un punto de vista funcional, el tiempo de permanencia en el BSS determinará la cantidad de reservas con que las especies contarán para su posterior reclutamiento, bajo condiciones regulares del ambiente o frente a situaciones post-disturbio (tanto a pequeña como a gran escala espacial) (Ferrandis, 2019). La densidad y calidad de semillas en el banco es un factor esencial en la dinámica temporal de las comunidades vegetales y, por lo tanto, su manejo y conservación son muy importantes para el mantenimiento de la diversidad florística y de la sustentabilidad social y económica de las unidades de vegetación (De Souza et al., 2006; Bravo et al., 2018). La densidad de semillas y la diversidad de especies en el BSS son consideradas indicadoras de la capacidad de resiliencia de las comunidades vegetales (Marinho Pereira et al., 2010; Lipoma et al., 2019). El primer paso en la formación del BSS es que las semillas presenten rasgos morfológicos que permitan su incorporación en el suelo, y que mantengan durante un determinado período de tiempo su viabilidad (Baskin y Baskin, 2014; Liang et al., 2019). Asimismo, al momento de analizar aspectos ecológicos para la restauración y conservación de la biodiversidad, es importante estudiar los rasgos de las semillas de las especies que componen las comunidades (Funes et al., 1999), particularmente aquellos que influyen en su persistencia dentro de BSS (Long et al., 2015). Por ejemplo, algunos rasgos exomorfológicos (tamaño, forma, presencia de apéndices, como alas, entre otros) permiten evaluar si las semillas poseen la capacidad de ingresar al suelo (Long et al.,

2015). La incorporación de las semillas al suelo hace una diferencia para los propágulos, ya que las pérdidas por degradación ambiental o predación pueden ser menores que las de las semillas que quedan expuestas en la superficie (Liang et al., 2019).



**Figura 2.1.** Modelo conceptual del destino de las semillas en y sobre el suelo (área gris) (tomado de Bochet, 2015) Los rectángulos representan el estado de la semilla (en estado de dormición, germinación, mortalidad), las flechas punteadas indican transiciones entre los estados de la semilla antes nombrados y los procesos se escriben en cursiva. El término "semilla" utilizado en todo el modelo y en el texto representa la diáspora o unidad de dispersión (semilla con estructuras de dispersión circundantes) (Tomado de Bochet, 2015).

Los principales rasgos funcionales considerados para evaluar la persistencia de semillas y/o unidades de dispersión pueden ser la dormición (física, fisiológica, morfológica), el tamaño (masa de la semilla) (Baskin, 2003; Leishman y Westoby 1998, Leishman et al., 2000; Long et al., 2015; Ribeiro et al., 2015), la forma (largo, ancho y espesor) (Funes et al., 1999; Pérez Harguindeguy et al. 2013; Ribeiro et al., 2015), la protección de la semilla dada por el fruto (Romero-Saritama y Pérez-Ruíz 2016) , y las características de la unidad de dispersión tales como los rasgos morfológicos: el apéndice, tipos y atributos aerodinámicos que pueden separarse o permanecer juntos controlando el entierro de

semillas (Du et al. 2007; Symes 2012). Todos ellos influyen en la potencialidad de incorporar las semillas al interior del suelo (Maddox y Carlquist 1985; Liang et al. 2019) y en la capacidad de sostener la viabilidad (persistencia en el banco de semillas) a pesar de períodos prolongados de sequía y altas temperaturas, como las que se presentan en zonas con características ambientales similares al área de estudio (Bochet, 2015).

En ecosistemas neotropicales semiáridos el conocimiento de los BSS sigue siendo escaso a pesar de la importancia de estos en cuanto a su funcionalidad como reserva de biodiversidad, y más aún en relación a disturbios (Lipoma et al., 2019; Bravo et al., 2018). El Chaco semiárido de Argentina se caracteriza por la presencia de disturbios frecuentes, tales como inundaciones y fuego, que afectan el modelado del paisaje de bosques, sabanas y pastizales (Bucher, 1982; Santacruz García, 2019). El BSS en bosques secos sin antecedentes de perturbación la riqueza y densidad de semillas varían en función de la dispersión de los propágulos (Lipoma et al., 2019) a lo largo de todo el año (Brasil Mendes et al., 2015). Esta variación se ve influenciada principalmente por las precipitaciones y la distribución espacial de las unidades de dispersión en la superficie del suelo (Souza et al., 2014; Brasil Mendes et al., 2015). En cuanto a los BSS y su relación a disturbios, Marinho Pereira et al., (2010), señalan la importancia e implicancia de los BSS en ambientes post-disturbio, en al menos cuatro procesos a nivel de población y comunidad: establecimiento de nuevos individuos, mantenimiento de la biodiversidad, el establecimiento de grupos ecológicos y la restauración de la riqueza de especies mediante la regeneración, luego de disturbios naturales o antrópicos. A pesar de la importancia de este reconocimiento, este tipo de análisis en bosques del Chaco semiárido es muy escaso (Bravo et al., 2018; Pérez Viscarra et al., 2018). Algunos trabajos han puesto



énfasis en evaluar la riqueza y la composición del banco de semillas de una comunidad, y de las diferentes unidades funcionales que lo conforman (Abdala, 2016; Pérez Viscarra et al., 2018; Lipoma et al., 2017, 2019). En general, en el BSS hay baja representatividad de la población de leñosas en pie (Abdala, 2016; Lipoma et al., 2019) y diferentes disturbios como el rolado<sup>2</sup>, la ganadería y el fuego, influyen en la disminución del BSS (Navall, 2012; Fortunato, 2017; Ibañez Moro, et al., 2021). Sin embargo, aún hay un vacío de información en cuanto a la dinámica espacial y temporal de BSS de las especies nativas del Chaco semiárido (Pérez Viscarra et al., 2018; Lipoma et al., 2019) y su relación a disturbios siendo esta información de base muy importante dadas las tasas de deforestación que se experimentan a nivel local (Vallejos et al., 2014; Aguiar et al., 2018) y regional (FAO, 2015; Hansen et al., 2013; GFW, 2019). El presente capítulo se centra en la caracterización del banco de semillas de seis especies leñosas representativas de los diferentes estratos de bosques nativos del Chaco semiárido con diferentes historias de uso, teniendo en cuenta principalmente los rasgos funcionales de las unidades de dispersión y su persistencia en la formación del banco de semillas del suelo y el efecto de disturbios en el tamaño del banco.

## 2.2 OBJETIVO GENERAL

Caracterizar el banco de semillas del suelo de seis especies de leñosas nativas del Chaco Occidental de Argentina, en bosques con diferentes historias de uso (condición de referencia y bosque con fuego y rolado).

---

<sup>2</sup> **Rolado:** Tratamiento mecánico diseñado para derribar y picar arbustos y árboles hasta unos 10 cm de diámetro del tronco principal, favorece el crecimiento posterior de especies herbáceas, y permite la aplicación de quemas prescritas como tratamiento de “seguimiento” (Kunst et al., 2012).

### 2.2.1 Objetivos específicos

- Evaluar los rasgos funcionales de las semillas o unidades de dispersión, y su relación con el enterramiento y persistencia según la fracción en el banco de semillas del suelo.
- Evaluar el tamaño del banco de semillas de seis especies leñosas en bosques con diferentes historias de uso (condición de referencia y bosque con fuego y rolado).

## 2.3 HIPÓTESIS Y PREDICCIONES

**Hipótesis del objetivo 1:** Los rasgos funcionales de las semillas o unidades de dispersión (tamaño y forma) se relacionan con la capacidad de enterramiento para la formación de banco de semilla del suelo y, junto a rasgos específicos como la dormición, contribuyen en su persistencia en el banco.

**Predicción:** Las semillas de las especies en estudio con menor masa, redondeadas y con dormición tendrán mayor capacidad de enterramiento para la formación y persistencia en los BSS en comparación a las semillas más grandes y con forma aplanada.

**Hipótesis del objetivo 2:** Las especies leñosas estudiadas forman bancos de semillas de persistencia variable, debido a que los disturbios como el fuego y los rolados remueven la biomasa y afectan negativamente el tamaño del BSS a causa de la disminución de sus poblaciones.

**Predicción:** El banco de semillas de las especies leñosas estudiadas será de menor tamaño en bosques disturbados en comparación a los mejor conservados.

## 2.4 MATERIALES Y MÉTODOS

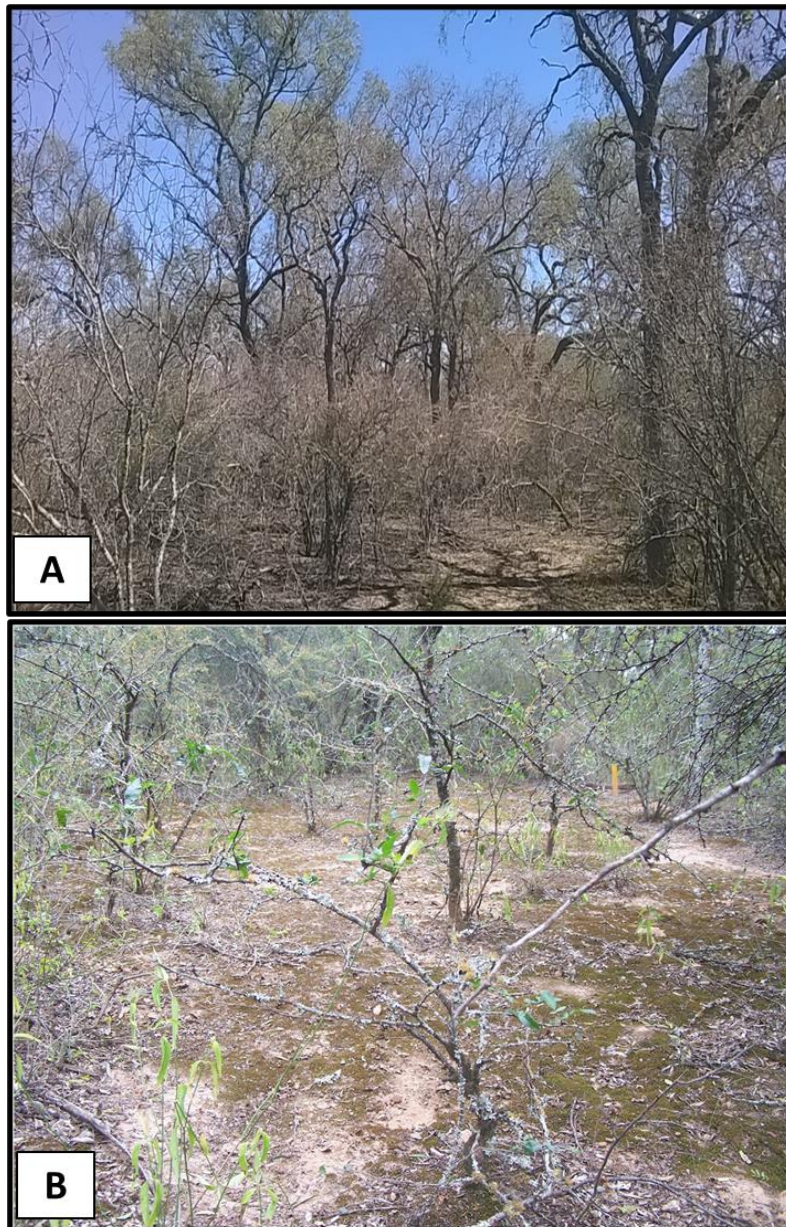
### 2.4.1 Selección del sitio de muestreo y especies

#### a) Selección del sitio de muestreo

Dentro del área de estudio mencionada en el capítulo 1, se seleccionaron dos sitios de bosques con diferentes historias de uso de la tierra, a partir de imágenes satelitales, de referencias de la Administración de la Estación Experimental Francisco Cantos (INTA), Provincia de Santiago del Estero, y de recorridos a campo (Bravo et al., 2010; Kunst et al., 2012; Navall, 2012; Coria et al., 2016; Santacruz García et al., 2019).

Los sitios se identificaron como: **a)** Bosque disturbado con fuegos no controlados y tratamientos mecánicos para la reducción parcial del estrato arbustivo (rolados de baja intensidad) (BFR), y **b)** Bosque conservado (BC) representando una condición de referencia, por no tener intervención humana en las últimas tres décadas (Bravo et al. 2001; 2006; 2008; Navall et al., 2012). Estos bosques con diferentes historias de uso representan pseudoréplicas, ya que no se dispone de otros sitios con características semejantes para establecer réplicas.

Tanto en BC, como en BFR (Fig. 2.2) se identificaron y georreferenciaron al menos diez individuos de cada una de las especies estudiadas. La selección de individuos consideró el estado de madurez reproductiva, las señales de buen vigor, estado fitosanitario (Pérez Harguindeguy et al. 2013), y abundante oferta de frutos.



**Figura 2.2.** Sitios de muestreo dentro del área de estudio seleccionada, para la caracterización del banco de semillas de 6 especies leñosas representativas del Chaco semiárido. Campo Experimental Francisco Cantos (INTA), Provincia de Santiago del Estero A) Bosque conservado (BC), representando situación de referencia, y B) Bosque disturbado con fuego y rolado (BFR).

### **b) Selección de especies**

Las especies leñosas seleccionadas para este estudio fueron: *Schinopsis lorentzii*, *Aspidosperma quebracho-blanco*, *Sarcomphalus mistol*, *Neltuma nigra*, *Senegalia gilliesii* y *Vachellia aroma*. La selección de especies tuvo en cuenta su representatividad en los diferentes estratos de bosques nativos del Chaco occidental argentino (Giménez et al.

2011, Fig. 2.2). La Tabla 2.1 muestra la familia botánica, las especies leñosas seleccionadas, el hábito de crecimiento, el estrato del bosque en el que se encuentran dentro del área de estudio, tipos de frutos, temporada de maduración, unidad de dispersión, y agentes dispersores (Giménez et al., 2011; Abraham de Noir de Noir y Bravo, 2014).

**Tabla 2.1.** Características de 6 especies de leñosas nativas del Chaco Occidental, seleccionadas para este estudio.

Familia	Especie	Hábito de crecimiento	Estrato del Bosque	Fruto	Temporada de maduración	Unidad de dispersión	Tipo de dispersión
Apocynaceae	<i>Aspidosperma quebracho-blanco</i>	árbol	superior	cápsula	Junio - agosto	semilla	anemócora
Anacardiaceae	<i>Schinopsis lorentzii</i>	árbol	superior	sámara	Junio - agosto	fruto	anemócora
Rhamnaceae	<i>Sarcomphalus mistol</i>	árbol	medio	drupa	Diciembre-enero	fruto	endozoocora
Fabaceae	<i>Neltuma nigra</i>	árbol	medio	legumbre indehiscente	Diciembre-enero	fruto	endozoocora
Fabaceae	<i>Senegalia gilliesii</i>	arbusto	bajo/ arbustivo	legumbre dehiscente	Enero - marzo	semilla	barocora
Fabaceae	<i>Vachellia aroma</i>	arbusto	bajo/ arbustivo	lomento	Enero - marzo	fruto	endozoocora



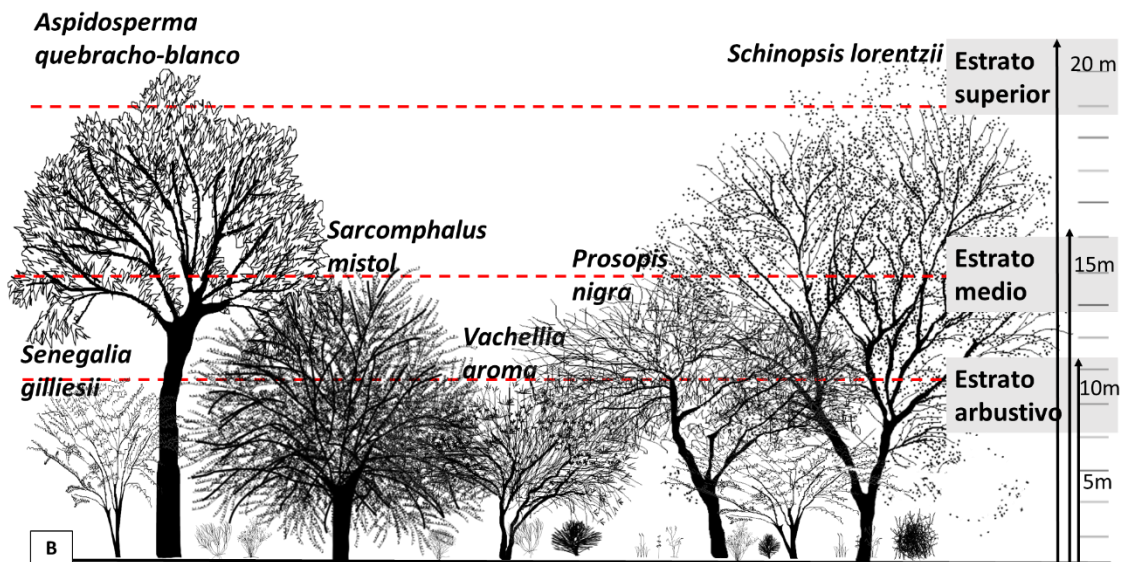


Figura 2.3. Perfil fotográfico (a) y perfil gráfico (Urdampilleta, 2020) (b) de los diferentes estratos de un bosque del chaco semiárido con sus especies vegetales más representativas.

#### 2.4.2. Rasgos funcionales de las semillas

Para la caracterización de los rasgos funcionales de los propágulos se consideraron a las unidades de dispersión de las especies, ya sea que se tratara de semillas aisladas o frutos completos (Abraham de Noir y Bravo, 2014) o con estructuras que no se desprendan fácilmente (Funes et al., 1999) (ej.: sámaras en *S. lorentzii*). Se recolectaron frutos maduros y sanos, de al menos 10 árboles maduros provenientes de poblaciones de las especies

estudiadas, dentro del área de estudio (Ribeiro et al., 2015). En las drupas de *S. mistol* se removieron epi y mesocarpo, dejando libre el endocarpo, considerando la degradación que suele experimentar naturalmente, en la fase de post-dispersión. Para las mediciones de rasgos funcionales (tamaño y forma) se midieron 50 semillas de cada una de las especies seleccionadas (*S. lorentzii*, *A. quebracho-blanco*, *S. mistol*, *N. nigra*, *S. gilliesii* y *V. aroma*) (Funes et al. 1999; Moles et al., 2000; Pérez Harguindeguy et al. 2013). En el caso de las sámaras de *S. lorentzii* y las semillas de *A. quebracho-blanco*, las mediciones de tamaño y forma incluyeron las proyecciones membranosas de las alas y para *S. mistol* se incluyó el endocarpo. Estas características se consideran importantes para la incorporación de las unidades de dispersión en el suelo u hojarasca. La descripción botánica morfológica de las semillas de las especies seleccionadas se muestra a continuación (Abraham de Noir y Bravo, 2014; Palacio y Roger, 2016 y Zuloaga et al. 2019).

***Aspidosperma quebracho-blanco***: Nombre vulgar: “Quebracho-blanco”. Pertenece a la familia Apocynaceae. Su fruto es una cápsula leñosa. Pueden presentarse hasta 45 semillas por fruto. Los mismos maduran de junio a agosto, coincidiendo con la estación seca de la región. Las semillas son suborbiculares, muy comprimidas rodeadas por un ala membranosa. El embrión se ubica en posición central. La unidad de dispersión es la semilla y se dispersa a través del viento (anemócora) (Fig. 2.4).

***Schinopsis lorentzii***: Nombre vulgar: “Quebracho colorado santiaguense” pertenece a la familia Anacardiaceae. Su fruto es una sámara subleñosa. El ala es oblonga con la porción seminífera ovoidea. Posee epicarpio delgado y endocarpo grueso y lignificado que forma una depresión, albergando una sola semilla. La época de maduración y caída

del fruto es de junio a agosto, coincidiendo con la estación seca de la región. La semilla es reniforme. La unidad de dispersión es el fruto (sámara), su dispersión es por el viento (anemócora), pero suelen permanecer largos periodos adheridos a la planta madre (Fig. 2.5).

*Sarcomphalus mistol*: Nombre vulgar: "Mistol". Pertenece a la familia Rhamnaceae. Su fruto es una drupa globosa, con endocarpo leñoso que puede contener hasta 3 semillas. Los mismos maduran de diciembre a enero, coincidiendo con el periodo de lluvia de la región. Las semillas son ovoides, comprimidas. La dispersión es endozoocora (Fig. 2.6).

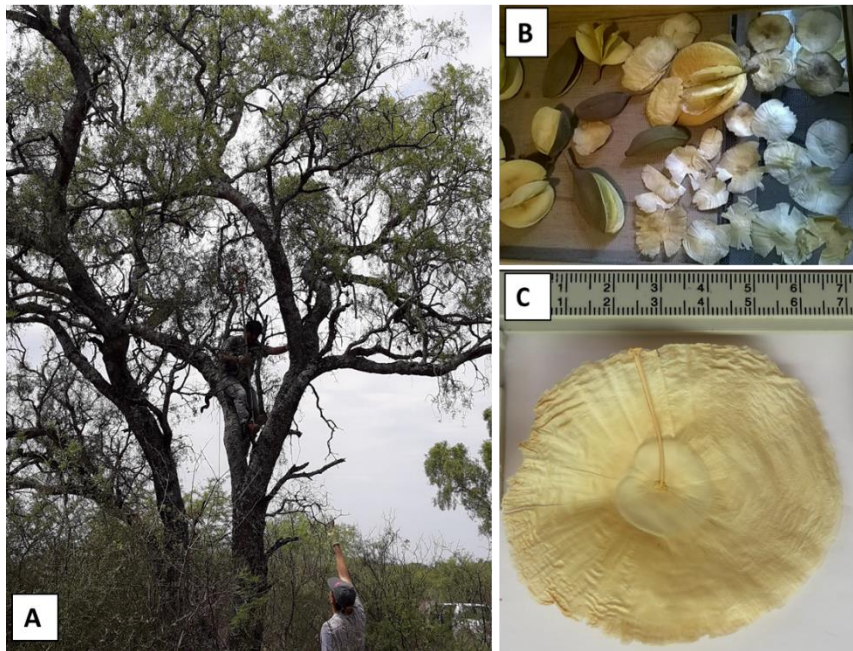
*Neltuma nigra*: *Nigra*: Nombre vulgar: "Algarrobo negro". Pertenece a la familia Fabaceae. El fruto es una legumbre indehisciente, amarillenta generalmente con manchas rojizo-violáceas, de pulpa dulce. La maduración del fruto es de diciembre a enero, coincidiendo con el periodo de lluvia de la región. Las semillas se encuentran encerradas en artejos monospermos, subcuadrangulares o subcirculares. Las semillas son ovoides, comprimidas lateralmente. La dispersión es endozoocora (Fig. 2.7).

*Senegalia gilliesii*: Nombre vulgar "garabato negro". Pertenece a la familia Fabaceae. Su fruto es una legumbre dehiscente, glabra, oblonga. Madura de enero a marzo, en coincidencia con la temporada de lluvias de la región. Sus semillas son de color verde oscuro, elipsoides, comprimidas lateralmente. La dispersión es barocora y la unidad de dispersión es la semilla (Fig. 2.8).

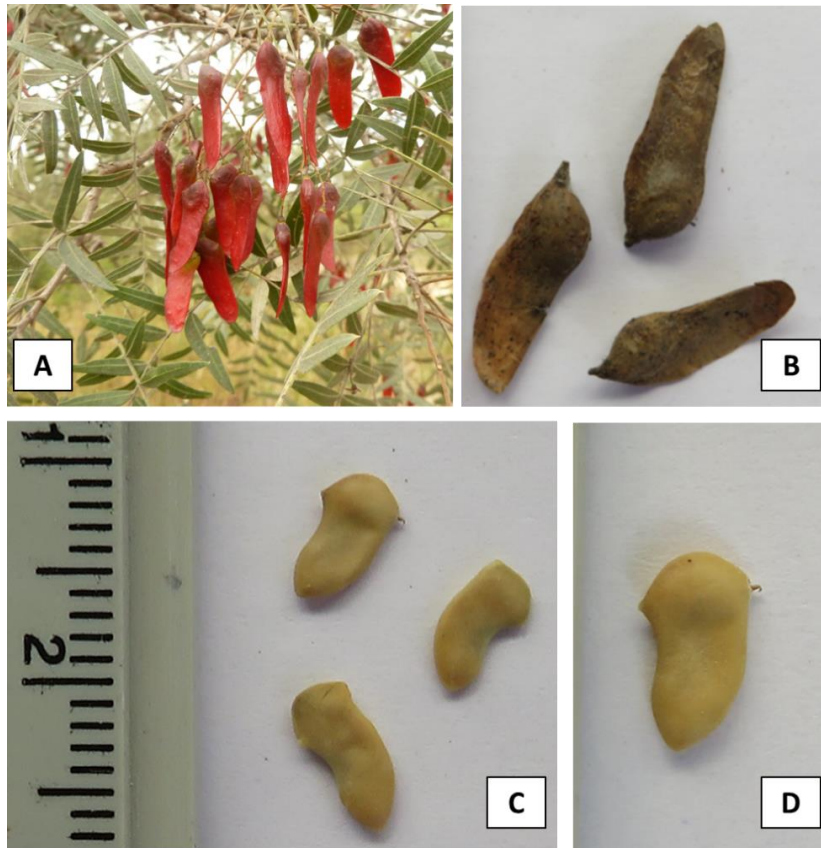
*Vachellia aroma*: Nombre vulgar "tusca". Pertenece a la familia Fabaceae. Su fruto es un lomento alargado, indehisciente de color castaño oscuro. El epicarpio es glabro, raramente pubescente, el mesocarpio y el endocarpo se tornan inconspicuos a la



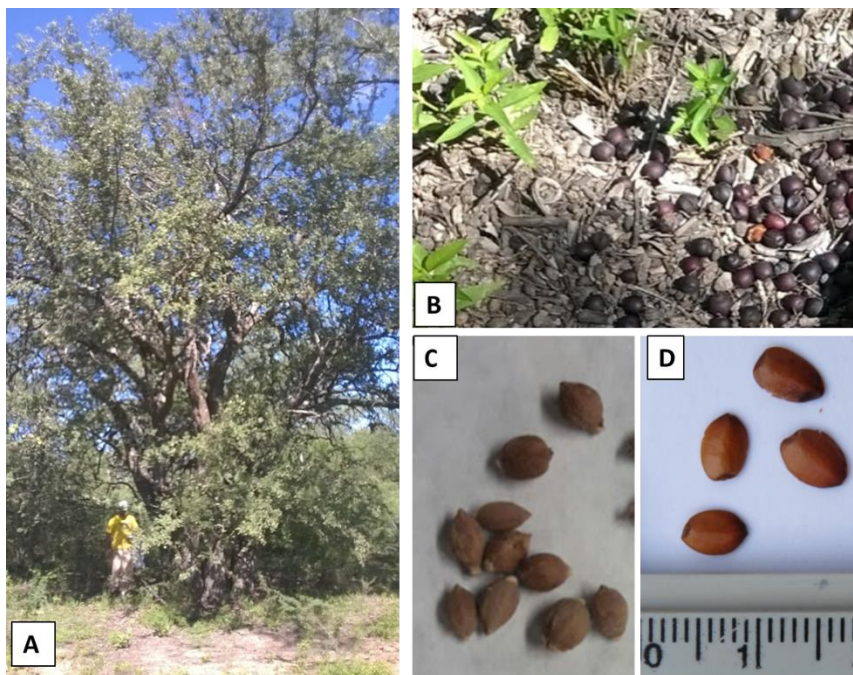
madurez del fruto. Los mismos maduran de enero a marzo, coincidiendo con la estación lluviosa de la región. Las semillas son redondeadas o lenticulares, brillantes, pardo oscuras. La dispersión es endozoocora y la unidad de dispersión es el fruto (Fig. 2.9).



**Figura 2.4.** *Aspidosperma quebracho-blanco*. **A.** árbol con frutos maduros. **B.** fruto maduro abierto con semillas. **C.** semilla.



**Figura 2.5.** *Schinopsis lorentzii*. **A.** Rama con frutos inmaduros. **B.** Detalle de sámaras. **C y D.** Detalle de semillas aisladas.



**Figura 2.6.** *Sarcomphalus mistol*. **A.** árbol con frutos maduros. **B.** drupas (fruto) dispersas en el suelo. **C.** endocarpos leñosos. **D.** semillas aisladas

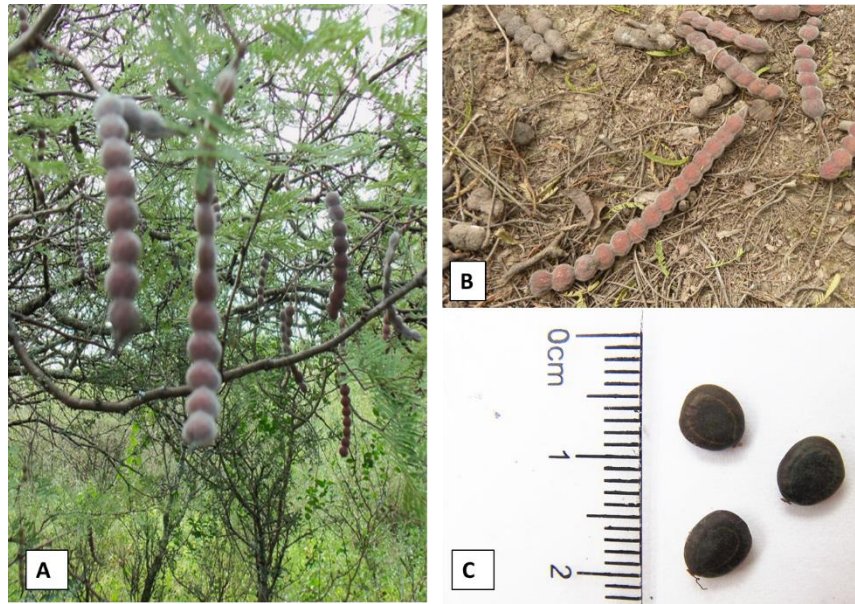




**Figura 2.7.** *Neltuma nigra*. **A.** rama con frutos maduros. **B.** artejos aislados. **C.** semillas aisladas.



**Figura 2.8.** *Senegalia gilliesii*. **A.** rama con frutos inmaduros. **B.** fruto maduro, dehiscente exponiendo sus semillas. **C.** semillas aisladas.



**Figura 2.9.** *Vachellia aroma*. **A.** rama con frutos maduros. **B.** fruto maduro en la superficie del suelo. **C.** semillas aisladas.

La caracterización del tamaño (masa) y la forma de semillas en *S. lorentzii*, *A. quebrachoblanco*, *S. mistol*, *N. nigra*, *S. gilliesii* y *V. aroma*. se ajustó a la metodología propuesta por Funes (1999) y Pérez Harguindeguy et al (2013), los autores mencionados definen un Índice de Forma, a través del promedio de las varianzas obtenidas de cada rasgo (largo, ancho y espesor), dividiendo el valor mayor por el menor; la varianza va de 0 a 1 y es adimensional (Pérez Harguindeguy et al., 2013). El mencionado índice indica valores altos y bajos de forma y ha sido empleado por Thompson et al., (1993), Funes et al., (1999) para caracterizar la forma de los propágulos y su influencia en la capacidad de enterramiento en el sustrato y por Lipoma et al., (2019). Las mediciones se hicieron con calibre digital con precisión 0,01mm y se pesaron en una balanza digital con precisión  $\pm$  10mg.

#### 2.4.3 Recopilación de datos para evaluación del tamaño del BSS

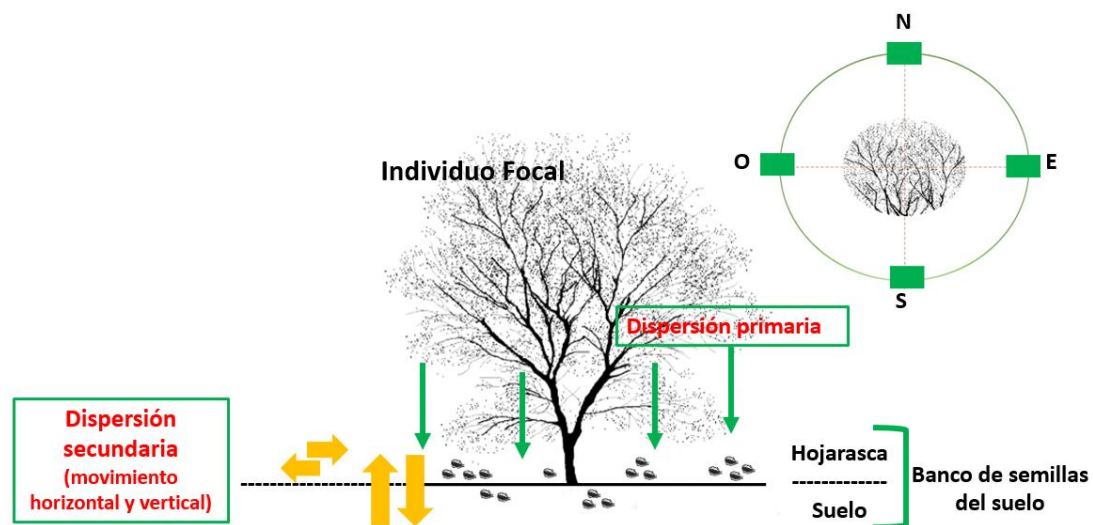
En cada sitio se evaluaron los bancos de semillas de *S. lorentzii*, *A. quebracho-blanco*, *S. mistol*, *N. nigra*, *S. gilliesii* y *V. aroma* durante dos temporadas reproductivas, 2016-2017 y 2017-2018, según calendario fenológico de cada especie (Tabla 2.1).

Para la recolección de las muestras se consideraron las dispersiones primaria y secundaria. Esta última, basada en el modelo conceptual de Bochet (2015) (Fig. 2.1) para ecosistemas áridos y semiáridos, donde se define la dispersión mediante el recorrido que realiza una semilla desde que se desprende de la planta madre hasta que germina; considerando *dispersión primaria* al primer lugar de aterrizaje y *dispersión secundaria* al movimiento vertical y/u horizontal de la semilla que le permite ingresar al suelo o desplazarse por medio de algún agente dispersor (Chambers y MacMahon, 1994; Bochet, 2015; Lipoma et al., 2019) y/o por sus características morfológicas.

#### **2.4.4 Recolección de muestras de suelo**

Se identificaron y georreferenciaron seis individuos de cada una de las especies estudiadas en BC y BFR, durante dos temporadas reproductivas de cada especie (Tabla 2.1); un total de 12 individuos por especie. Para la evaluación del tamaño del BSS se extrajeron bajo la copa de cada individuo focal cuatro muestras de suelo (Ferrerías et al. 2014; Ferrerías et al. 2015) a una distancia aproximada de 1,5 a 2 m. desde el tronco principal del individuo hacia los límites de la copa, siguiendo las orientaciones Norte-Sur y Este-Oeste, con el fin de obtener una muestra representativa de cada ejemplar (Fig. 2.10). Cada muestra de suelo consistió de un volumen de suelo de 13 cm de ancho x 21 cm de largo x 5 cm de profundidad, incluyendo dos niveles de distribución de semillas en el espacio vertical: 1) hojarasca; 2) capa de suelo hasta 5 cm de profundidad (Brasil Mendes et al., 2015). Cada una de las muestras recogidas del BSS se colocaron en

bandejas (Fig. 2.11 A) que fueron introducidas en bolsas de polietileno para ser trasladadas al laboratorio. Las muestras se manipularon lo menos posible para simular en laboratorio la ubicación de las semillas en la muestra, tal como se encontraban en las condiciones de campo. Por lo tanto, se consideraron en la muestra todas las semillas que se encontraban con y sin la cubierta del fruto. Se colectaron en total 576 muestras (6 especies x 6 ind. por especie x 4 muestras BSS x 2 sitios x 2 temporadas reproductivas). Una vez finalizada la primera etapa de evaluación (paso 1: método indirecto), estas muestras fueron fraccionadas en dos (suelo y hojarasca) para el análisis del espacio vertical (dispersión secundaria), por lo que se analizaron 1152 muestras de suelo en esta segunda etapa.



**Figura 2.10.** Representación esquemática de muestreo del banco de semilla del suelo bajo la copa del individuo focal, siguiendo las orientaciones N: Norte, S: Sur, O: Oeste y E: Este, tomando como centro el tronco principal del individuo.

Para seleccionar el método de estudio del tamaño del BSS, me basé en antecedentes en ambientes similares al área de estudio (Brasil Mendes et al., 2015; Ferreras et al., 2014;

Lipoma et al., 2019). Pugnaire y Lázaro (2000) y Brasil Mendes et al., (2015) señalan que, en áreas de bosques secos y con estacionalidad marcada, la dispersión de las semillas es heterogénea a lo largo del año, al igual que la disposición de las mismas en el espacio vertical. En el presente estudio se fijaron las fechas de toma de muestras de BSS de acuerdo al calendario fenológico disponible para las especies estudiadas (Martin et al., 1997; Abraham de Noir y Bravo, 2014) (Tabla 2.1).

En la mayoría de las investigaciones de BSS el número de semillas viables en el suelo se estima por la técnica de emergencia de las plántulas (Dalling et al., 1995) conocida comúnmente como Método Indirecto (MI). Esta técnica precisa del cultivo de las muestras de suelo, en condiciones de humedad y temperatura apropiadas, y cada plántula emergente se considera una semilla viable (Thompson y Grime, 1979; Dalling et al., 1995; Ferrandis, 2019). Sin embargo, esta técnica podría subestimar las densidades de semillas viables en las muestras de suelo al no considerar las semillas en estado de dormición (Simpson et al., 1989). Otro método muy utilizado, es el de extracción de semillas por tamizado del suelo, conocido comúnmente como Método Directo (MD). En el MD la evaluación de la viabilidad se determina por la prueba de presión y/o inspección visual, para corroborar la presencia de embriones (Borza et al., 2007; González y Ghermandi, 2012). Sin embargo, los factores limitantes en la eficacia de esta técnica son el tamaño de las semillas y su viabilidad (Ferrandis, 2019). Aun así, el MD es de fácil aplicación para la detección de semillas de especies de árboles y arbustos, teniendo en cuenta su tamaño y forma (González y Ghermandi, 2012), y también para los estudios focalizados en taxones concretos, de los se cuenta con información sobre la forma y tamaño de las semillas (posibilidad de identificación) (Ferrandis, 2019). Sin

embargo, a pesar de la frecuente utilización del MD, el mismo requiere de la evaluación de la viabilidad mediante el test de Tetrazolio (TZ) (Ferrandis, 2019).

Hasta el momento, estas técnicas se aplican de manera independiente, el MI puede conducir a una subestimación del tamaño de BSS al considerar solo las semillas que germinan durante el desarrollo del ensayo; mientras el MD sin prueba secuencial de viabilidad, puede sobreestimar el tamaño del BSS, dando por sentado que todas las semillas presentes son viables y por lo tanto pueden generar una nueva planta. En este trabajo llevamos adelante la determinación del tamaño y persistencia de BSS de las especies estudiadas, mediante la aplicación mixta y secuencial de los dos métodos, lo que representa un enfoque original y más preciso para estimar el banco de semillas efectivo de cada especie.

### **Paso 1: método indirecto**

Las muestras de suelo se dispusieron en cámara de germinación, con 27/30 °C y con 12/12 h luz/oscuridad (Prokopiuk y Chifa 2000; Baskin y Baskin 2014), con un riego inicial de 150 ml de agua durante 90 días (Fig. 2.11 B). Para lograr la determinación precisa de las plántulas de las especies estudiadas se realizaron en ensayos preliminares descripciones y se consultaron fuentes bibliográficas (Marino et al., 2008). El registro de plántulas germinadas en cada muestra, de la especie focal, se realizó cada 48 h. Las plántulas emergidas se retiraron de las muestras una vez identificadas. Los ensayos en cámara de germinación tuvieron una duración de 90 días. La falta de emergencia de plántulas del individuo focal en las muestras durante 2 semanas consecutivas, fue el criterio empleado



para concluir el ensayo de MI. Una vez retiradas las muestras de la cámara de germinación, se las procesó por el método directo (paso 2) (Fig. 2.12).

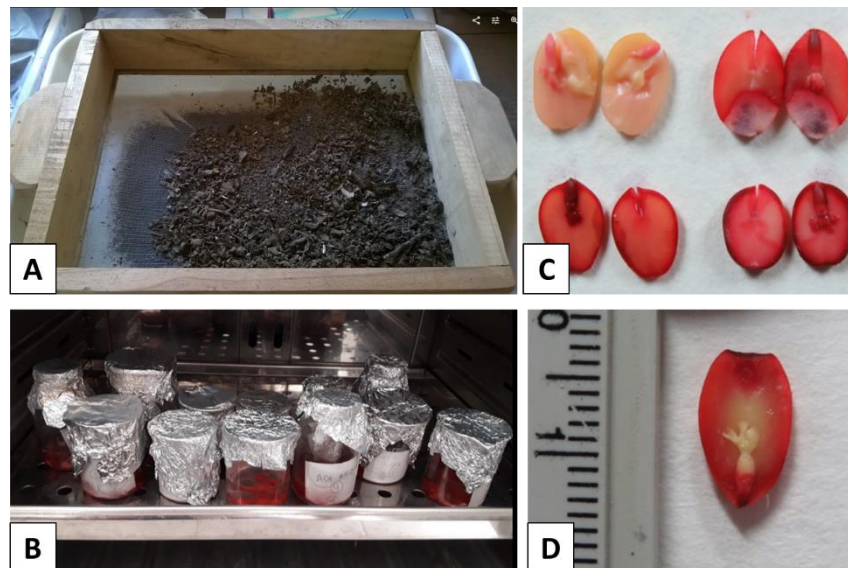


**Figura 2.11.** Método indirecto. **A)** Extracción de muestras de suelo en campo. **B)** Incubación de muestras extraídas del campo en cámara de germinación. **C)** Recuento de plántulas de *Schinopsis lorenzii*. **D y E)** Detalle de plántulas de *Schinopsis lorenzii* extraídas aplicando método indirecto.

## Paso 2: método directo (MD)

Las muestras provenientes del método indirecto, se secaron a temperatura ambiente para facilitar el proceso de tamizado. De cada muestra, se retiró la fracción de hojarasca y se tamizaron por separado suelo y hojarasca. En este paso del trabajo se planteó analizar además de la presencia de semillas viables no germinadas por método indirecto, la distribución de las semillas en las fracciones de suelo y de hojarasca, considerando la relevancia de estos datos en la persistencia del BSS y su relación con los rasgos funcionales. Para ello, se extrajeron y contaron las semillas de la especie focal presentes en cada una de estas fracciones, en cada muestra (Baskin y Baskin 1998). Luego se les

realizó a las semillas duras, no germinadas, la prueba de viabilidad con una solución de cloruro de 2,3,5-trifenil tetrazolio (TZ) para la determinación completa de densidad de semillas viables en cada muestra. Las semillas fueron hidratadas durante 24h y, a continuación, sumergidas en la solución de TZ durante 18h a 30°C. Luego de ser sumergidas a la solución de TZ, la evaluación se realizó cortando con un bisturí a cada semilla por la mitad, para exponer el embrión y observar su coloración. Los embriones que se tiñeron de rojo/rosa se consideraron viables y los embriones que no se colorearon, como no viables (Craviotto et al., 2008; ISTA 2015).



**Figura 2.12.** Método directo. **A)** Tamizado de las muestras de suelo. **B)** Inmersión en Tetrazolio de las semillas extraídas en la muestra. **C)** Y **D)** Semillas listas para evaluación de viabilidad.

## 2.5 ANÁLISIS DE DATOS

Para caracterizar la variación morfológica de las semillas entre especies se realizó un análisis de varianza (ANOVA); las medias obtenidas fueron comparadas de a pares mediante pruebas a posteriori de Tukey ( $p < 0,05$ ).

Se utilizó un modelo lineal generalizado y mixto (MLGM) para identificar diferencias en el tamaño del BSS (número de semillas viables.m<sup>-2</sup>) entre las seis especies en estudio (variación interespecífica). Para identificar diferencias de cada una de las seis especies bajo las distintas condiciones de sitio y año, se utilizó también un MLGM, empleando como variable respuesta el número de semillas viables.m<sup>-2</sup>, y como efectos fijos año, sitio y la combinación entre ellos. Al no cumplirse los supuestos de normalidad de los datos ni homogeneidad de varianzas, se utilizó la distribución binomial negativa, con función de enlace Log, empleado generalmente para modelar datos de conteos (Cano-Salgado et al., 2012). La selección de los modelos se basó en el criterio de Akaike (1972). Las medias obtenidas se compararon con el test a posteriori DGC (Di Rienzo et al., 2002).

Para evaluar diferencias entre el BSS de las fracciones hojarasca y suelo, en donde se ha registrado la presencia de ceros (germinación nula), se utilizó la prueba no paramétrica de Kruskal-Wallis.

## **2.6 RESULTADOS**

### **2.6.1 Rasgos funcionales de las semillas**

En la Tabla 2.2 se muestra el promedio,  $\pm$  DE del largo, ancho y espesor de 50 semillas de cada una de las seis especies estudiadas.

#### **Forma y Tamaño (masa)**

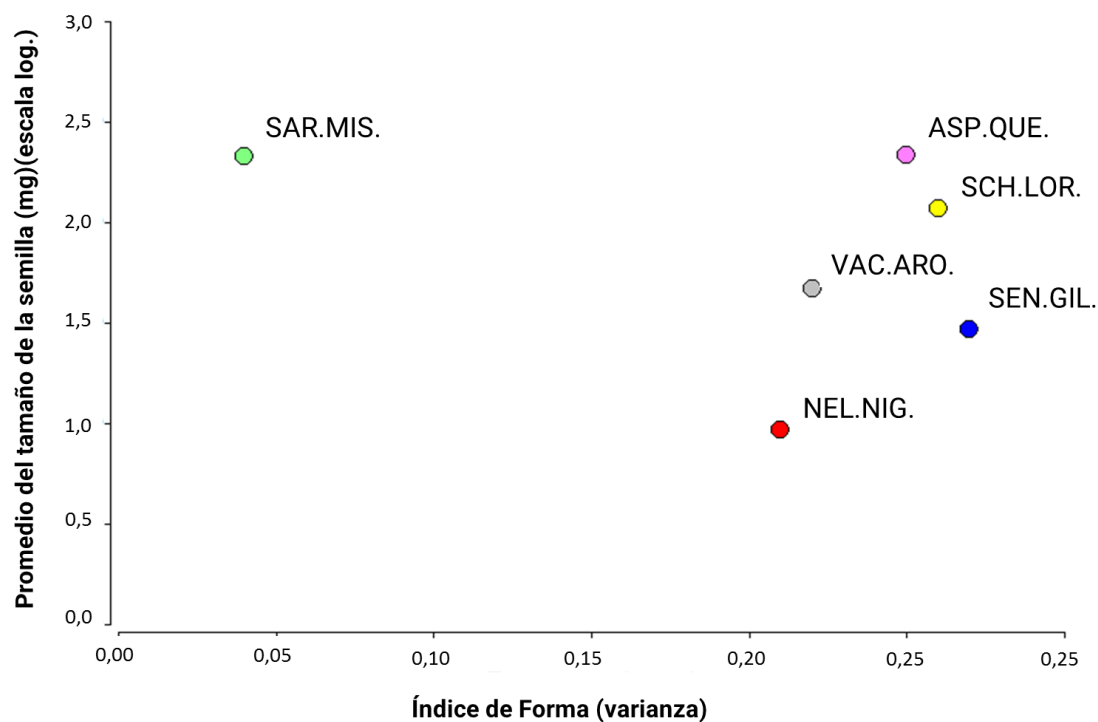
El tamaño (masa) promedio de las semillas de las especies estudiadas osciló entre 9,24 mg en *N. nigra* y 217,0 mg en *A. quebracho-blanco*, el índice de forma (varianza de las tres

dimensiones largo, ancho y espesor) osciló entre un mínimo de 0,04 en *S. mistol* y un máximo de 0,27 en *S. gilliesii* (Tabla 2.2).

**Tabla 2.2** Tabla resumen de mediciones morfométricas de seis especies leñosas nativas y su comparación para cada uno de los rasgos morfológicos cuantitativos. Letras distintas indican diferencias significativas entre especies (test de Tukey a posteriori;  $\alpha = 0,05$ ). Promedio del Índice de forma (varianza de las tres dimensiones de largo, ancho y espesor de la semilla) y tamaño (masa de la semilla) (N=50). Los valores referidos al índice de forma son adimensionales; el tamaño (masa) se expresa en mg.

Especie	Largo (mm)	Ancho (mm)	Espesor (mm)	Índice de Forma (varianza)	Masa de la semilla (mg)
<i>Aspidosperma quebracho-blanco</i>	58,69 ± 6,52 D	49,40 ± 5,11 D	0,33 ± 0,32 A	0,25	217
<i>Schinopsis lorentzii</i>	24,19 ± 1,42 C	7,87 ± 0,54 C	4,09 ± 0,40 D	0,26	117,6
<i>Sarcomphalus mistol</i>	9,07 ± 0,91 B	6,60 ± 0,84 B	6,38 ± 0,71 E	0,04	213
<i>Neltuma nigra</i>	5,47 ± 0,67 A	3,74 ± 0,46 A	1,49 ± 0,19 B	0,21	9,24
<i>Senegalia gilliesii</i>	7,71 ± 1,24 B	4,48 ± 0,45 A	1,64 ± 0,38 B	0,27	29,6
<i>Vachellia aroma</i>	5,73 ± 0,60 A	4,56 ± 0,35 A	2,64 ± 0,67 C	0,14	47

La variación del índice de forma en relación a la masa de las semillas se muestra en la Figura 2.13, donde se observa la segregación de *S. mistol* con endocarpos esféricos y mayor tamaño en comparación al resto de las especies estudiadas cuyas unidades de dispersión tienen forma comprimida y en algunos casos alas. Entre el grupo de especies con unidades de dispersión de forma comprimida, *S. lorentzii* y *A. quebracho-blanco* representan a las especies de mayor tamaño. Las 3 especies de Fabaceae, *V. aroma*, *S. gilliesii* y *N. nigra*, representan especies de peso intermedio a bajo respectivamente, en comparación con el resto de las especies en estudio.



**Figura 2.13.** Relación entre la masa (tamaño) y la forma de la semilla (varianza de las 3 dimensiones) en los propágulos de las seis especies estudiadas. Se indican de forma abreviada los nombres de las especies: (ASP.QUE.) *Aspidosperma quebracho-blanco*; (SCH.LOR.) *Schinopsis lorentzii*; (SAR.MIS.) *Sarcomphalus mistol*; (PRO.NIG.) *Neltuma nigra*; (SEN.GIL.) *Senegalia gilliesii*; (VAC.ARO.) *Vachellia aroma*. La forma está referida a unidad de dispersión (fruto) en SCH. LOR. y SAR.MIS. y a semillas en las otras especies.

## 2.6.2. Caracterización de los bancos de semillas de seis especies de leñosas del bosque del chaco semiárido

Independientemente de los años de muestreo y de los sitios de estudio se identificaron diferencias significativas en el tamaño de BSS (número de semillas viables.m<sup>-2</sup>) ( $p < 0,001$ ) entre las seis especies seleccionadas para este estudio (Tabla 2.4). Dos de las especies de *Fabaceae*, *N. nigra* y *V. aroma*, presentaron los mayores BSS entre las especies estudiadas. Las especies dominantes del dosel y estrato medio de bosques chaqueños, *A. quebracho-blanco*, *S. lorentzii* y *S. mistol* presentaron BSS significativamente menores que las especies

antes mencionadas, sin diferencias significativas entre ellas (Tabla 2.4). El banco de semillas de *S. gilliesii* es el de menor tamaño (1,0%), entre las especies estudiadas.

**Tabla 2.3.** Resultados del Modelo lineal general generalizado y mixto (MLGM) con distribución binomial negativa de la variación interespecífica del tamaño del banco de semillas (BSS) (número de semillas.m<sup>-2</sup>) de seis especies de leñosas nativas del Chaco (promedio + EE). Distintas letras indican diferencias de medias (test DGC  $\alpha=0,05$ ). Se indican los valores del estadístico de Fisher (F).

Especie	GL	F	Promedio Tamaño de BSS	E.E.	Nivel de significancia
	5	28,15			<0,0001
<i>Aspidosperma quebracho-blanco</i>			42,7	11,61	C
<i>Schinopsis lorentzii</i>			51,9	14,08	C
<i>Sarcomphalus mistol</i>			86,2	23,35	C
<i>Neltuma nigra</i>			672,7	189,7 0	A
<i>Senegalia gilliesii</i>			8,8	2,44	D
<i>Vachellia aroma</i>			211,0	40,00	B

El banco de semillas germinable de cada una de las especies en estudio bajo las diferentes condiciones de sitios y años de muestreo se muestran en la Tabla 2.5. *Aspidosperma quebracho-blanco*, *Schinopsis lorentzii*, *Neltuma nigra* y *Vachellia aroma* presentaron diferencias significativas en el tamaño de BSS entre sitios y años de muestreo ( $p=0,0013$ ;  $p=0,0006$ ;  $p=0,0020$ ;  $p=0,0449$ , respectivamente). En las especies *Sarcomphalus mistol* y *Senegalia gilliesii* no hubo diferencias significativas entre sitios ni entre años. El BSS de *Aspidosperma quebracho-blanco* y *Vachellia aroma* fue mayor en BFR en su segundo año de muestreo ( $105,3 \pm 35,2$ ;  $352,6 \pm 133,4$  semillas.m<sup>-2</sup>, respectivamente). El BSS de *Schinopsis lorentzii* también mostró el mayor BSS el segundo año de muestreo, pero solo en BC ( $97,7$

$\pm 30,5$ ), mientras que la especie *Neltuma nigra* presentó el mayor banco de semillas germinable el primer año de muestreo en BC ( $1569,0 \pm 847,0$  semillas.m<sup>-2</sup>).

**Tabla 2.4:** Resultados del modelo lineal generalizado con distribución binomial negativa. Modelo: Variable dependiente (tamaño del banco de semillas del suelo= número de semillas viables.m-2) efectos fijos (años 1 y 2 + sitios BC y BFR) y sus interacciones. Ref.: BSS= Banco de semillas del suelo; BC= bosque conservado, BFR= bosque sometido a fuego y rolado. Distintas letras indican diferencias de medias (test DGC  $\alpha=0,05$ ). Las letras mayúsculas indican diferencias entre sitios y las letras minúsculas indican diferencias entre años. Se indican los valores del estadístico de Fisher (F) y de la probabilidad de error (p) correspondiente.

Especie	Promedio tamaño de BSS ( $\pm$ EE)								F	p
	Primer año				Segundo año					
	BC		BFR		BC		BFR			
<i>Aspidosperma quebracho-blanco</i>	32,0 $\pm$ 10,9	<b>B</b>	12,2 $\pm$ 4,3	<b>B</b>	21,4 $\pm$ 7,3	<b>B</b>	105,3 $\pm$ 35,2	<b>A</b>	14	0,0013
<i>Schinopsis lorentzii</i>	22,9 $\pm$ 7,3	<b>Bb</b>	65,6 $\pm$ 20,5	<b>A</b> <b>a</b>	97,7 $\pm$ 30,5	<b>A</b> <b>a</b>	21,4 $\pm$ 6,9	<b>B</b> <b>a</b>	16,50	0,0006
<i>Sarcomphalus mistol</i>	73,4 $\pm$ 47,1		62,2 $\pm$ 31,0		110,0 $\pm$ 51,1		79 $\pm$ 37		0,03	0,8639
<i>Neltuma nigra</i>	1569,0 $\pm$ 847,0	<b>a</b>	736,3 $\pm$ 397,4	<b>a</b>	26,0 $\pm$ 13,0	<b>b</b>	518,9 $\pm$ 255,7	<b>a</b>	13,10	0,0020
<i>Senegalia gilliesii</i>	15,2 $\pm$ 12,6		12,2 $\pm$ 10,1		3,1 $\pm$ 2,6		4,6 $\pm$ 3,9		0,10	0,7115
<i>Vachellia aroma</i>	73,0 $\pm$ 27,9	<b>B</b>	254,9 $\pm$ 96,5	<b>A</b>	163,3 $\pm$ 61,9	<b>A</b>	352,6 $\pm$ 133,4	<b>A</b>	3,20	0,0449

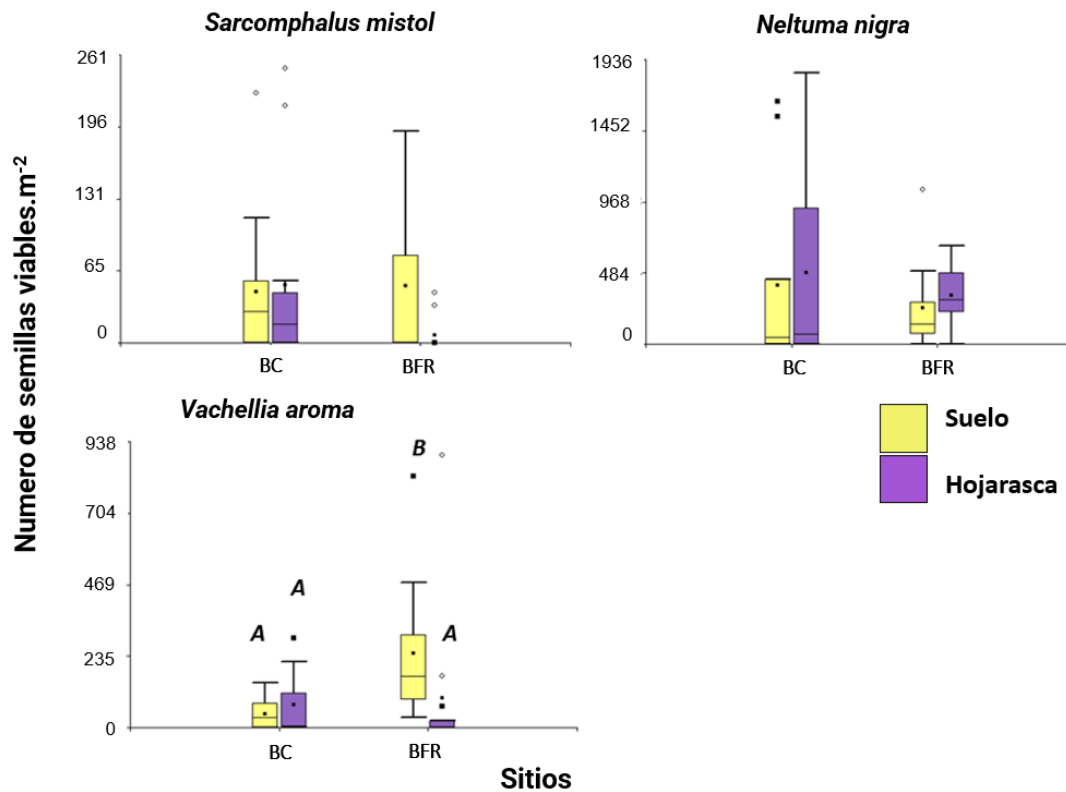
**Tabla 2.5:** Resumen del modelo lineal generalizado con distribución binomial negativa. Modelo: Variable dependiente (tamaño del banco de semillas del suelo= número de semillas viables.m-2) efectos fijos (años 1 y 2 + sitios BC y BFR) y sus interacciones.

Especie	Efectos fijos	Estimación	D. E	z-valor	Nivel de significancia
<i>Aspidosperma quebracho-blanco</i>	SITIO	-0,97	0,49	-1,98	0,0481
	AÑO	-0,41	0,48	-0,84	0,4005
	SITIO: AÑO	2,56	0,68	3,74	0,0002
<i>Schinopsis lorentzii</i>	SITIO	1,05	0,45	2,35	0,0188
	AÑO	1,45	0,45	3,24	0,0012
	SITIO: AÑO	-2,57	0,63	-4,06	<0,0001
<i>Sarcomphalus mistol</i>	SITIO	-0,17	0,7	-0,24	0,8124
	AÑO	0,41	0,74	0,55	0,5845
	SITIO: AÑO	-0,17	0,95	-0,17	0,8622
<i>Neltuma nigra</i>	SITIO	-0,76	0,76	-0,99	0,3212
	AÑO	-4,1	0,73	-5,58	<0,0001
	SITIO: AÑO	3,75	1,04	3,62	0,0003
<i>Senegalia gilliesii</i>	SITIO	-0,22	1,17	-0,19	0,8489
	AÑO	-1,61	1,19	-1,35	0,1756
	SITIO: AÑO	0,63	1,68	0,38	0,7076
<i>Vachellia aroma</i>	SITIO	1,25	0,54	2,32	0,0202
	AÑO	0,8	0,54	1,49	0,1357
	SITIO: AÑO	-0,48	0,76	-0,63	0,5292

### 2.6.3 BSS de las fracciones suelo y hojarasca

El número de semillas viables identificadas en las fracciones de suelo y hojarasca luego del MI varió entre las especies. No se encontraron semillas viables de *A. quebracho-blanco*, *S. lorentzii* y *S. gilliesii* en ninguna de las fracciones analizadas, en muestras provenientes tanto de BC como de BFR (Fig. 2.14). En las muestras de BSS correspondientes a *N. nigra* y *S. mistol* no se observaron diferencias significativas en el número de semillas viables entre las fracciones de suelo y hojarasca, dentro de un mismo sitio, ni entre sitios de diferentes historias de uso de la tierra ( $h=1,44$ ;  $p=0,68$  y  $h=3,96$ ;  $p=0,17$ , respectivamente) (Fig. 2.14). En *V. aroma* el número de semillas viables fue significativamente mayor en la fracción suelo del BFR ( $242,27 \pm 37,42$ ;  $h= 14,17$ ;  $p= 0,0017$ ) (Fig. 2.14).





**Figura 2.14.** Análisis comparativo del número de semillas viables.m<sup>-2</sup> en las fracciones suelo y hojarasca en bosque conservado (BC) y bosque fuego y rolado (BFR) de tres especies leñosas del Chaco Semiárido. Medias con letras distintas indican diferencias significativas (p<0,05).

## 2.7 DISCUSIÓN

En este trabajo se determina por primera vez el tamaño de BSS de seis especies de leñosas nativas representativas de los diferentes estratos del bosque chaqueño a nivel especie y el efecto de disturbios como rolados y fuego en el tamaño del BSS. La mayoría de los trabajos referidos al BSS de bosques chaqueños se han centrado en la riqueza y composición de los BSS a nivel comunidad (Abdala, 2016; Fortunato, 2017; Lipoma et al., 2019). La originalidad de este trabajo reside además en que por primera vez se emplean en forma secuencial los métodos indirectos y directos para determinación de BSS (Dalling et al., 1995; Ferrandis, 2019). Representa un avance significativo respecto a otros

estudios, donde se analizan densidad de propágulos viables, y de otros trabajos en los que no se estudian los efectos sinérgicos de disturbios como fuego y rolado.

Los rasgos funcionales de las semillas de las especies estudiadas coinciden en líneas generales con las descripciones de Araoz et al. (2004), Alsugaray y Carnevale (2006) y Abraham de Noir y Bravo (2014). El tamaño y el índice de forma de las unidades de dispersión determinados en ellas coinciden con los supuestos expuestos por Thompson et al. (1993) y Funes et al. (1999), en las floras británica y argentina, respectivamente. que asumen que semillas de tamaño grande (> a 3 mg.) y un índice de forma cercano a 0,3 no se incorporan al suelo, permaneciendo retenidas en su superficie o almacenadas en la hojarasca. Esto puede aumentar las probabilidades de pérdida de propágulos por depredación, y degradación ambiental, disminuyendo su persistencia en el BSS (Hulme 1998; Moles et al., 2000). Las semillas de *A. quebracho-blanco*, *S. lorentzii* y *S. gilliesii* son de un tamaño menor a 3 mg, pero con un índice de forma cercano a 0,3, lo que los autores antes mencionados describen como “semillas comprimidas lateralmente”. Esta forma podría limitar su incorporación al suelo, reduciendo la viabilidad (exponiéndolas a las condiciones locales) y su persistencia en el BSS. Thompson et al. (1993); Dalling et al. (2011) y Long et al. (2015) relacionan este patrón a especies con bancos de semilla transitorios. Los resultados en relación al tamaño y forma de los propágulos de estas tres especies de leñosas coinciden con las determinaciones del tamaño de sus BSS, que ubican a estas especies entre las de tamaño intermedio a bajo. Thompson et al. (1993), Bekker et al. (1998) y Lipoma et al. (2019) informaron que la relación masa / forma podría predecir la persistencia de la semilla en el suelo.

*V. aroma* y *N. nigra* presentaron valores intermedios en el índice de forma (0,14 y 0, 21 respectivamente) y tamaño menor a 3 mg. Estos rasgos seminales parecen otorgarles mayor facilidad de incorporación al suelo, pudiendo aumentar la persistencia en el BSS. Estos resultados coinciden además con los obtenidos en el estudio del tamaño del BSS, correspondiendo ambas especies a las de mayor tamaño de BSS entre las especies estudiadas. La mayor parte de los propágulos de estas especies se registraron a través del MD, corroborando mayor persistencia en el BSS.

Los propágulos de *S. mistol* fueron los únicos que presentaron morfología esférica a semiesférica, índice de forma cercano a 0, y tamaño < a 3 mg, lo que permite suponer una cierta capacidad de incorporación al suelo. Sin embargo, esta especie mostró tamaño intermedio de BSS, en comparación a las otras especies estudiadas, y antecedentes en relación a la viabilidad de esta especie sugieren que poseen BSS con persistencia en el corto plazo (Aráoz et al., 2004; Ibañez Moro et al. 2021).

Los resultados de este trabajo permiten aceptar la hipótesis sobre el efecto de los rasgos funcionales de las semillas en su capacidad de enterramiento y en la persistencia (mantenimiento de la viabilidad) de sus BSS. Sin embargo, la persistencia de los BSS de las especies estudiadas podría estar influenciada también por la presencia de dormición que podría prolongar su viabilidad (Long et al., 2015; Ibañez Moro et al., 2021), como es el caso de *V. aroma* y *N. nigra*, la persistencia por bajas tasas de predación (Ferrerías et al., 2015).

Todas las especies mostraron amplia variabilidad en el tamaño del banco de semillas entre los sitios de muestreo y años de muestreo. *N. nigra* y *V. aroma* son las especies que mostraron mayor BSS; ambas son especies características de los estratos intermedios y

bajos de los bosques chaqueños. Estas especies dispersan frutos completos mediante vía endozoocora, y sus semillas presentan cubiertas seminales duras y dormición (Funes et al., 2009; Venier et al., 2017) lo cual podría incrementar su potencial para formar BSS. Ibañez Moro et al. (2021) confirmaron la dormición y una tolerancia relativa al shock térmico en estas especies. Estas características seminales podrían representar un rasgo de valor adaptativo que les permite su reclutamiento aún en zonas afectadas por disturbios como el fuego y rolados (Ledesma et al., 2018; Ocampo Zuleta y Bravo, 2019) y cambios del uso de la tierra (Peco et al., 2006; Jaureguiberry y Diaz, 2015; Venier et al., 2017).

Las especies características del dosel de los bosques del Chaco semiárido, *A. quebracho-blanco* y *S. lorentzii* mostraron tamaños de BSS intermedios, con diferencias significativas entre años y entre los diferentes sitios, en coincidencia con antecedentes que indican la existencia de variabilidad interanual en la producción de frutos y semillas en estas especies (Alzugaray y Carnevale, 2008; Barberis et al., 2012). *S. gilliesii* fue la especie de menor BSS, respecto a las otras especies estudiadas lo que podría estar relacionado a su tipo de dispersión (barocora), a la predación de semillas (Ferrerías et al., 2015) y/o a la larga permanencia de los propágulos en el interior de los frutos, amarrados a la planta madre (Abraham de Noir y Bravo, 2014).

Las diferencias en el tamaño de BSS observadas en cuatro de las seis especies estudiadas (*A. quebracho-blanco*, *S. lorentzii*, *V. aroma* y *N. nigra*) entre sitios y años podrían estar relacionadas a diferentes requerimientos de las especies durante las fases de floración (Alzugaray y Carnevale, 2008) y fructificación, y a una persistencia diferencial en el BSS en condiciones de disturbio (Lipoma et al., 2019). Los resultados sugieren que el tamaño

de BSS de estas especies varía entre años y sin una tendencia que sea común a las cuatro especies, en relación al patrón de disturbios de los sitios, lo que refuerza la presunción del rol de las variables ambientales en los procesos de floración y fructificación (Fenner, 1992; Salazar et al., 2011). Los mayores BSS de *N. nigra* y *V. aroma* podrían estar relacionados a la dispersión de frutos completos (legumbres indehiscentes), que mantienen protegidas a las semillas de las condiciones ambientales que podrían influir en el mantenimiento de su viabilidad (riesgo de desecación, exceso de radiación, amplitud térmica diaria y estacional) (Ocampo Zuleta y Bravo 2019). El mayor número de propágulos viables observado en BSS de estas especies mediante MD indica que esas semillas mantienen la viabilidad al menos 90 días después de iniciado el ensayo. Venier et al. (2012b) e Ibañez Moro et al. (2021) confirmaron en respectivos estudios la existencia de dormición en estas especies, lo que podría contribuir al mayor tamaño de sus BSS (Baskin y Baskin, 2004; Long et al., 2015; Duncan et al., 2019).

El tamaño intermedio de BSS entre las especies del dosel y piso medio de bosques chaqueños (*A. quebracho- blanco*, *S. lorentzii* y *S. mistol*), y significativamente menor a las Fabáceas antes mencionadas, podría estar relacionado a la pérdida de viabilidad a un relativo corto plazo desde la dispersión. Algunos antecedentes indican que las especies características del dosel de los bosques chaqueños manifiestan una caída marcada de la viabilidad dentro del primer año desde la dispersión (Barchuck et al., 2000; Alzugaray et al., 2006; 2007; Barberis et al., 2012). Ibañez Moro et al. (2021) determinaron porcentajes de viabilidad del orden de 21 a 33 %, para estas especies, dentro de los mismos sitios de estudio. Por ello, las semillas de *A. quebracho-blanco* y *S. lorentzii* germinaron durante el período de incubación de las muestras de BSS (aproximadamente 90 días post-

dispersión) y se registraron en su totalidad por el MI, y no se encontraron semillas viables en el MD. Estos resultados podrían justificar las dificultades de la germinación de las semillas de estas especies a campo. Las semillas de *A. quebracho-blanco* y *S. lorentzii* maduran y se dispersan durante la estación seca de la región chaqueña (Abraham de Noir y Bravo, 2014), razón por la cual al llegar la época de lluvias (octubre a marzo), es más probable que hayan mermado su viabilidad, formando BSS con persistencia a corto plazo.

El mayor tamaño del BSS de *A. quebracho-blanco* y *V. aroma* en BFR parece indicar mayor tolerancia de estas especies a áreas abiertas, que les permitiría recuperar la estructura aérea y recargar el BSS luego del disturbio (Santacruz et al., 2021). Lo contrario se ha observado en *S. lorentzii* y *N. nigra* donde el mayor BSS se encontró en BC, lo que podría sugerir mayores requerimientos de humedad, menor tolerancia a elevados niveles de radiación y de remoción de biomasa, como los que se presentan en bosques disturbados por fuego y rolado (Ocampo Zuleta y Bravo, 2019; Navall, 2012). Si bien *N. nigra* es considerada una especie invasora de áreas abiertas, las condiciones ambientales de BC podrían favorecer la recuperación de la estructura aérea, la fructificación y la acumulación de semillas en el banco (Zhang et al., 2017).

La ausencia de diferencias significativas en el tamaño de BSS de *S. gilliesii* y *S. mistol* entre años y sitios de estudio podría estar relacionada a una gran adaptación de estas especies a la variabilidad ambiental generada por los disturbios en el ambiente chaqueño (Venier et al., 2012a; Tálamo et al., 2015), aunque corresponden a las especies de tamaño de BSS intermedio a bajo. Si bien, Abraham de Noir y Bravo (2014) y Venier et al. (2017) comunican que *S. gilliesii* dispersa sus frutos durante el periodo húmedo en bosques del

Chaco semiárido; en los sitios de estudio analizados en este trabajo se pudo observar la permanencia prolongada de los frutos en la planta madre. Por esta razón, es probable que el muestreo de BSS inmediatamente después de la fase de madurez de fruto no permite aún encontrar sus semillas en las muestras. Martín et al. (1997) define para esta especie un periodo de dispersión primaria (Bochet, 2015) desde marzo hasta principio de agosto, coincidiendo con la estación seca de este tipo de bosques.

## 2.8 CONCLUSIÓN

Los rasgos seminales de las especies estudiadas podrían influir en la capacidad de enterramiento de las semillas. Los tamaños y el índice de forma son los que podrían estar influyendo en la capacidad de enterramiento y en la persistencia del BSS. Las semillas de las especies dominantes del dosel *A. quebracho-blanco* y *S. lorentzii* de bosques Chaqueños; presentan dispersión (anemócoras) y rasgos funcionales de tamaño y forma similares: semillas de mayor peso y comprimidas lateralmente. Estas características podrían dificultar la incorporación de las semillas al suelo, y reducir su persistencia en el BSS. Un patrón similar se encontró en las semillas de *S. gilliesii*, especie representativa de estratos arbustivos del bosque nativo, con dispersión barocora. Los resultados en estas tres especies sugieren que forman bancos de semillas transitorios a corto plazo.

Las características de los rasgos funcionales de las semillas representativas de estratos medio y arbustivos de los bosques del Chaco semiárido, *S. mistol*, *N. nigra* y *V. aroma*, sugieren mayor capacidad de enterramiento y formación de banco de semillas de mayor persistencia que las otras especies estudiadas. Estas especies presentan dispersión endozoocora. Sin embargo, el tamaño de BSS de *S. mistol* indica pérdida de viabilidad a

corto plazo, mientras que *N. nigra* y *V. aroma* parecen verse favorecidas por la dispersión de frutos indehiscentes y mecanismos de dormición que les permite formar BSS de mayor tamaño y persistencia (mediano plazo).

Las seis especies de leñosas nativas estudiadas de bosques del Chaco semiárido presentaron diferencias en el tamaño de sus BSS, en bosques conservados y bosques con disturbios como fuegos y rolados. Se evidenció en cuatro especies diferencias significativas en el tamaño de BSS entre años, sin un patrón consistente entre ellas. A través del uso de la metodología mixta y secuencial (MI y MD), pudimos determinar con mayor precisión el tamaño de BSS al evaluar la viabilidad de las semillas no germinadas al finalizar el ensayo (90 días) y detectar cuáles semillas de las especies en estudio permanecían viables pasado un tiempo en el banco de semillas. Además, esta información se pudo corroborar a través del estudio de la influencia de los rasgos funcionales de las semillas en la capacidad de enterramiento y persistencia (viabilidad) en el banco. *N. nigra* y *V. aroma* son las especies de mayor BSS, *A. quebracho-blanco*, *S. lorentzii* y *S. Mistol* presentaron valores intermedios de BSS y *S. gilliesii*, fue la especie con menor tamaño de BSS.

El estudio de los rasgos funcionales de las semillas y del tamaño del BSS de las especies estudiadas permitió establecer que las semillas de especies del dosel de los bosques chaqueños, forman BSS de tamaño intermedio entre los valores máximos y mínimos observados entre *V. aroma* y *S. gilliesii* respectivamente. Sus bancos de semillas son de carácter transitorio, a corto plazo (dentro del primer año desde la dispersión). Las especies de Fabáceas *V. aroma* y *N. nigra*, poseen los mayores BSS, de persistencia mayor al resto de las especies estudiadas, con dormición, lo que podría facilitar su



reclutamiento en áreas disturbadas. *S. gilliesii* es la especie de menor BSS y baja capacidad de enterramiento y persistencia. Estos datos representan información relevante para el manejo forestal de los bosques chaqueños, ponen en evidencia la baja capacidad de las especies estudiadas para formar bancos de semillas persistentes y que el carácter transitorio a corto plazo les otorgaría baja capacidad de resiliencia a través de los mecanismos de reproducción sexual. Frente a eventos de disturbios y cambios acentuados en el uso de la tierra, como los que acontecen en la región en estudio, la resiliencia de estas especies podría depender mayoritariamente de la reproducción vegetativa.

---

## CAPÍTULO 3

Efectos de shock térmico en la germinación y supervivencia en semillas de cinco especies leñosas de la Región del Chaco

---



### **Efectos de shock térmico en la germinación y supervivencia en semillas de cinco especies leñosas de la región del chaco**

Este capítulo fue publicado en:

Flora, Volumen 275,2021, <https://doi.org/10.1016/j.flora.2020.151751>

#### **3.1 INTRODUCCIÓN**

Los estudios centrados en cómo los factores ambientales, como los incendios forestales, afectan la supervivencia y germinación de las semillas son esenciales para comprender los patrones de reclutamiento de especies vegetales y sus consecuencias en la dinámica y la resiliencia de la vegetación (Bradstock y Auld, 1995; de Luis et al., 2005; Donohue et al., 2010; Walck et al., 2011; Jimenez-Alfaro et al., 2016). En ambientes áridos y semiáridos, como los bosques secos tropicales, el reclutamiento a partir de semillas se convierte en un paso crítico de regeneración debido a la baja densidad del banco de semillas (Abdala, 2016; Lipoma et al., 2017) y los muchos filtros ambientales (clima, recursos del suelo, disturbios) y biológicos (competencia por los recursos, depredación; Cornelissen et al., 2003) que una plántula tiene que superar para establecer un nuevo individuo (Ocampo-Zuleta y Bravo, 2019). La fuerte estacionalidad, altas temperaturas, déficit hídrico y los incendios esporádicos representan los tipos de perturbaciones más comunes de los bosques secos tropicales, como los que ocurren dentro de la región del Chaco (Noy-Meir, 1985; Ocampo-Zuleta y Bravo, 2019). Por lo tanto, la producción de semillas tolerantes al estrés, con una estrategia de germinación para establecerse en las breves ventanas de oportunidad disponibles en estos ambientes, son características relevantes que se espera que ocurran en las especies nativas de ambientes tropicales

secos estacionales. La dormición de la semilla impuesta por estructuras impermeables como la cubierta de la semilla y el endocarpo del fruto (latencia física) puede considerarse un rasgo funcional que favorece la tolerancia de la semilla a condiciones ambientales adversas (Mohamed-Yassen et al., 1994; Salazar et al., 2011; Bhatt y Perez-García, 2016; Romero-Saritama y Perez Ruiz, 2016). La cubierta dura de la semilla protege los tejidos embrionarios de la desecación, particularmente en ambientes secos (Tweddle et al., 2003). Además, las cubiertas duras de las semillas pueden evitar la imbibición temprana y cambiar la germinación de las semillas a un momento más apropiado para el reclutamiento de la siembra (Baskin et al., 2000; Ooi et al., 2014). Esta característica también, contribuyen a la persistencia de las semillas en el banco de semillas del suelo y a la propagación de la germinación con el tiempo (Borghetti et al., 2019), lo que aumenta las posibilidades de establecimiento de las plántulas (Poschlod et al., 2013). Por otro lado, la resistencia de la cubierta seminal puede contribuir a proteger a los embriones de los efectos nocivos de las altas temperaturas alcanzadas durante un incendio (Ribeiro et al., 2015; Daibes et al., 2019). En ecosistemas propensos a incendios, la dormición puede romperse por los golpes de calor generados durante los incendios forestales (Herranz et al., 1998; Baskin y Baskin, 2004; Moreira y Pausas, 2012), permitiendo la imbibición y promoviendo la germinación de semillas en varias especies (Lloret et al., 2004; Lucas-Borja et al., 2018). Determinar cómo interfieren las altas temperaturas con las barreras físicas para la germinación entre especies coexistentes contribuye a comprender cuáles de esas especies son efectivamente tolerantes al calor y cómo los incendios frecuentes afectan sus patrones de reclutamiento (Moreira y Pausas, 2012; Ooi et al., 2014). Esta información es esencial para mejorar nuestra comprensión sobre los impactos del fuego en la resiliencia de la vegetación y para dirigir políticas

enfocadas en la conservación a largo plazo de la vegetación nativa (Dalling et al., 2011; Long et al., 2014; Ooi et al., 2014). Por lo tanto, es válido plantear la hipótesis de que las semillas que presentan dormición física también pueden ser tolerantes a altas temperaturas, y que el shock térmico generado durante un fuego podría estimular la germinación de especies presentes en el medio ambiente sometido a incendios (Paula y Pausas 2008; Zupo et al., 2016).

El Chaco representa una vasta región que cubre alrededor de 1 millón de kilómetros cuadrados distribuidos en Argentina, Brasil, Paraguay y Bolivia, y se caracteriza por un clima estacional, con veranos son calurosos y húmedos, mientras que los inviernos son secos y fríos. Bosques secos, sabanas y pastizales son fisonomías características que cubren gran parte del área del Chaco (Bucher, 1987). Los incendios forestales e inundaciones se consideran importantes perturbaciones naturales responsables del modelado del paisaje chaqueño (Bucher, 1982). Desde el último siglo, la frecuencia de incendios ha aumentado debido a las actividades humanas relacionados con el uso de la tierra y la deforestación (Bravo et al., 2010; Cardozo et al., 2011; Tálamo et al., 2012; Torrella et al., 2015; Basualdo et al., 2019). En particular, los bosques secos se consideran un ecosistema en peligro con alto interés de conservación debido a especies endémicas como las de los géneros *Schinopsis* y *Bulnesia* (Dinerstein et al., 1995). La vegetación nativa del Chaco muestra excelente aptitud para la regeneración por rebrote (Gurvich et al., 2005; Bravo et al., 2014; Loto y Bravo, 2020). A pesar de contar con estudios sobre la dormición de las semillas y sobre los requisitos físicos para la germinación de muchas especies leñosas nativas del Chaco argentino (p. ej., Pratolongo et al., 2003; Funes y Venier, 2006; Funes et al., 2007; Ferreras y Galetto, 2010; Bravo et al., 2011), estudios sobre

los efectos del fuego en la supervivencia de las semillas y la germinación son escasos. Jaureguiberry y Díaz (2015) clasificaron la respuesta de las semillas de especies nativas de la región del Chaco al fuego como sensibles, tolerantes o estimuladas, según porcentajes de germinación alcanzados después de los tratamientos de shock térmico, donde simulaban temperaturas del fuego. La evaluación de la respuesta de la germinación al shock térmico es fundamental para comprender mejor los impactos de los incendios en la estructura y diversidad de las comunidades vegetales de la Región del Chaco.

### **3.2 OBJETIVO GENERAL**

Evaluar en laboratorio el efecto de shock térmico en la germinación y supervivencia en semillas de las especies *Aspidosperma quebracho-blanco*, *Schinopsis lorentzii*, *Sarcomphalus mistol*, *Neltuma nigra* y *Vachellia aroma*.

#### **3.2.1 Objetivos específicos**

- Determinar si las semillas de las especies seleccionadas presentan dormición física impuesta por la cubierta de la semilla y / o las estructuras del fruto
- Evaluar el efecto del shock térmico en la supervivencia de las semillas y la germinación de cinco especies leñosas nativas del Chaco.

### **3.3 HIPÓTESIS Y PREDICCIONES**

**Hipótesis del objetivo 1:** La cubierta dura de la semilla y/o el endocarpo leñoso del fruto protege a los embriones del daño por shock térmico (Funes et al., 2009; Ribeiro y Borghetti., 2013).

**Predicción:** La presencia de dormición física protegerá a los embriones de los efectos de los golpes de calor.

**Hipótesis del objetivo 2:** El shock térmico puede romper la barrera física impuesta por la cubierta de la semilla/endocarpo del fruto y aumentar la germinación de semillas en varias especies leñosas (Gashaw y Michelsen, 2002; Paula y Pausas, 2008; Moreira y Pausas, 2012; Jaureguiberry y Díaz, 2015; Zupo et al., 2016).

**Predicción:** El shock térmico romperá la dormición física promoviendo la germinación de las semillas.

### 3.4 MATERIALES Y MÉTODOS

#### 3.4.1 Área de estudio

El área seleccionada para este estudio se ubica en el Chaco Occidental, Argentina. La región del Chaco representa el extremo suroeste de lo que antiguamente representaba la diagonal semiárida que cruzaba América del Sur conectando el Chaco con el bioma Caatinga en el noreste de Brasil (Prado y Gibbs, 1993; Pennington et al., 2000; Caetano et al., 2008; Moggi et al., 2015). La región del Chaco se encuentra bajo un clima estacional semiárido, con una temperatura media anual de 26 °C, y una precipitación media anual de 574 mm concentrada en la temporada de lluvias, que va de octubre a marzo (Boletta et al., 2006; Morello et al., 2012). Los bosques del Chaco suelen tener tres estratos, un dosel abierto dominado por *Schinopsis lorentzii* y *Aspidosperma quebracho-blanco*; un estrato intermedio dominado por *Sarcomphalus mistol*, *Neltuma nigra* y un estrato arbustivo/bajo dominado principalmente por arbustos espinosos y subarbustos como *Vachellia aroma*, *Senegalia gilliesii*, *Condalia microphylla*, *Castela coccinea*, *Monteverdia*

*spinosa*, *Celtis ehrenbergiana* var. *ehrenbergiana*, *Ximenia americana*, y especies no espinosas como *Atamisquea emarginata* y *Justicia* sp. entre otras (Gimenez et al., 2011; Loto y Bravo, 2020). Los sitios de muestreo se ubicaron en la estación experimental del Instituto Nacional de Tecnología Agropecuaria Santiago del Estero, (INTA, 28°03 S 64°15' E). La estación tiene aproximadamente 60 km<sup>2</sup> y presenta diferentes tipos de vegetación como pastizales, sabanas, bosques y matorrales (Coria et al., 2016).

### 3.4.2 Selección de especies y recolección de semillas

Las especies leñosas seleccionadas para este estudio fueron *A. quebracho-blanco*, *S. lorentzii*, *S. mistol*, *N. nigra* y *V. aroma*. Estas especies fueron seleccionadas según su representatividad en los diferentes estratos de bosques nativos del Chaco Occidental (Gimenez et al., 2011). Las familias de especies y los rasgos se muestran en la Tabla 3.1. Los frutos y semillas se recolectaron entre enero y diciembre de 2017, de al menos diez individuos adultos de cada especie seleccionados según su estado de salud, producción de semillas y accesibilidad (Alzugaray et al., 2006; Abraham de Noir de Noir y Bravo, 2014). El material se almacenó en bolsas de papel a temperaturas de 12°C ± 2°C para evitar el ataque de insectos (Jaureguiberry y Díaz, 2015), y el período de almacenamiento varió de uno a siete meses dependiendo de estudios previos relacionados con la longevidad de la semilla (Araoz et al., 2004; Alzugaray et al., 2006) Tabla 3.1.

**Tabla 3.1.** Características generales de las cinco especies leñosas del Chaco seleccionadas para este estudio: familia, hábito de crecimiento, tipo de fruto y características de dispersión y periodo de almacenamiento, previo a los ensayos, para las cinco especies en estudio.



Especies	Familia	Forma	Tipo de fruto	Unidad de dispersión	Tipo de dispersión	Estación de dispersión	Periodo de almacenamiento (meses)
<i>Aspidosperma quebracho- blanco</i>	<i>Apocinaceae</i>	Árbol	cápsula	semilla	anemócora	estación seca	1
<i>Schinopsis lorentzii</i>	<i>Anacardiaceae</i>	Árbol	sámara	fruto	anemócora	estación seca	1
<i>Sarcomphalus mistol</i>	<i>Rhamnaceae</i>	Árbol	drupa	fruto	endozoocora	estación lluviosa	6
<i>Neltuma nigra</i>	<i>Fabáceae</i>	Árbol	legumbre	fruto	endozoocora	estación lluviosa	7
<i>Vachellia aroma</i>	<i>Fabáceae</i>	Arbusto	lomento	fruto	endozoocora	estación seca	4

### 3.4.3 Análisis de viabilidad de semillas

La viabilidad de las semillas de los lotes de semillas fue evaluada por el tetrazolio (TZ) (ISTA, 2015) previo a los tratamientos de shock térmico. Para eso, las semillas se embebieron en agua destilada durante 24h, en placas de petri, sin escarificación. Después, las semillas fueron sumergidas en una solución de TZ al 1%, e incubadas en una cámara de germinación a 30°C, en oscuridad, durante 24 h. Se emplearon cuatro réplicas de 25 semillas para cada especie (ISTA, 2015). Pasado el tiempo de incubación, los patrones de tinción embrionaria fueron evaluados individualmente y clasificados en cinco clases de viabilidad siguiendo las descripciones de Craviotto et al. (2008). Como solo estaba disponible el mapa de viabilidad de semillas para *A. quebracho-blanco* (Alzugaray et al., 2006), se elaboraron mapas topográficos de viabilidad para las otras cuatro especies (Anexo 1)

### 3.4.4 Dormición y tratamientos de shock térmico

Teniendo en cuenta antecedentes que informaron la presencia de dormición en *S. mistol* y *V. aroma* (Araoz y Del Longo, 2006; Funes et al., 2009; Jaureguiberry y Diaz, 2015), se consideró en el presente estudio establecer dos controles, que consistieron en semillas

con escarificación mecánica, y semillas sin escarificación, con el fin de establecer si la ausencia de germinación obedecía a dormición física impuesta por la cubierta seminal, o el pericarpio del fruto (Tabla 3.2). Las semillas de *A. quebracho-blanco* no fueron escarificadas porque su cubierta seminal es delgada y no presentan dormición (Alzugaray et al., 2006). Para evaluar los efectos del shock térmico en las semillas se aplicaron cuatro tratamientos de calor durante 5 min en todas las especies, con temperaturas de 80°, 110°, 140° y 170° C (Oliveira et al., 2019). El tiempo de exposición a los tratamientos consideró la dureza de las cubiertas seminales y/o paredes de frutos de las especies seleccionadas para este estudio (Ribeiro et al., 2015). El rango de temperatura probado en el estudio tuvo en cuenta otros trabajos que evaluaron el efecto de shock térmico (Jaureguiberry y Díaz, 2015; Miranda et al., 1993) y un monitoreo de campo mediante quemas experimentales, que registraron temperaturas entre 70°C y 100°C dentro del suelo. Sin embargo, se registraron temperaturas superiores a 450°C sobre la superficie del suelo durante las quemas experimentales (observaciones personales). Para evaluar el efecto de los endocarpos en la resistencia al shock térmico, las semillas de *N. nigra* fueron expuestas a tratamientos de shock térmico de dos formas: semillas con endocarpo y semillas sin endocarpo. Se emplearon 60 semillas distribuidas en cuatro placas de petri de vidrio con 15 semillas cada una por tratamiento por especie (Ribeiro et al., 2015). Para cada tratamiento las placas de petri se colocaron en un horno con circulación y renovación de aire (MA-403, Marconi, Piracicaba, SP. Brasil), a las temperaturas mencionadas. Después de los tratamientos de calor, las semillas se sembraron en otras placas de petri, forradas con dos hojas de papel de filtro humedecido con agua destilada. A continuación, estas placas se colocaron en una cámara de germinación a 30°C con un fotoperiodo de luz de 12/12 (luz fluorescente blanca de 30

μmol). Las placas se controlaron cada dos días para verificar la humedad del papel y para contar y eliminar las semillas germinadas o con signos claros de degradación. Después de 35 días de incubación a 30°C, los endocarpos de *S. mistol* y los frutos de *S. lorentzii* sin signos de germinación se escarificaron con papel de lija (granulometría N=80). Los endocarpos y semillas de *N. nigra* y *V. aroma* se cortaron con una pinza en el extremo distal del embrión, para el mismo fin que el antes descrito (Tabla 3.2). Luego de esta escarificación se incubaron nuevamente en la cámara de germinación por más de 55 días. Después de 90 días, las semillas no germinadas se analizaron para determinar su viabilidad utilizando soluciones de TZ al 1% como se explicó anteriormente. De esta manera, verificamos si la cubierta de la semilla protegía al embrión de las exposiciones al calor y si el shock térmico promovió la ruptura de la dormición.

**Tabla 3.2.** Dormición de la semilla de las especies seleccionadas en el presente estudio basada en la literatura citada. Método de escarificación utilizado para el control escarificado y para superar la dormición de semillas tratadas por shock térmico después de 35 días de incubación en la cámara de germinación. Nuestros resultados en la dormición de semillas.

Especies	Dormición de la semilla (basada en la literatura)	Método de escarificación manual en control	Dormición de la semilla (nuestros resultados)
<i>Schinopsis lorentzii</i>	incierto	escarificación con lija de grano 80	sí
<i>Aspidosperma quebracho-blanco</i>	no (a)	no aplicado	sí
<i>Sarcomphalus mistol</i>	sí (b)	escarificación con lija de grano 80	sí
<i>Neltuma nigra</i> (con endocarpo)	incierto	corte con pinza	sí
<i>Neltuma nigra</i> (semilla)	incierto	corte con pinza	sí
<i>Vachellia aroma</i>	sí (c)	corte con pinza	sí

(a) Alsugaray et al., 2006; (b) Aráoz et al., 2004; (c) Venier et al., 2012

### 3.5 ANÁLISIS DE LOS DATOS

Los porcentajes de germinación se analizaron mediante un modelo lineal generalizado con tratamiento de shock térmico como principal factor fijo. Esta selección del modelo se basó en los criterios de Akaike (AIC). Para determinar la dinámica de germinación a lo largo del período experimental posterior a los tratamientos, se aplicó un método de supervivencia de Kaplan-Meier que consiste en un estimador no paramétrico de la función de probabilidad de supervivencia (Colosimo y Giolo, 2006; McNair et al., 2012). Este método es un estimador bien adaptado para probar eventos de germinación de semillas. Cada evento representa una semilla recién germinada, lo que reduce el número de semillas disponible para germinar en el siguiente tiempo. El eje de ordenadas registra el total de semillas en una proporción, que va de 1 a 0. El análisis de supervivencia permite comparar la germinación y su distribución en el tiempo y no como parámetros aislados como el porcentaje de germinación o el tiempo medio de germinación (Oliveira et al., 2019; Ramos et al., 2019). Todos los análisis estadísticos se realizaron utilizando InfoStat v. 2017 p (Di Rienzo et al., 2017).

### 3.6 RESULTADOS

#### 3.6.1 Viabilidad inicial y nivel de dormición de los lotes de semillas

La viabilidad inicial de las muestras de semillas varió del 21% en *A. quebracho-blanco* al 86% en *N. nigra*, pero, en general, estuvieron por debajo del 40% para la mayoría de las especies (Tabla 3.3). Dado que las semillas de *A. quebracho-blanco* poseen cubiertas de semillas permeables, nuestro estudio reveló que tienen algún nivel de dormición fisiológica (Tabla 3.3; Fig. 3.1). La escarificación promovió considerablemente la

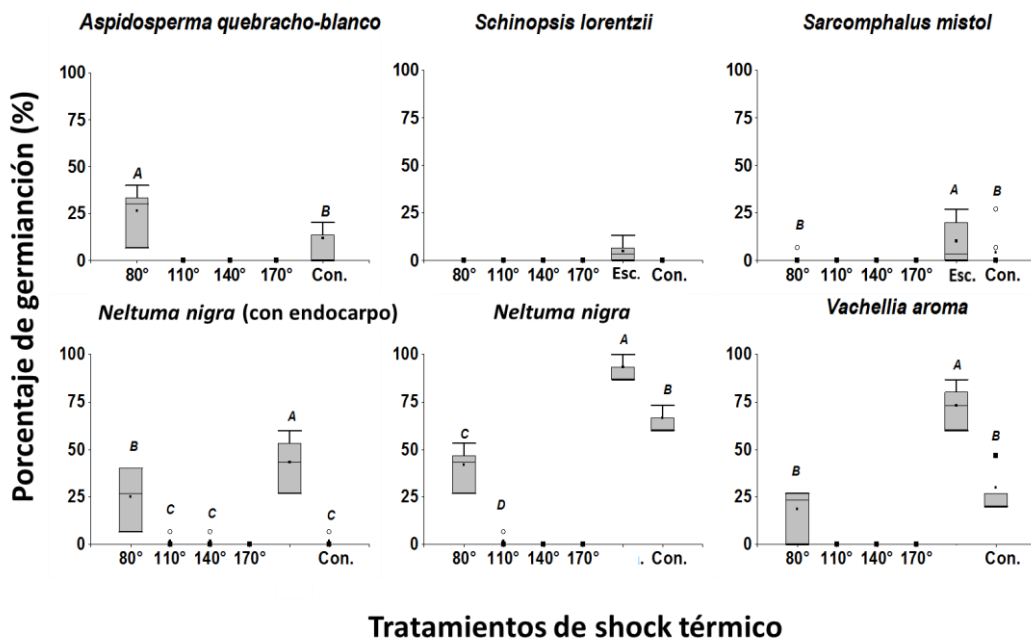
germinación de semillas de *S. mistol* y de *V. aroma*, lo que podría indicar que la imbibición de semillas en estas especies puede ser limitada por la pared del fruto y la cubierta de la semilla, respectivamente (Fig. 3.1). Las semillas de *N. nigra* tienen dormición física impuesta por el endocarpo del fruto y cubierta de la semilla (Fig. 3.1)

**Tabla 3.3:** Porcentaje de Viabilidad y germinación (promedio  $\pm$  SD) de semillas de cinco especies leñosas nativas de la Región del Chaco Argentino. viabilidad inicial; G1: Efecto del shock térmicos (80°, 110° y 140°C); G2: porcentaje de germinación después de escarificado a los 35 días de la siembra y VF: Viabilidad Final, porcentaje de semillas viables después de tratadas con TZ al final del experimento. El tratamiento de shock térmico de 170°C no se consideró en la Tabla porque a esa temperatura la germinación y la viabilidad final fueron nulas.

Especies	Viabilidad inicial (%)	Control			Control escarificado			80°C			110°C			140°C		
		G1	G2	VF	G1	G2	VF	G1	G2	VF	G1	G2	VF	G1	G2	VF
<i>Aspidosperma quebracho-blanco</i>	21,00 $\pm$ 9,45	11,66 $\pm$ 8,38	0 $\pm$ 0	0 $\pm$ 0	-	-	-	26,66 $\pm$ 14,40	0 $\pm$ 0	0 $\pm$ 0	0 $\pm$ 0	0 $\pm$ 0	0 $\pm$ 0	0 $\pm$ 0	0 $\pm$ 0	0 $\pm$ 0
<i>Schinopsis lorentzii</i>	33,00 $\pm$ 12,38	0 $\pm$ 0	0 $\pm$ 0	0 $\pm$ 0	5,00 $\pm$ 6,38	0 $\pm$ 0	0 $\pm$ 0	0 $\pm$ 0	0 $\pm$ 0	0 $\pm$ 0	0 $\pm$ 0	0 $\pm$ 0	0 $\pm$ 0	0 $\pm$ 0	0 $\pm$ 0	0 $\pm$ 0
<i>Sarcomphalus mistol</i>	28,00 $\pm$ 3,26	0 $\pm$ 0	6,66 $\pm$ 13,33	0 $\pm$ 0	20,00 $\pm$ 9,42	0 $\pm$ 0	0 $\pm$ 0	1,66 $\pm$ 3,33	0 $\pm$ 0	1,66 $\pm$ 3,33	0 $\pm$ 0	0 $\pm$ 0	0 $\pm$ 0	0 $\pm$ 0	0 $\pm$ 0	0 $\pm$ 0
<i>Neltuma nigra con endocarpo</i>	86,00 $\pm$ 4,00	1,66 $\pm$ 3,33	5,00 $\pm$ 6,38	1,66 $\pm$ 3,33	43,33 $\pm$ 15,86	0 $\pm$ 0	1,66 $\pm$ 3,33	25,00 $\pm$ 17,53	1,66 $\pm$ 3,33	6,66 $\pm$ 9,42	1,66 $\pm$ 3,33	0 $\pm$ 0	0 $\pm$ 0	1,66 $\pm$ 3,33	0 $\pm$ 0	0 $\pm$ 0
<i>Neltuma nigra semilla</i>	86,00 $\pm$ 4,00	66,66 $\pm$ 5,44	18,33 $\pm$ 10,00	0 $\pm$ 0	93,33 $\pm$ 5,44	0 $\pm$ 0	0 $\pm$ 0	41,66 $\pm$ 11,38	16,66 $\pm$ 8,60	16,66 $\pm$ 6,66	1,66 $\pm$ 3,33	0 $\pm$ 0	0 $\pm$ 0	0 $\pm$ 0	0 $\pm$ 0	0 $\pm$ 0
<i>Vachellia aroma</i>	80,00 $\pm$ 3,26	30,00 $\pm$ 11,54	45,00 $\pm$ 11,38	0 $\pm$ 0	73,33 $\pm$ 12,17	0 $\pm$ 0	0 $\pm$ 0	18,33 $\pm$ 12,61	60,00 $\pm$ 12,17	0 $\pm$ 0	0 $\pm$ 0	13,33 $\pm$ 5,44	0 $\pm$ 0	0 $\pm$ 0	0 $\pm$ 0	0 $\pm$ 0

### 3.6.2 Efectos del shock térmico sobre la viabilidad y la germinación de las semillas

Las pruebas estadísticas revelaron que los tratamientos de shock térmico impactaron la supervivencia y germinación en cuatro de las cinco especies estudiadas (Tabla 3.4). En general, las semillas de la mayoría de las especies mostraron algún nivel de tolerancia al shock térmico hasta 80°C; semillas de *S. mistol*, *N. nigra* y *V. aroma* mostraron una tolerancia considerable a esta temperatura germinando sin estar expuestas a escarificación mecánica. Además, las semillas de *A. quebracho-blanco* tuvieron su germinación estimulada a 80°C, siendo mayor que el control. Semillas de *S. lorentzii* fueron intolerantes a cualquiera de los tratamientos de shock térmico (Fig. 3.1). Nuestros estudios revelaron que las semillas de *N. nigra* tienen una buena tolerancia a 80°C, sin embargo, esta tolerancia no está totalmente determinada por el endocarpo del fruto (Fig. 3.1).



**Figura 3.1:** Efecto del shock térmico (80°, 110°, 140° y 170°C) sobre la germinación de semillas de cinco especies leñosas nativas de la Región del Chaco Argentino. Los tratamientos térmicos se aplicaron a las semillas por cinco minutos, luego se llevaron a cámara de germinación a 30°C. Los controles, no sometidos al calor, estaban constituidos por semillas intactas (Con.) y semillas escarificadas (Esc.). Letras diferentes indican diferencias significativas en los porcentajes medios de germinación alcanzados por cada especie sobre los tratamientos (prueba DGC;  $\alpha=0,05$ ).

**Tabla 3.4.** Resumen del Análisis de Modelos Generales y Lineales para los efectos del tratamiento térmico sobre el porcentaje de germinación de cinco especies leñosas del Chaco. Se indican los valores del estadístico Fisher (F) y de la probabilidad de error (p) correspondiente. Se indican los valores del estadístico de Fisher (F) y de la probabilidad de error (p) correspondiente.

Especies	Porcentaje de germinación		
	df	F	p
<i>Aspidosperma quebracho-blanco</i>	4	9,17	0,0006
<i>Schinopsis lorentzii</i>	5	2,45	0,0730
<i>Sarcomphalus mistol</i>	5	13,60	<0,0001
<i>Neltuma nigra</i> con endocarpo	5	13,08	<0,0001
<i>Neltuma nigra</i>	5	192,09	<0,0001
<i>Vachellia aroma</i>	5	45,16	<0,0001

### 3.6.3 Efecto del shock térmico sobre la dormición de las semillas

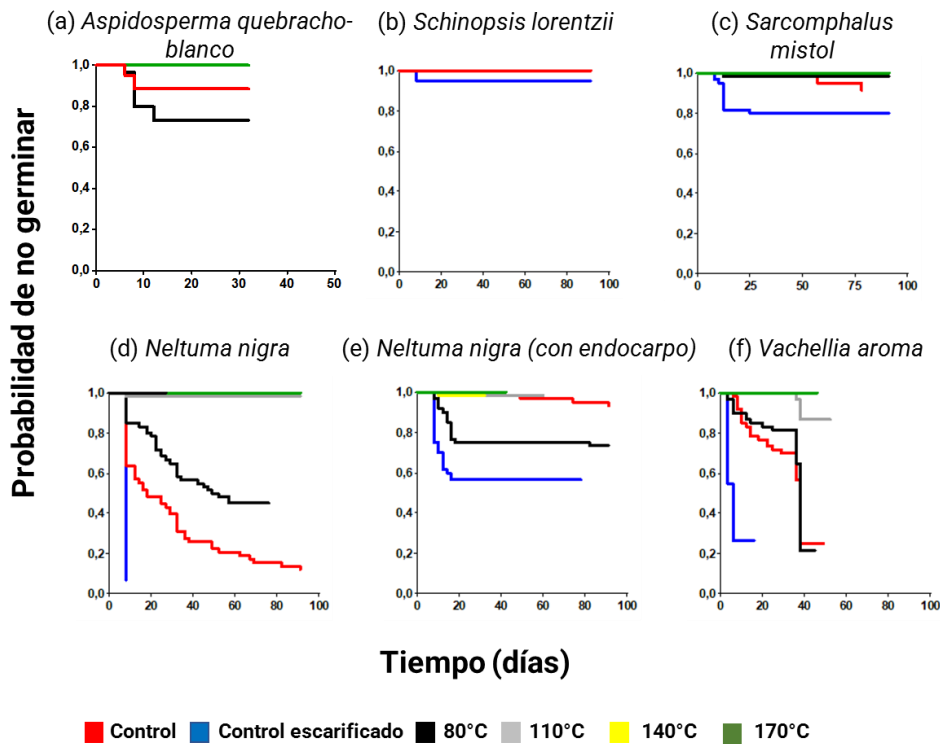
Después de 35 días de incubación, las semillas no germinadas fueron escarificadas (Tabla 3.3) para comprobar si todavía estaban inactivas o viables. Después de otros 55 días de incubación, encontramos que la escarificación fue eficaz para promover la germinación de solo tres de las cinco especies: *S. mistol*, *N. nigra* (semillas sin endocarpo) y *V. aroma* (Cuadro 4). La germinación aumentó ligeramente después de la escarificación entre semillas de *S. mistol* en el control, y tanto en el control como en el tratamiento de 80°C entre semillas de *N. nigra*. Semillas de *V. aroma* experimentaron un aumento en la germinación del 45%, 60% y 13%, respectivamente, en el control, y en los tratamientos



de 80°C y 110°C luego de la escarificación. Después de 90 días de incubación en cámaras de germinación, sólo unas pocas semillas de *S. mistol* y *N. nigra* (generalmente los que aún llevaban el endocarpo del fruto) eran viables en los tratamientos de 80°C (Tabla 3.4). Las semillas restantes de todas las demás especies estudiadas perdieron su viabilidad en el curso del experimento (Tabla 3.4).

#### **3.6.4 Análisis de supervivencia**

Las cinco especies cuya germinación se comparó después de los tratamientos de escarificación y los de shock térmico mostraron una variación en sus respuestas en la germinación luego de 90 días de incubación (Fig. 3.2). Las curvas de supervivencia de Kaplan-Meier se han utilizado para comparar estos resultados, y la probabilidad de encontrar una semilla sin germinar es una función inversa de su probabilidad de germinación. En general, observamos que la probabilidad de no germinar es más alta entre las semillas que fueron sometidas a shock térmico, y es más baja entre las semillas que fueron escarificadas, independientemente de si este tratamiento fue hecho al comienzo de los experimentos o después de 35 días de incubación a 30°C (Fig. 3.2). Las semillas de *A. quebracho-blanco*, *S. lorentzii* y *S. mistol* presentaron las mayores probabilidades de no germinar después de los tratamientos de shock térmico (alta susceptibilidad) mientras que las especies de Fabaceae mostraron probabilidades más bajas de no germinar, coincidiendo con los resultados que indican mayor tolerancia a los golpes de calor.



**Figura 3.2.** Probabilidad de no germinar en el tiempo de semillas de cinco especies leñosas nativas del Chaco argentino. Kaplan-Meier representa los estimadores de supervivencia para diferentes tratamientos de shock térmico (80°, 110°, 140° y 170°C) y para ambos controles (escarificados y no escarificados).

### 3.7 DISCUSIÓN

Los resultados revelaron diferentes respuestas en semillas de cinco especies leñosas del Chaco bajo tratamientos de shock térmico relacionados con la presencia de dormición física impuesta por la cubierta de la semilla y/o el endocarpo del fruto en algunas especies: la dormición física de la semilla se evidenció en dos especies y ausencia de dormición de semillas en las otras. A pesar del bajo número de semillas viables en las muestras recolectadas de poblaciones naturales, las semillas de *A. quebracho-blanco* mostraron disminución de la germinación en la mayoría de las temperaturas probadas, pero una pequeña fracción germinó a 80°C (un 17% más alto que las semillas del control) (Fig. 3.1). Considerando que las semillas presentan una cubierta seminal permeable, una

viabilidad inicial de 21% y una germinación alrededor del 11% entre semillas sin tratamientos de calor, nuestro estudio sugiere que las semillas de *A. quebracho-blanco* tienen algún nivel de dormición fisiológica, un patrón de este tipo aún no descrito en la literatura. Estudios previos revelaron que esta especie produce semillas tolerantes al fuego (Jaureguiberry y Díaz, 2015) y semillas sin dormición (Alsugaray et al., 2006). En incendios forestales y quemas experimentales realizadas en la misma área de estudio en la que se recolectaron las semillas, la temperatura del aire alcanza valores superiores a los 80°C (Bravo et al., 2014; Ledesma et al., 2018), generalmente carbonizando las semillas. Sin embargo, las temperaturas del suelo de las zonas quemadas pueden llegar a 80°C al mediodía (datos no publicados), lo que sugiere que el estímulo a la germinación en *A. quebracho-blanco* podría estar relacionada con las condiciones ambientales posteriores al incendio.

La alta viabilidad, pero los bajos porcentajes de germinación observados entre semillas no escarificadas con endocarpo de *N. nigra* en contraste con la germinación considerablemente alta alcanzada por las escarificadas revelan la presencia de dormición física entre las semillas de esta especie. La dormición física impuesta por una cubierta dura de la semilla se informó anteriormente para otras especies de *Neltuma* (Jurado y Flores, 2005; De Villalobos et al., 2002; Bravo et al., 2011; Majd et al., 2013). Las respuestas de germinación considerablemente altas y la alta viabilidad después del shock térmico de 80°C entre semillas de *N. nigra* sugieren que sus semillas presentan cierto nivel de tolerancia a estas temperaturas, y que las semillas portadoras de endocarpo pueden incluso ser estimuladas por las temperaturas del suelo posteriores al incendio. Se demostró que el endocarpo del fruto representa una barrera física para la imbibición,

pero no aísla eficazmente a los embriones de los golpes de calor. Ribeiro y Borghetti (2013) mostraron que las semillas forestales suelen ser menos tolerantes a temperaturas superiores a 140°C que las semillas de sabana, lo que en el presente estudio podría estar relacionado con patrones de perturbación en áreas donde *N. nigra* prospera.

La falta de germinación después de los tratamientos de shock térmico indica que semillas de *S. lorentzii* no son tolerantes al shock térmico y que la escarificación realizada no fue suficiente para promover la germinación. Por otro lado, la escarificación incrementó los porcentajes de germinación entre semillas de *Sarcomphalus mistol*, y las semillas presentaron una baja tolerancia a 80°C (Fig. 3.1). Tanto *S. lorentzii* como *S. mistol* dispersan frutos indehiscentes que poseen endocarpo leñoso, que se espera que retrase la imbibición de la semilla. Baskin y Baskin (2014) y Pereira et al. (2016) mencionan que este rasgo es común entre las especies de las familias *Anacardiaceae* y *Rhamnaceae*. Araoz et al. (2004), Araoz y Del Longo (2006) y Giamminola et al. (2012), informaron que la dormición física impuesta por el endocarpo del fruto de *S. mistol* previene la germinación de semillas y la emergencia de plántulas de esta especie. Además, Dorji y Namgyal (2015) informan que la viabilidad en especies de *Sarcomphalus* disminuye después de cuatro meses de almacenamiento. A pesar de la baja viabilidad detectada en semillas frescas de *S. mistol* (<30%), los bajos porcentajes de germinación observados en semillas de esta especie después del calor indican que las mismas no toleran el shock térmico y que estos tratamientos no rompen la dormición física impuesta por el endocarpo leñoso. Las semillas de *S. lorentzii* son completamente intolerantes al shock térmico y el endocarpo del fruto no protegió a los embriones (Fig. 3.1).

Las semillas de *V. aroma* presentaron dormición física y la escarificación promovió significativamente su germinación, estos resultados concuerdan con Venier et al. (2017). Es decir, se encontró un aumento considerable en los porcentajes de germinación de estas semillas después de la escarificación, y se evidenció que las mismas poseen un considerable nivel de tolerancia a los tratamientos térmicos de 80° y 110°C (Tabla 3.3). Estudios anteriores revelaron que estas especies toleran temperaturas de hasta 100 °C (Jaureguiberry y Díaz, 2015), siendo *V. aroma* anteriormente clasificada como especie tolerante al fuego. Sin embargo, el muy bajo porcentaje de germinación y viabilidad después del shock térmico de 110 °C (Tabla 3.3) muestran que las semillas de *V. aroma* no toleran temperaturas más altas que la antes mencionada. Este estudio también reveló que las altas temperaturas no son suficientes para superar su dormición física, y que la cubierta de la semilla no aísla a los embriones de las altas temperaturas como las alcanzadas durante un incendio.

### **3.7.1 Funciones de supervivencia**

Las funciones de supervivencia obtenidas para las semillas de *N. nigra* indicaron que las tasas de germinación más altas se observaron entre las semillas escarificadas, mostrando los tiempos de supervivencia más prolongados. Los tratamientos de calor no estimulan la germinación ni escarifican las semillas. La germinación después de la escarificación en semillas expuestas a 80°C indicó que el shock térmico no promovió la ruptura de la dormición de las semillas. Los endocarpos no mejoraron la tolerancia al calor ya que las semillas no germinaron después de temperaturas por encima de 110°C. Semillas de *S. lorentzii* y *S. mistol* mostraron baja germinación luego de los tratamientos de calor, lo que confirma que las paredes del fruto (endo y pericarpio) no aíslan los embriones del daño

por calor. Sin embargo, considerando que las muestras de semillas recolectadas de ambas especies presentaron baja viabilidad, estos resultados deben tomarse con precaución debido al bajo número de semillas potencialmente capaces de germinar. La especie *V. aroma* es una especie tolerante al calor, mostró un pulso de germinación inicial alrededor de 15 días después de la siembra en semillas expuestas a 80°C y luego, un nuevo pulso de germinación después de 35 días desde la siembra. En el tratamiento de 110°C el 13% de semillas germinaron después de la escarificación reafirmando que esta temperatura no rompió la dormición de la semilla y tampoco provocó su mortalidad.

### **3.7.2 Consideraciones sobre el manejo del fuego y la conservación**

Dilucidar las respuestas al calor de las especies leñosas nativas del Chaco a los tratamientos de shock térmico contribuye a comprender los patrones de distribución espacial de las especies en comunidades de plantas nativas. Estos resultados sugieren que la resiliencia de las especies estudiadas al fuego en sus entornos naturales puede depender en gran medida de la estrategia de rebrote, ya que los porcentajes de germinación observados después de golpes de calor que simulan un incendio fueron en general muy bajos. Si bien las semillas de la mayoría de las especies mostraron algún nivel de tolerancia al shock térmico de 80°C, los tratamientos de 110°C y superiores parecen representar el umbral de tolerancia de las semillas al fuego. Es motivo de preocupación, ya que esta temperatura generalmente se supera tanto en las quemaduras prescritas como durante los incendios forestales, lo que limita el reclutamiento a partir de semillas y el establecimiento de plántulas. Sin embargo, los resultados de este estudio mostraron las respuestas de las semillas aisladas a los tratamientos de shock térmico. Las quemaduras experimentales realizadas en la región del Chaco revelan la disminución de

temperaturas desde 450°C por encima del suelo hasta menos de 100°C a 2 cm de profundidad. Los resultados plantean que el reclutamiento de semillas después de un incendio podría ser limitado y depender del entierro del propágulo en el suelo donde se reducen los pulsos de temperatura durante un incendio. La mayoría de las especies estudiadas tienen dormición impuesta por la cubierta o el endocarpo, pero en general los golpes de calor no rompieron tal barrera física; de hecho, ni la cubierta de la semilla ni el endocarpo del fruto parecen proteger eficazmente a los embriones del daño causado por el calor. Zupo y colaboradores (2016) mencionaron que las especies vegetales de los ecosistemas propensos al fuego podrían mostrar diferentes respuestas a las señales de fuego, como estimulación por shock térmico, regulación del humo de la germinación o incluso señal ambiental posterior al incendio como fluctuaciones de temperatura. Sin embargo, aunque la mayoría de las especies seleccionadas para este estudio tienen algún tipo de barrera a la imbibición, tales barreras fueron ineficaces para aislar las semillas de los golpes de calor. Este rasgo de la semilla podría estar relacionado principalmente con la superación de la dureza debido a las condiciones ambientales de la región chaqueña en lugar de tolerancia al fuego. Algunos antecedentes relacionan la tolerancia al shock térmico con la masa de la semilla (Ribeiro et al., 2015). Este aspecto junto con otros rasgos funcionales de las semillas se analizará en estudios futuros en estas especies leñosas nativas. Estos hallazgos pueden contribuir a mejorar los planes de gestión de manejo de la tierra para conservar pastizales, sabanas y bosques del Chaco, donde las quemadas prescriptas generalmente se proponen como parte de la gestión actual de planes de manejo forestal. *S. lorentzii* y *S. mistol* son reconocidos como rebrotadoras eficientes en ambientes de la región del Chaco (Ledesma et al., 2018; Ocampo-Zuleta y Bravo, 2019). Los resultados de este trabajo sugieren que estas especies pueden depender en gran

medida del crecimiento vegetativo para persistir en estos ambientes debido a la intolerancia al calor de sus semillas. Por otro lado, los porcentajes de germinación alcanzados por semillas de *A. quebracho-blanco*, *N. nigra* y *V. aroma* a los 80°C sugieren cierta capacidad para reclutar después de incendios de intensidad relativamente baja (Paula y Pausas, 2008). En la región del Chaco, *N. nigra* es considerada una especie invasora en áreas abiertas donde los incendios forestales son frecuentes, y el ganado consume y dispersa sus frutos (Fernández et al., 2020). Los frutos de *N. nigra* presentan endocarpo grueso y leñoso rodeando las semillas (Abraham de Noir de Noir y Bravo, 2014). Esta estructura dificulta la imbibición y germinación de semillas (Li et al., 1999; Araoz y del Longo, 2006). Las vainas indehiscentes, la dormición de las semillas y el endocarpo lignificado, podrían representar una adaptación en esta especie, permitiéndole resistir la herbivoría de los ungulados y las temperaturas del fuego (Peco et al., 2006; Jaureguiberry y Díaz, 2015; Venier et al., 2017; Daibes et al., 2019).


















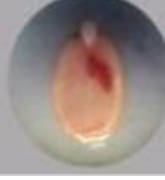

### 3.8 CONCLUSIONES

Cuatro de las cinco especies estudiadas mostraron dormición impuesta ya sea por la cubierta dura de la semilla o endocarpo del fruto, y que el shock térmico no rompe la dormición de las semillas, a excepción de una pequeña fracción de las semillas de *N. nigra*. En *A. quebracho-blanco* este estudio reveló que podrían tener algún nivel de dormición fisiológica ya que las semillas tienen capas delgadas permeables al agua. Además, fue la única especie cuyas semillas fueron estimuladas para germinar en los tratamientos de shock térmico (80° C) pero con un umbral de tolerancia al calor bajo. *S. lorentzii* y *S. mistol*, incluso presentando un endocarpo leñoso que cubre sus semillas, se mostraron intolerantes a los golpes de calor. Las semillas de *S. lorentzii* parecen tener



algún tipo de dormición que no está relacionado con la cubierta de la semilla. El endocarpo en *N. nigra* y la cubierta dura en las semillas de *V. aroma* ayudan a aislar a los embriones de los golpes de calor. Estos resultados contribuyen a comprender los factores que regulan la distribución de especies leñosas en comunidades vegetales nativas del Chaco. La sensibilidad al calor de las unidades de dispersión de las especies estudiadas parece indicar que los incendios forestales frecuentes y / o intensos pueden comprometer su reproducción sexual, limitando el mantenimiento de la diversidad genética y la distribución de poblaciones naturales del Chaco.

## ANEXO 1

	<b><i>Vachellia aroma</i></b> (a)	<b><i>Neltuma nigra</i></b> (b)	<b><i>Sarcomphalus mistol</i></b> (c)	<b><i>Schinopsis lorentzii</i></b> (d)
<b>Clase 1</b>  Viabiles sin defectos				
<b>Clase 2</b>  Viabiles con defectos suaves				
<b>Clase 3</b>  Viabiles con defectos moderados				
<b>Clase 4</b>  Viabiles con defectos Severos				
<b>Clase 5</b>  No viabiles				

**Mapas de viabilidad:** Mapa obtenido mediante pruebas de tetrazolio con cinco clases de clasificación, para cuatro especies nativas de la región del Chaco argentino siguiendo a Craviotto (2008). Los criterios para definir cada clase son: Clase 1: semillas viables sin defecto alguno, color rosa, distribución uniforme de la coloración y buena turgencia de los tejidos; Clase 2 y 3: Viables con defectos leves y moderados respectivamente: Presencia de defectos en los cotiledones sin afectar el área cercana al eje embrionario; Clase 4: Defectos graves viables: 4) a) y 4) b) tienen 1/3 de la radícula profundamente teñida de rojo; 4) c) y 4) d) menos de 1/2 cotiledones sin teñir; Clase 5: No viable: 5) a) 5) b) y 5) c) eje embrionario sin tinción y cotiledones dañados; 5) d) semilla entera sin teñir.

---

## CAPÍTULO 4

Evaluación del reclutamiento a campo de seis especies leñosas nativas en bosques del Chaco semiárido luego de quemas experimentales

---



### **Evaluación del reclutamiento a campo de seis especies leñosas nativas en bosques del chaco semiárido luego de quemas experimentales**

#### **4.1 INTRODUCCIÓN**

Los estudios que abordan de manera conjunta la biología de las semillas y los efectos del fuego sobre la germinación y el reclutamiento de especies vegetales son prioritarios para abordar planes de conservación y manejo sostenible (Santiago-Lastra et al., 2008; Turner 2010; Groot et al., 2012; Cárdenas-Salgado y Pizano, 2019; Ocampo-Zuleta y Bravo, 2019). El reclutamiento por semillas representa una estrategia de regeneración que contribuye al mantenimiento de la diversidad genética, la estructura de la vegetación y a la resiliencia de las poblaciones de especies nativas (Baskin y Baskin 2014). Luego de una perturbación como los incendios, el reclutamiento de las especies depende de una serie de características funcionales como la capacidad de los propágulos de formar bancos de semillas, mantenerse viables, germinar y establecer plántulas en un ambiente modificado post-disturbio (Knox y Clarke, 2006; Ocampo- Zuleta y Bravo, 2019). Si bien el fuego es una perturbación ecológica clave para la dinámica natural de ecosistemas propensos a este disturbio (Bond y Keeley, 2005; Keeley et al., 2011; Lamont et al., 2019), su efecto en la vegetación varía según las características del régimen de incendio (intensidad, frecuencia y duración de las quemas) (Carbone et al., 2017; Soares et al. 2021) y según los rasgos funcionales que poseen las plantas que conforman estos ecosistemas (Daibes et al., 2018; Borghetti et al., 2019).

El fuego puede promover la mortalidad de las semillas a causa del shock térmico (Ribeiro y Borghetti., 2013; Borghetti et al., 2019), pero también puede estimular la germinación de otras a través de la ruptura de la dormición (Silveira y Fernández 2006), o por la liberación sustancias a partir de la biomasa quemada, como cenizas y humo (Ghebrehiwot et al. 2011). Por lo tanto, las plantas pueden presentar estrategias para incrementar la supervivencia y establecerse en ambientes estresados o disturbados, como, por ejemplo, formar bancos de semillas y/o retrasar la germinación, reduciendo así el fracaso de la germinación y el establecimiento de plántulas frente a condiciones ambientales adversas (Gremer y Venable, 2014; Macedo et al., 2021). Sin embargo, en diferentes ecosistemas como el Chaco (Lipoma et al., 2019) y el Cerrado (Andrade y Miranda, 2014; Macedo et al., 2021), la formación de bancos de semillas en el suelo en especies arbóreas es rara. El reclutamiento de las especies depende del éxito de la reproducción sexual (formación de BSS y/o germinación), y de la persistencia de las semillas (mantenimiento de la viabilidad) en un ambiente post-disturbio (Macedo et al., 2021).

En ambientes semiáridos propensos a incendios la transición semilla-plántula se convierte en un cuello de botella muy selectivo en el ciclo de vida de las especies de plantas nativas, debido a las altas temperaturas, al déficit hídrico, a los cambios en los niveles de irradiancia y al incremento en depredación o remoción que caracterizan a las áreas quemadas (Noy-Meier, 1985, Borghetti et al., 2019; Ooi et al., 2022).

En especies de leñosas nativas de bosques del Chaco semiárido los estudios sobre la regeneración por semillas luego de condiciones de fuego siguen siendo escasos. Los planes de manejo de bosques nativos suponen una autosucesión (Rodrigo et al., 2004),

que permite recuperar las unidades de bosques degradados en ausencia de perturbaciones como el fuego, rolados o ganadería bajo monte (Kunst et al. 2015; Ledesma et al. 2018). Sin embargo, son pocos los estudios que profundicen sobre la tolerancia de las semillas al shock térmico y el efecto de la capacidad de enterramiento para la formación de bancos de semillas del suelo (BSS) y sobre el éxito en el reclutamiento post-disturbio. Trabajos previos (Torres et al., 2014; Lipoma et al., 2017) han establecido que la regeneración post-fuego de especies de leñosas nativas del Chaco Central de Argentina depende en mayor medida de la estrategia rebrotadora, y de las semillas retenidas en la hojarasca con capacidad de formar BSS y de sobrevivir frente al disturbio. Otros autores (Abdala 2016; Fortunato 2017 y Lipoma et al., 2019) observaron grandes diferencias entre la composición del banco de semillas del suelo y la composición de especies de la vegetación en pie para bosques chaqueños expuestos a disturbios, lo que coincide con antecedentes de otros ambientes semiáridos del mundo (Tessema et al., 2017). Asimismo, otros estudios señalan que las especies leñosas tienden a recuperarse mediante la persistencia vegetativa y el rebrote (Pausas y Keeley, 2014; Jaureguiberry y Diaz, 2015) y que están notoriamente ausentes en los BSS (Lipoma et al., 2019). Sin embargo, las causas de tales diferencias no han sido aún establecidas. En fachinales de *N. caldenia* de la región del Espinal, Argentina, la similitud entre la vegetación en pie y la composición de especies del banco de semillas del suelo fue baja, mientras que esta última permanece relativamente constante bajo diferentes tratamientos de manejo con rolados y fuego (Ernst et al., 2018). Estos antecedentes conducen a la hipótesis de que solo algunas especies consiguen incorporar sus propágulos sexuales en el suelo, y por lo tanto formar BSS que les permitan reclutar a pesar del disturbio.

La formación de un BSS y la localización de los propágulos de especies de leñosas nativas en el perfil del suelo parecen ser factores importantes para la eficiencia del reclutamiento en áreas quemadas, sobre todo teniendo en cuenta que especies representativas de los diferentes estratos de bosque chaqueños son sensibles al shock térmico (Jaureguiberry y Díaz, 2015; Ibañez Moro et al. 2021). El suelo posee la capacidad de actuar como aislante térmico (Bradstock y Auld, 1995; Odion y Davis, 2000; Soares et al., 2021) en consecuencia, las temperaturas a las que se ven expuestas las semillas durante un evento de incendios disminuyen bruscamente en función de la profundidad a la que se encuentran (distribución vertical) (Gill 1981, Badía et al. 2017; Lipoma et al., 2017). Por ello, las semillas que logran incorporarse al suelo tienen mayores probabilidades de germinar y reclutar nuevos individuos en condiciones de post-incendio (Auld et al., 2000; Soares et al., 2021). Por el contrario, las semillas que no logran incorporarse al suelo y permanecen en la hojarasca, pueden experimentar el contacto directo con las llamas durante un incendio, incrementando sus probabilidades de mortalidad. Además, es importante mencionar que la mortalidad de las semillas en algunos ecosistemas como en las sabanas, también está fuertemente correlacionada con el déficit hídrico del suelo y los niveles de tolerancia a la desecación (Carnicer et al., 2011; Lloret, 2012; Borghetti et al., 2019), condiciones que se asemejan a un ambiente post-fuego (Borghetti et al., 2019; Ooi et al., 2022)

Diferentes autores (Díaz et al., 1999, Jaureguiberry y Diaz, 2015; Daibes et al., 2017) señalan que especies de plantas de ambientes áridos y semiáridos poseen semillas con rasgos morfofisiológicos como la dormición física y estructuras que protegen al embrión (cubierta seminal dura, endocarpo leñoso) como una respuesta a distintas presiones

selectivas como predación, fuego, sequía y estacionalidad. También rasgos como el tamaño o masa de las semillas, su forma y el contenido de humedad (CH) influyen en la potencialidad de su incorporación al suelo (Thompson et al., 2003; Ribeiro et al., 2015; Long et al., 2015), el posterior establecimiento (Bu et al., 2007), y en su tolerancia a ambientes con mayores niveles de desecación e irradiación como los que caracterizan a las áreas quemadas de la región (Ribeiro et al., 2015; Tangney et al. 2019). Algunos rasgos funcionales específicos de las semillas o unidades de dispersión contribuyen a la resistencia durante un evento de fuego, como el aislamiento dentro de frutos indehiscentes (Ibañez-Moro et al., 2021), o el grosor de la cubierta seminal que regula la tolerancia mediante ajustes fisiológicos frente a cambios ambientales ocasionados por estas perturbaciones (Rodrigo et al., 2012; Borghetti et al., 2019). Por lo tanto, los rasgos funcionales determinan las probabilidades de formación y la persistencia de las especies en bancos de semillas (Csontos y Tamás, 2003; Long et al., 2015; Lipoma et al., 2017). Esta reserva de propágulos es esencial para la regeneración de la vegetación por vía sexual (Ghorbani et al., 2006; Fortunato 2017) ya sea en condiciones naturales, o bien luego de un disturbio.

Estudios a campo, como las quemas experimentales, han contribuido al conocimiento del papel del fuego en la regeneración por semillas de especies de leñosas y herbáceas en ecosistemas que han evolucionado con el fuego, como los ecosistemas mediterráneos (Pausas, 2012), y también en ecosistemas que no han evolucionado con el fuego, como en el Cerrado de Brasil (Daibes et al., 2017; Borghetti et al., 2019; Soares et al., 2021), permitiendo analizar la respuesta reclutadora a fuegos de diferente intensidad. En especies de ambientes chaqueños no se conoce si existen diferencias en el reclutamiento



cuando los propágulos se encuentran incorporados en el suelo o si se encuentran a nivel de mantillo; y en qué medida los rasgos de las semillas o unidades de dispersión influyen en la capacidad de enterramiento. Esta información es de gran interés a los fines de conservación de las especies, de la restauración de áreas quemadas y para mejorar los planes de manejo forestal.

Por todo lo expuesto, este capítulo se centra en evaluar la emergencia de plántulas en campo de seis especies leñosas nativas representativas de los bosques del chaco semiárido, Santiago del Estero, provenientes de propágulos expuestos a quemas experimentales teniendo en cuenta principalmente la disposición de los mismos en el perfil del suelo (hojarasca e incorporadas al suelo). También, se evaluará el reclutamiento a campo de las especies seleccionadas en parcelas expuestas a quemas experimentales, luego de dos años de dichas quemas. Esta evaluación se propone contribuir al conocimiento de la incidencia del fuego en el reclutamiento de especies leñosas nativas representativas de los estratos superior, medio y arbustivo de los bosques del chaco semiárido.

## **4.2 OBJETIVO**

Evaluar el reclutamiento de seis especies de leñosas nativas de bosques del Chaco semiárido *Aspidosperma quebracho-blanco*, *Schinopsis lorentzii*, *Sarcomphalus mistol*, *Neltuma nigra* y *Vachellia aroma* luego de quemas experimentales (QE).

### **4.2.1 Objetivos específicos**

1. Evaluar la emergencia de plántulas post-quemas experimentales a campo de seis especies leñosas con semillas o unidades de dispersión con diferente distribución en el perfil del suelo (en hojarasca e incorporadas al suelo).
2. Evaluar el reclutamiento a campo de seis especies leñosas en áreas de bosque luego de dos años de quemas experimentales.

### 4.3 HIPÓTESIS Y PREDICCIONES

1. La distribución en el perfil del suelo es determinante para la supervivencia de los propágulos y el reclutamiento (Kwiatkowska-Falińska et al., 2014; Brasil Mendes et al., 2015; Lipoma et al., 2019). Las semillas o unidades de dispersión que pueden incorporarse al suelo tienen mayor tolerancia al fuego, debido a que el suelo posee aislante frente al shock térmico durante un incendio y condiciones ambientales más estables que en el mantillo (Bradstock y Auld, 1995, Williams et al., 2004; Badía et al. 2017, Tangney et al., 2020; Soares et al., 2021).

#### **Predicciones:**

a) Las especies estimuladas o tolerantes al fuego establecerán mayor número de plántulas y renovales en áreas quemadas que las especies sensibles. *V. aroma* y *N. nigra* presentarán mayor reclutamiento post-fuego que *S. lorentzii*, *A. quebracho-blanco*, *S. mistol* y *S. gilliesii* ya que las características de las unidades de dispersión les permiten incorporarse al suelo y/o las cubiertas seminales y/o pericarpio del fruto protegen a las semillas del shock térmico (Ibáñez Moro et al. 2021; Jaureguiberry y Díaz 2015).

#### **La hipótesis considera que:**

a) Se han observado cambios en la composición de especies en comunidades afectadas por fuego (Zuloaga Aguilar 2010, Carbone et al., 2017), lo que podría atribuirse a la sensibilidad de los propágulos al shock térmico, o a la intolerancia a los cambios ambientales típicos del ambiente post-fuego (aumento de radiación, temperaturas, desecación) durante la germinación y/o establecimiento de los propágulos. Estos factores no solamente podrían influenciar negativamente la tasa de reclutamiento (Valdivia y Simonetti 2007, Torrella et al., 2015; Ocampo-Zuleta y Bravo 2019) sino también la regeneración por rebrotes.

b) Las especies estimuladas por fuego suelen ajustar los pulsos de establecimiento de nuevos individuos a los períodos post-fuego, caracterizados por la disminución de la competencia intra e interespecífica y la liberación de recursos (Lloret et al., 2004; Rodrigo et al., 2004).

c) La cubierta seminal o el pericarpio de los frutos indehiscentes contribuye a proteger el embrión de los efectos nocivos de las altas temperaturas (Ribeiro et al., 2015; Daibes et al., 2017, 2019; Ibañez Moro et al., 2021). Por otro lado, en especies estimuladas por el fuego, el shock térmico o la liberación de sustancias a partir de la biomasa quemada puede romper la dormición y promover la germinación (Marem et al., 2010; Ramos et al., 2019; Oliveira et al., 2019).

## **4.4 MATERIALES Y MÉTODOS**

### **4.4.1 Sitios de muestreo**

Los sitios de estudio se ubicaron dentro de la Estación Experimental Francisco Cantos, perteneciente al Instituto Nacional de Tecnología Agropecuaria, ubicado a 28 km de la ciudad capital, de la Provincia de Santiago del Estero. Dentro de la estación experimental se identificaron dos sitios de bosques con diferentes historias de uso de la tierra, a partir de imágenes satelitales, de referencias y de recorridos a campo (Bravo et al., 2010; Kunst et al., 2012; Navall et al., 2013; Coria et al., 2016; Santacruz García et al., 2019).

Los sitios se identificaron como: **a)** Bosque disturbado con fuegos no controlados, y tratamientos mecánicos para la reducción parcial del estrato arbustivo (rolados de baja intensidad) (BFR), y **b)** Bosque conservado (BC) representando una condición de referencia, por no tener intervención humana en las últimas tres décadas (Bravo et al. 2001; 2006; 2008; Navall, 2012). Para la realización de las quemas experimentales se seleccionó el sitio de bosque con fuego y rolado (BFR), por cuestiones relacionadas a los permisos para realizar experimentos utilizando fuego controlado en ambientes naturales.

#### **4.4.2 Selección de especies y recolección de semillas**

Las especies seleccionadas para este experimento fueron *Aspidosperma quebracho-blanco*, *Schinopsis lorentzii*, *Sarcomphalus mistol*, *Neltuma nigra*, *Senegalia gilliesii* y *Vachellia aroma*.

La elección de estas especies considera sus representatividades (IVI) dentro los estratos superior, medio y arbustivo de los bosques del Chaco semiárido (Araujo et al., 2008). En el capítulo 2, Tabla 2.3 de la presente tesis, se describen y analizan los rasgos funcionales de las unidades de dispersión (tamaño, índice de forma). Para este experimento se recolectaron dentro del bosque BC los frutos y/o semillas maduras de al menos diez individuos de cada una de las seis especies en estudio (Cornelissen et al., 2003; Pérez

Harguindeguy et al., 2013; Jaureguiberry y Diaz, 2015) en las temporadas reproductivas correspondientes al año 2016, 2017 y 2019. El criterio de selección fue: ejemplares maduros, con señales externas de buen vigor y sin señales de ataques de patógenos (Pérez Harguindeguy et al., 2013, Jaureguiberry y Diaz, 2015 e Ibañez Moro et al., 2021). El material se almacenó entre 1 y 7 meses, dependiendo el periodo de fructificación de cada especie (Tabla 3.1; Cap.3) libre de impurezas, en bolsas de papel, en refrigerador a  $12 \text{ }^\circ \pm 2^\circ\text{C}$  para evitar el ataque de insectos (Jaureguiberry y Díaz, 2015; Abdala et al., 2020; Ibañez Moro et al., 2021) hasta el momento del ensayo.

#### **4.4.3 Contenido de Humedad y Viabilidad de semillas**

Se caracterizaron las semillas mediante la determinación del contenido de humedad (CH) y la viabilidad. En las semillas colectadas en el año 2017 se evaluó el CH y viabilidad; y en las semillas colectadas en el año 2019 solo se evaluó viabilidad. Para determinar el CH se pesaron dos muestras independientes de 60 semillas para cada especie en una balanza digital con precisión  $\pm 0,001\text{g}$ . Luego las muestras se colocaron en un horno de secado ( $103 \pm 3^\circ\text{C}$ ) por 24 horas, a posteriori las muestras se dejaron enfriar y fueron nuevamente pesadas (ISTA 2015). El contenido de humedad se calculó utilizando la ecuación (1). Los resultados obtenidos se expresan como porcentaje de humedad (Souza et al., 2018)

$$(1) \quad C_H = [(M_f - M_s) (M_f)^{-1}] * 100\%$$

Donde  $M_f$  es la masa fresca (peso fresco) y  $M_s$  es la masa seca (peso seco) de las semillas.

La viabilidad inicial de los lotes de semillas testeados en los ensayos, de cada una de las especies seleccionadas se evaluó a través de la prueba de Tetrazolio (TZ) (ISTA, 2015)

durante el periodo de fructificación correspondiente a los años 2017 y 2019. Se realizaron cuatro repeticiones de 25 semillas para cada especie. Las semillas se hidrataron en agua destilada durante 24h a 30°C. Pasado el tiempo de hidratación se sumergieron en una solución de TZ al 1% y se incubaron en cámara de germinación durante 24h a 30°C bajo oscuridad (ISTA, 2015; Soares et al., 2021). Luego se evaluó la tinción de los embriones a través de las descripciones de Craviotto et al. (2008); Alzugaray et al. (2006) e Ibañez Moro et al. (2021) y se clasificó a las semillas en viables y no viables utilizando mapa topográfico (Craviotto et al., 2008; Ibañez Moro et al., 2021). La caracterización del CH y viabilidad en las semillas se analizaron previo a la realización de las QE. Las semillas colectadas en el año 2016 no se les evaluó el CH y ni la viabilidad.

#### **4.4.4 Características de las Quemas Experimentales**

Para evaluar el efecto del fuego en la regeneración por semillas de las especies estudiadas en condiciones de campo, se realizaron QE. Las mismas permiten entender la respuesta de las especies y ecosistemas a los incendios, siendo una herramienta básica en la ecología del fuego (Pausas, 2012). Las QE se realizaron en parcelas de 2x2 m, bajo dosel arbóreo, con una carga de combustible fino de 4000 Kg/ha<sup>-1</sup>, considerado necesario para sostener el fuego en ambientes del Chaco semiárido de Argentina (Bravo et al., 2014; Ledesma et al., 2018; Santacruz García et al., 2019). Para garantizar la correcta simulación de fuegos naturales, se midió previamente la carga de combustible fino (pastos), que resulta esencial para encender y propagar el fuego en superficie. En estos sitios de bosques, donde dominan las leñosas, la abundancia de pastos es reducida (Ledesma, 2020), por lo cual se cosechó material fino de las sabanas del Campo Experimental, y se la distribuyó en las parcelas aportando una carga de combustible fino 4000 kg.ha<sup>-1</sup>. Las

QE se realizaron en 2016, 2017 y 2019 durante el período septiembre-octubre. Este período coincide con el pico de inflamabilidad observado en la región chaqueña (Santacruz García et al., 2019) y corresponde a finales de la temporada de fuego en la región chaqueña, que se extiende de marzo a octubre (Kunst et al., 2014). Se estimó la carga de humedad de los combustibles finos previa a las QE por método gravimétrico (Zuloaga Aguilar, 2010). El fuego se encendió con antorcha de goteo, bajo condiciones estrictas de prescripción para la región (Kunst y Bravo, 2003).

### **Quemas experimentales superficiales**

En las QE de 2016 y 2017, se distribuyeron en 20 parcelas 4 repeticiones de 25 semillas y/o frutos (según su unidad de dispersión) de cada especie estudiada, a nivel de la hojarasca (Fig. 4.1 y 4.2), en celdas construidas con una malla metálica fina tolerante al calor. Esta malla tuvo como finalidad evitar el escurrimiento de semillas en época de lluvias, por efecto de microrrelieve, y la pérdida de semillas o frutos por predación luego de realizadas las QE (Fig. 4.1). Las celdas se cubrieron someramente con mantillo. En el caso de *N. nigra* se colocaron repeticiones tanto de semillas aisladas como de semillas incluidas en artejos formados por el endocarpo del fruto. En *S. mistol* se ensayaron los endocarpos ovoides que suelen permanecer en la hojarasca o incorporarse al suelo; y en *S. lorentzii* se ensayaron las sámaras que contenían las semillas. En el caso de *A. quebracho-blanco* se colocaron también celdas con frutos cerrados con la finalidad de determinar si el calor producía la apertura del fruto y la liberación de las semillas. Estas diferencias en el tipo de material ensayado consideraron la unidad de dispersión y el modo en el que suelen encontrarse los propágulos en los BSS (Capítulo 2). Se dispusieron controles sin quemar para cada especie, en parcelas de iguales características en relación a tamaño en una zona aledaña a las parcelas quemadas.

## Quemas experimentales enterradas

Con la finalidad de evaluar el efecto del enterramiento de los propágulos sobre el reclutamiento, se realizó en 2019 una QE en una parcela de 2,5 x 10 m, con carga de combustible fino y ventanas de prescripción similares a las QE 2016 y 2017 (Fig. 4.3). En ella se dispusieron 4 repeticiones de 25 semillas y/o frutos de cada una de las especies estudiadas, en bandejas termorresistentes de 13 x 21 x 5 cm. En este ensayo no se incluyó a *A. quebracho-blanco*, debido a que sus características seminales impiden su enterramiento, en condiciones naturales. Las bandejas se colocaron a una profundidad de hasta 3 cm, y se cubrieron con 2 cm de suelo (Fig. 4.3). Al igual que en el experimento con propágulos en hojarasca, el fuego se inició con una antorcha de goteo.

Durante las QE se monitorearon cada 30 minutos las condiciones meteorológicas (temperatura del aire -°C-, humedad relativa del aire -% -, velocidad del viento -km h<sup>-1</sup>- y dirección del viento) para asegurar el control del fuego (Tabla 4.2). El promedio de longitud de llama correspondiente a las quemas 2016 y 2017 proviene de los valores observados en las quemas de las parcelas individuales (n=20). Las variables utilizadas para caracterizar el comportamiento del fuego (Ledesma, 2020) durante las quemas fueron:

I: intensidad de fuego: Se define como la energía liberada en la quema y es estimada por el largo de la llama a través de la siguiente fórmula (Alexander 1982; Ledesma et al., 2018; 2021)

$$I (\text{kWm}^{-1}) = 259:83 * LL^{2,174}$$

Donde LL= es el promedio de largo de llama, estimado visualmente por dos observadores independientes. Se asume que, a mayor LL, mayor es la intensidad de fuego (Alexander 1982).



Tiempo de residencia. Se registró el tiempo que tarda el fuego en recorrer toda la parcela (tt, minutos), y el tiempo que lleva el consumo de los combustibles (tf, minutos).

Estos parámetros se utilizan para estimar la severidad del fuego, a mayor tiempo de residencia del mismo, más severos son los efectos en la vegetación y en el suelo (Wright y Bailey, 1982; Stoof et al., 2013; Ledesma, 2020).

En el año 2019, las temperaturas superficiales se midieron con un Pirómetro Termómetro Infrarrojo Digital modelo G320, que mide temperaturas del aire de hasta 380 °C. Las temperaturas en el interior del suelo se registraron con un ThermoChron iButtons modelo DS1921G-F5. Las bandejas enterradas se liberaron inmediatamente después de la QE 2019, y se trasladaron al vivero del Instituto de Silvicultura y Manejo de Bosques, FCF-UNSE, a cielo abierto, y permanecieron sujetas a las condiciones climáticas propias de cada estación y sin riego (Sanhueza y Zalba, 2014) durante el ensayo. El mencionado vivero dista 17 km del Campo Experimental Francisco Cantos del INTA, Santiago del Estero.

Se consideraron dos fases para las evaluaciones luego de las QE. La primera fase consistió en evaluar la emergencia de plántulas a campo con una frecuencia quincenal durante 6 y 9 meses en los ensayos con propágulos en hojarasca (quemadas realizadas durante el periodo 2016 y 2017, respectivamente), y durante 12 meses en el ensayo con propágulos enterrados (periodo 2019). Para lograr una determinación precisa de las plántulas de las especies estudiadas se realizaron en ensayos preliminares descripciones y se consultaron fuentes bibliográficas (Marino et al., 2008). Luego del período de ensayos a campo y en vivero, las semillas duras que no germinaron y que aún se

encontraban en las parcelas quemadas y control se trasladaron al laboratorio para ensayos de germinación (segunda fase evaluativa). Previo a este último ensayo se escarificaron manualmente, y se dispusieron en cajas de petri, sobre papel de filtro humedecido con agua destilada (Fig. 4.4). El objetivo de este tratamiento de escarificación post-QE, fue corroborar la viabilidad, eliminando el factor de la barrera física sobre la germinación. Las placas de petri se colocaron en cámaras de germinación a 30° C con un fotoperiodo de luz de 12/12. Las muestras en la cámara se evaluaron cada dos días, durante un periodo de 15 días (Ferrerías et al., 2015).

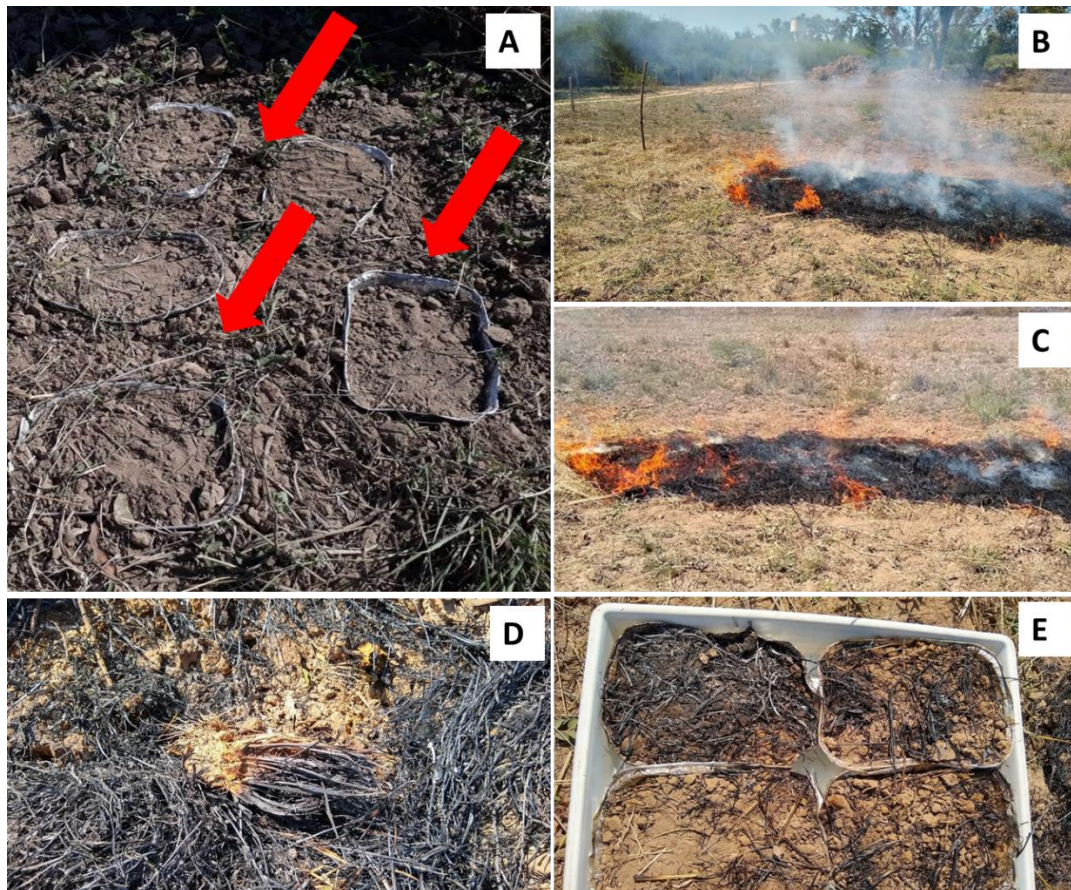


**Figura 4.1.** Quemadas experimentales (QE) superficiales en parcelas de 2 x 2 m con carga de combustible controlada. A) Unidades de dispersión ubicadas en la parcela, previo a QE, sobre la superficie del suelo en celdas de malla metálica, B) Parcelas individuales durante quema experimental C) y D) propágulos post-quema experimental de *A. quebracho-blanco* y *S. mistol*, respectivamente. Fotos: Sandra Bravo y Valeria Ibañez Moro.

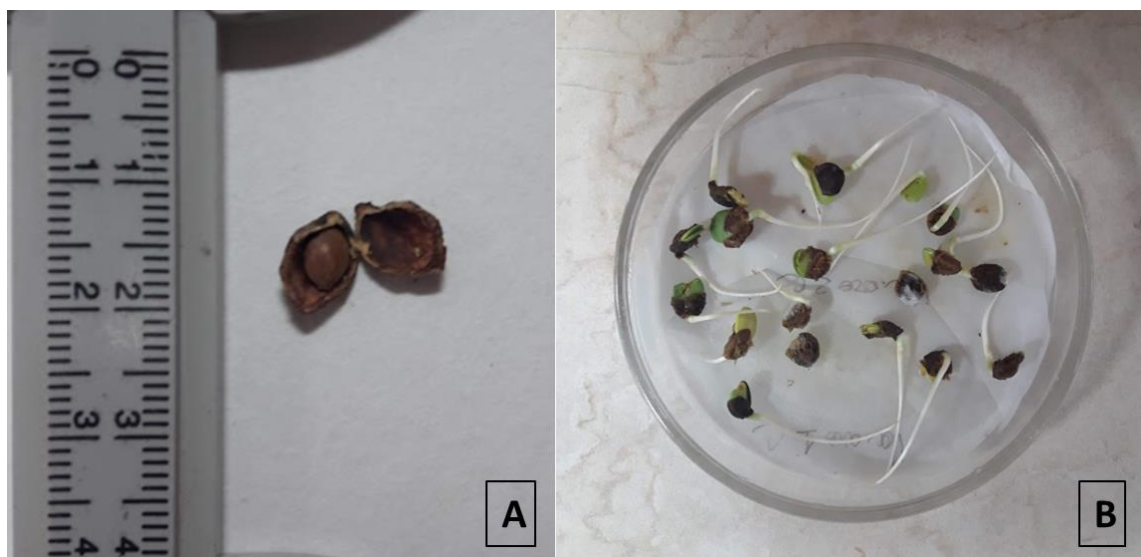


**Figura 4.2.** Parcela de 2 x 2 m. con carga de combustible controlada, post-quema experimental. Foto: Florencia Del Corro





**Figura 4.3.** Quemadas experimentales (QE) enterradas en parcela de 10 x 2,5 m con carga de combustible controlada A) bandejas enterradas portando semillas hasta 3 cm de profundidad (flechas); B) y C) Parcela durante la quema experimental; D) Parcela post-quema experimental; E) Bandejas extraídas de parcela de 10 x 2,5 m post-quema experimental. Fotos: Sandra Bravo y Valeria Ibañez Moro.



**Figura 4.4.** Segunda fase de evaluación en laboratorio de propágulos extraídos de las parcelas quemadas y control. a) Liberación de semilla del endocarpo de *N. nigra*; b) semillas de *N. nigra* germinadas.

#### 4.4.5 Reclutamiento a campo

Se evaluó el reclutamiento a campo de las seis especies leñosas seleccionadas para la presente tesis, dos años después de QE de 2017, dentro de BFR, y en parcelas de bosque conservado (BC) como control (capítulo 2). Se evaluó reclutamiento en 20 parcelas al azar de 0,2 x 5,0m, en BC y en las parcelas quemadas en BFR. Durante la evaluación se registraron los renovales corroborando que los mismos estuvieran formados a partir de semillas (sin rebrotes en la zona del cuello de la planta). Dentro de cada parcela se identificaron y midieron plántulas de leñosas con un diámetro en la base (DAB) > 1 mm y altura < 50 cm. Estos márgenes de tamaño corresponden a la regeneración establecida según antecedentes para la región chaqueña (Barchuk et al. 2006, Marino et al., 2008). Con esos datos se calculó el diámetro en la base promedio, la densidad de plántulas por hectárea y la altura promedio de los renovales. Con el fin de evaluar posibles efectos de la ocupación de los árboles de los tratamientos BC y BFR, se estimó la densidad del área basal (AB) total y por especie ( $m^2 \cdot ha^{-1}$ ) ( $K=3$ ) en cada sitio mediante recuento angular de Bitterlich (Bitterlich, 1984). El mismo representa un método preciso e insesgado en un amplio rango de patrones espaciales y distribuciones diamétricas (Arturi, 2016; Martínez Pastur et al., 2021).

#### **4.5 ANÁLISIS DE DATOS**

Con los resultados obtenidos de las pruebas de viabilidad por TZ se comparó la viabilidad inicial de las semillas de ambos años a través de ANOVA de una vía con pruebas de Tukey a posteriori. Las diferencias se consideraron significativas a  $P < 0,05$ . Para el análisis de los datos de emergencia de plántulas post-fuego (número de plántulas establecidas) en función de la distribución de los propágulos en el perfil del suelo, se consideraron las parcelas correspondientes a QE y las parcelas controles como

tratamientos experimentales. De acuerdo a ello se evaluaron la emergencia de plántulas a campo a partir de: propágulos en hojarasca + fuego (Ph-F); propágulos incorporados al suelo + fuego (Pi-F), control con propágulos incorporados al suelo (Pi-C), control con propágulos en hojarasca (Ph-C).

Se utilizó un modelo lineal general (MLG) para determinar diferencias en la germinación total post-fuego entre especies, bajo distintos tratamientos, independientemente de las fases evaluativas. Para este modelo se tuvo en cuenta la heterogeneidad de varianzas y, la selección del mismo se basó en el criterio de Akaike (AIC). Para determinar diferencias intraespecíficas bajo los distintos tratamientos se realizó un análisis de la varianza no-paramétrica Kruskal-Wallis debido a la presencia de germinación nula, lo cual dificulta el uso de un modelo lineal general. Se construyeron dos modelos, uno para el porcentaje de germinación de semillas (emergencia de plántulas) en función de los tratamientos controlados a campo (G1: germinación uno) que representa a la primera fase evaluativa, y otro para el porcentaje de germinación de las semillas extraídas de las muestras de campo con aplicación de escarificación mecánica en laboratorio (G2: germinación dos) que representa la segunda fase evaluativa. En ambos modelos se evaluó el porcentaje de germinación de las semillas en función de los tratamientos del fuego (Pi-F y Ph-F) y control (Pi-C y Ph-C).

Para la evaluación de reclutamiento a campo de las especies estudiadas, en las parcelas quemadas del BFR versus bosque sin quemar (BC), se estimó la abundancia relativa de las especies leñosas nativas en estudio registradas en ambos tipos de bosques (BC y BFR) mediante la proporción de cada especie en función del total de las plántulas registradas en cada sitio. Asimismo, se comparó el área basal de los árboles por tratamiento, el área

basal de los árboles en pie, la altura y densidad de renovales entre sitios mediante ANOVA de una vía con pruebas de Tukey a posteriori. Las diferencias se consideraron significativas a  $p < 0,05$ . Los análisis estadísticos se realizaron utilizando InfoStat v.2017 (Di Rienzo et al., 2017).

## 4.6 RESULTADOS

### 4.6.1 Contenido de humedad y viabilidad

El contenido de humedad de las semillas de las seis especies en estudio varió entre 5,8 y 11,4 % en *S. lorentzii* y *S. gilliesii*, respectivamente (Tabla 4.1). En el caso de *S. mistol*, debido a que la unidad de dispersión vincula partes del fruto, se determinó el contenido de humedad de los endocarpos. Los resultados del análisis de viabilidad de los lotes de semillas correspondientes a los años 2017 y 2019 mediante la prueba de TZ varió entre el 21 y 86% para *A. quebracho-blanco* y *N. nigra* respectivamente en el primer año, y entre el 44 % y 89% en *S. lorentzii* y *V. aroma*, respectivamente, en el segundo año (2019). Hubo diferencias significativas en la viabilidad de los lotes de semillas entre los diferentes años de cosecha en *S. mistol* y *N. nigra* (Tabla 4.1).

**Tabla 4.1.** Contenido de humedad promedio (CH; media  $\pm$  DE) y viabilidad (media  $\pm$  DE) en semillas de seis especies leñosas nativas del Chaco semiárido de Argentina, correspondientes a dos diferentes años de cosecha.

Especies	CH (%)	Viabilidad (%)	
		2017	2019
<i>Aspidosperma quebracho-blanco</i>	6,3 $\pm$ 0,4	21,0 $\pm$ 9,4	.
<i>Schinopsis lorentzii</i>	5,8 $\pm$ 5,3	33,0 $\pm$ 12,3	44,0 $\pm$ 8,6
<i>Sarcomphalus mistol</i>	9,5 $\pm$ 0,1	28,0 $\pm$ 3,2	64,0 $\pm$ 8,6
<i>Neltuma nigra</i>	7,4 $\pm$ 2,8	86,0 $\pm$ 4,0	74,0 $\pm$ 20,7
<i>Senegalia gilliesii</i>	11,2 $\pm$ 0,1	37,0 $\pm$ 14	49,0 $\pm$ 15,7
<i>Vachellia aroma</i>	8,5 $\pm$ 0,3	80,0 $\pm$ 3,2	89,0 $\pm$ 5,0

### 4.6.2 Quemados experimentales

Las quemas experimentales 2016 fueron de mediana intensidad, con una longitud de llama promedio de  $1,34 \pm 0,19$  m (Tabla 4.2). Las variables meteorológicas durante las quemas de las parcelas se muestran en la Tabla 4.2. Los propágulos se observaron intensamente carbonizados y las llamas provocaron la apertura de frutos cerrados. El grado de consumo de mantillo por fuego no fue total. Sin embargo, no se observó reclutamiento a partir de semillas de ninguna de las seis especies en estudio en las parcelas con QE, ni en las parcelas control, al cabo de 6 meses desde la QE.

**Tabla 4.2.** Características meteorológicas y longitud de llama registradas durante las quemas experimentales realizadas en la temporada de fuego del año 2016, 2017 y 2019, Región del Chaco Semiárido de Argentina.

Fecha de quema experimental	Hora	Temperatura del aire (°C)	Humedad relativa del aire (%)	Velocidad del viento (Km h-1)	Dirección del viento	Longitud de la llama (m±DE)	Intensidad (kW m <sup>-1</sup> )
27/10/2016	9:45 - 12:15	21,1- 27,5	31 – 39	1,5 - 1,8	Este- Sureste	$1,34 \pm 0,19$	$493,52 \pm 155,17$
21/10/2017	8:15 - 10:35	19,5 - 27,0	51 – 69	2,0 - 4,5	Este- Noreste	$1,51 \pm 0,30$	$612,32 \pm 336,19$
14/11/2019	9:30 - 11:50	32	40	4,5	Este- Noreste	1,6	721,84

Las quemas experimentales de 2017 fueron de mediana intensidad, con una longitud promedio de llama de  $1,51 \pm 0,30$  m (Tabla 4.2). Los porcentajes totales de germinación acumulada de cada especie bajo los diferentes tratamientos (propágulos en hojarasca + fuego y propágulos en hojarasca + control) mostraron diferencias significativas ( $p < 0,001$ ; Fig. 4.5 A). Se observó escasa germinación tardía respecto a la fecha de la QE (menor al 7%) en *S. lorentzii*, *N. nigra* (tanto en semillas contenidas en artejos, como en semillas

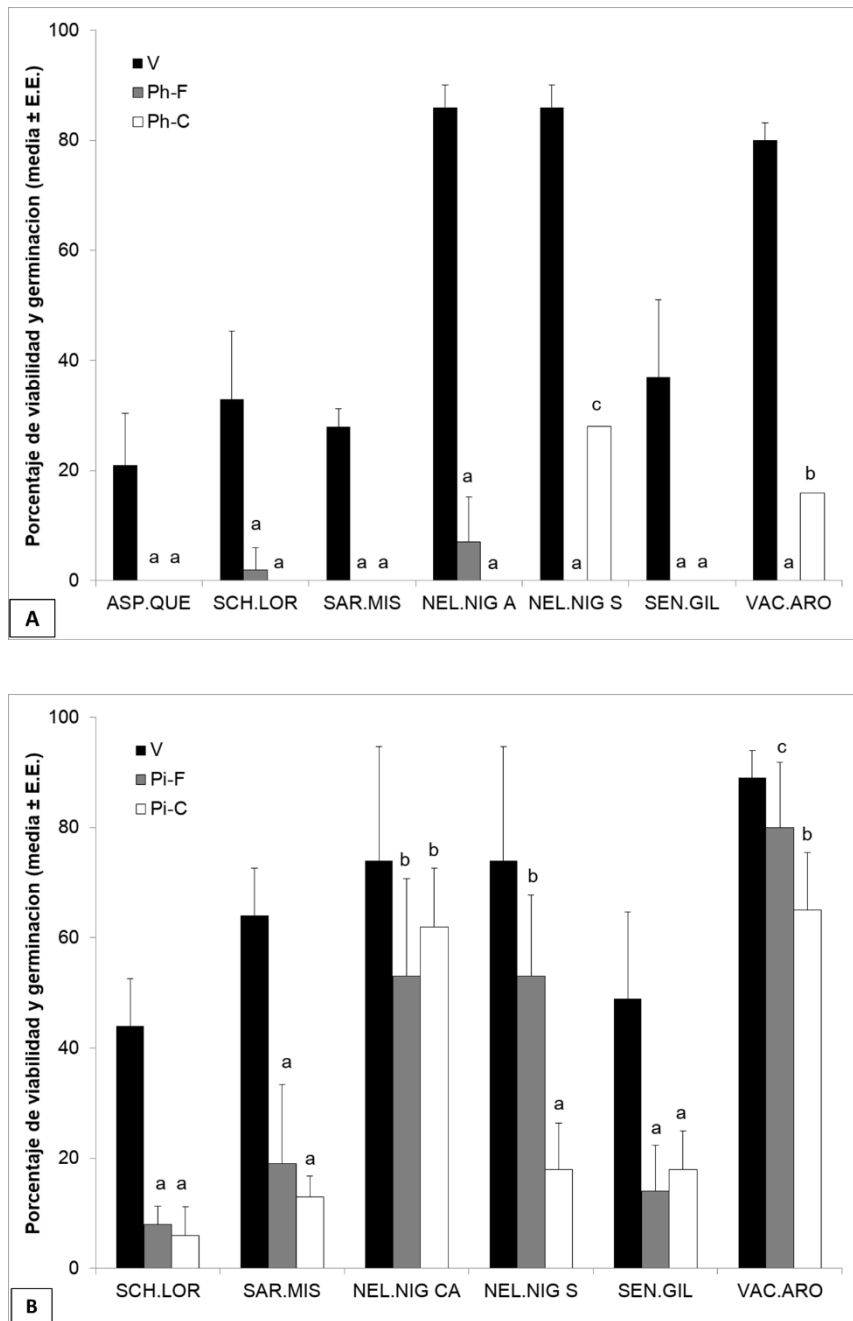


libres) y en *V. aroma*, siendo estas diferencias significativas para semillas sin endocarpo (artejo) de *N. nigra* y *V. aroma* ( $p < 0,0001$ ;  $p = 0,0082$ ; respectivamente, Fig. 4.5). En propágulos provenientes de las parcelas control hubo germinación de semillas menor del 30% en *N. nigra* y *V. aroma*. Las especies *A. quebracho-blanco*, *S. mistol* y *S. gilliesii* no presentaron reclutamiento tanto en las parcelas control como en las expuestas a las QE (Fig. 4.5 A).

Durante la QE 2019, la temperatura sobre el suelo osciló entre 115°C y 320°C mientras que la temperatura a 3 cm de profundidad del suelo varió entre 27°C y 67°C. El mantillo se consumió superficialmente (Fig. 4.3 d y e). Los porcentajes totales de germinación acumulada de cada especie bajo los diferentes tratamientos (propágulos incorporados al suelo + fuego y propágulos incorporados al suelo + control) mostraron diferencias significativas ( $p = 0,0027$ ). En estas QE con propágulos incorporados al suelo, hubo reclutamiento en las cinco especies analizadas (*A. quebracho-blanco* no fue incluida en este ensayo) (Fig. 4.4 B).

Los propágulos de las especies *V. aroma* y *N. nigra* en condición de semilla aislada y en artejos, fueron las que presentaron los mayores porcentajes de germinación (80, 53 y 62 %, respectivamente) mostrando diferencias significativas con respecto al resto de las especies ( $p = 0,0249$ ;  $p = 0,0002$ ,  $p < 0,0001$ , respectivamente). Hubo mayor reclutamiento de los propágulos (semillas) de *V. aroma* y *N. nigra* provenientes de las parcelas quemadas con respecto al control de manera significativa (Fig. 4.5 B). Asimismo, las especies *S. lorentzii* y *S. mistol* también mostraron mayor reclutamiento en propágulos provenientes de parcelas quemadas con respecto al control, pero sin diferencias significativas entre ellos, siendo estos porcentajes de germinación menores al 20%. *N.*

*nigra* en artejos y *S. gilliesii* mostraron mayor porcentaje de germinación en parcelas control (62 y 18%, respectivamente) con respecto a los propágulos provenientes de las parcelas quemadas, sin mostrar diferencias significativas entre los tratamientos para ambas especies (Fig. 4.5).



**Figura 4.5.** Porcentaje de viabilidad y germinación acumulada (promedio  $\pm$  E.E) de seis especies leñosas nativas del Chaco semiárido de Argentina, con tratamientos de quemas experimentales. A) QE 2017, propágulos expuestos, en hojarasca y sus respectivos controles; B) QE 2019 propágulos incorporados al suelo

y sus respectivos controles. Letras distintas indican diferencias estadísticas significativas ( $p < 0,05$ ). Ref: V: Viabilidad; Pi-F: Propágulos incorporados al suelo + fuego; Pi-C: Propágulos incorporados al suelo control; Ph-F: Propágulos en hojarasca + fuego; Ph-C: Propágulos en hojarasca control. ASP.QUE: *Aspidosperma quebracho-blanco*; SCH.LOR: *Schinopsis lorentzii*; SAR.MIS: *Sarcomphalus mistol*; PRO.NIG. A.: *Neltuma nigra* con artejo (endocarpo); PRO.NIG. S.: *N. nigra* con semilla, SEN.GIL: *Senegalia gilliesii*, VAC.ARO: *Vachellia aroma*.

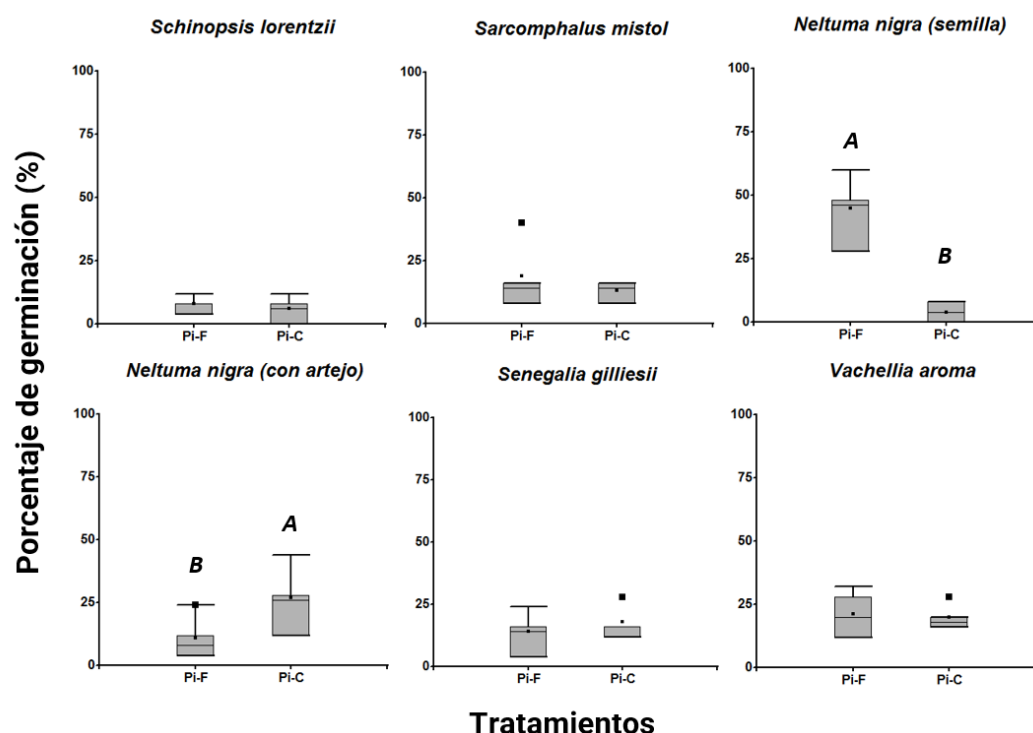
Cuando se analizaron los resultados de las QE 2017 por fases de evaluación de emergencia/reclutamiento, en la fase 1 (G1: germinación 1) no se observó emergencia de plántulas de ninguna de las especies estudiadas, dispuestas en hojarasca luego de las QE (Ph-F), ni en los controles (Ph-C) (Fig. 4.6). En las evaluaciones posteriores a la QE se registraron pérdidas de semillas por carbonización entre un 28 % en *V. aroma* y un 100% en *A. quebracho-blanco*; y por depredación entre un 13% en *S. mistol* y un 34% en *N. nigra* con artejos (endocarpo).

En los ensayos realizados a campo en el año 2019, con los propágulos incorporados al suelo, *N. nigra* (semilla) y *V. aroma* fueron las que presentaron los mayores porcentajes de germinación en la fase 1, en el tratamiento con fuego (Pi-F) ( $45,1 \pm 13,2$ ;  $21,2 \pm 10,5$  respectivamente) siendo estos valores mayores que los observados en el tratamiento control (Pi-C) ( $4,1 \pm 4,6$  y  $20,1 \pm 5,6$ , respectivamente; Fig. 4.6). En *N. nigra* (semillas) hubo diferencias significativas entre los tratamientos Pi-F y Pi-C ( $p = 0,0183$ ; Fig. 4.6), siendo mayor cuando se encuentran incorporadas al suelo y experimentan fuego (Pi-F). Lo contrario se observó cuando las semillas de *N. nigra* se encuentran rodeadas por el endocarpo, siendo mayor la germinación en el control (Pi-C). Para el resto de las especies, los porcentajes de germinación en semillas enterradas expuestas a QE fueron menores al 20%. La proporción de semillas germinadas en *S. lorentzii* y *S. mistol* fue del 8% y 19 % respectivamente en Pi-F, siendo estos valores mayores a los observados en los tratamientos control Pi-C ( $6,00 \pm 5,16$ ;  $13,00 \pm 3,83$ , respectivamente). *N. nigra* con

endocarpo y *S. gilliesii* fueron las dos únicas especies que presentaron germinación en semillas expuestas a Pi-F ( $11,00 \pm 9,45$ ;  $14,00 \pm 8,33$ ) menores que el control Pi-C ( $27,00 \pm 13,22$ ;  $18,00 \pm 6,93$ ), siendo esta diferencia significativa ( $p= 0,0153$ ) para *N. nigra* con endocarpo (Fig. 4.6). En esta QE no se registraron pérdida de propágulos por predación ni carbonización.

La fase 2 (G2: germinación 2) del experimento sobre potencialidad de reclutamiento a campo, contempló la escarificación mecánica de las semillas no germinadas extraídas de las muestras ensayadas. En el tratamiento Ph-F se observó germinación en *N. nigra* con endocarpo y *S. lorentzii* ( $1,75 \pm 2,06$ ;  $0,50 \pm 1,00$ , respectivamente) y en el tratamiento Ph-C se observó germinación en *N. nigra* con semillas ( $7 \pm 0$ ;  $4 \pm 0$ ) (Tabla 4.3).

En semillas provenientes de Pi-F la escarificación mecánica estimuló la germinación en *N. nigra* con endocarpo y semilla libre ( $10,50 \pm 10,13$ ;  $2,00 \pm 0,82$ , respectivamente). y en *V. aroma* ( $14,75 \pm 3,20$ ). En el tratamiento Pi-C *N. nigra* con artejo y *V. aroma* presentaron una proporción de semillas germinadas menor que las observadas en Pi-F ( $9,00 \pm 2,94$ ;  $11,25 \pm 3,40$ , respectivamente, mientras que la proporción de semillas germinadas de *N. nigra* con semilla libre en PI-C fue mayor que las observadas en Pi-F (Tabla 4.3).



**Figura 4.6.** Porcentaje de germinación de semillas de cinco especies nativas del Chaco Semiárido de Argentina bajo diferentes tratamientos de fuego y control según la distribución de las mismas en el perfil del suelo. Los valores corresponden al modelo evaluado en campo (G1: germinación uno). Ref.: Pi-F: propágulos incorporados al suelo + fuego; Pi-C: propágulos incorporados al suelo control.

**Tabla 4.3.** Porcentaje de germinación ( $\pm$  desviación estándar) de semillas expuestas a los tratamientos de campo + escarificación mecánica (etapa G2) y germinación en laboratorio. Análisis con Prueba de Kruskal-Wallis ( $\alpha=0,05$ ).

Especies	Porcentaje Promedio de Germinación (G2) ( $\pm$ DE)							
	Ph-F		Ph-C		Pi-F		Pi-C	
	(m $\pm$ DE)	n	(m $\pm$ DE)	n	(m $\pm$ DE)	n	(m $\pm$ DE)	n
<i>Aspidosperma quebracho-blanco</i>	0 $\pm$ 0	0	0 $\pm$ 0	0	.	.	.	.
<i>Schinopsis lorentzii</i>	0,50 $\pm$ 1,00	2	0 $\pm$ 0	0	0 $\pm$ 0	0	0 $\pm$ 0	0
<i>Sarcomphalus mistol</i>	0 $\pm$ 0	0	0 $\pm$ 0	0	0 $\pm$ 0	0	0 $\pm$ 0	0
<i>Neltuma nigra con artejos</i>	1,75 $\pm$ 2,06	7	0 $\pm$ 0	0	10,50 $\pm$ 10,13	42	9,00 $\pm$ 2,94	36
<i>Neltuma nigra semilla</i>	0 $\pm$ 0	0	7 $\pm$ 0	7	2,00 $\pm$ 0,82	8	3,50 $\pm$ 1,29	14
<i>Senegalia gilliesii</i>	0 $\pm$ 0	0	0 $\pm$ 0	0	0 $\pm$ 0		0 $\pm$ 0	
<i>Vachellia aroma</i>	0 $\pm$ 0	0	4,00 $\pm$ 0,00	4	14,75 $\pm$ 3,20	59	11,25 $\pm$ 3,40	45

#### 4.6.3 Reclutamiento a campo

En la evaluación de regeneración de especies, dos años después de las quemadas experimentales, se registró un total de 346 ejemplares, correspondientes a 10 especies de

leñosas nativas, pertenecientes a 8 familias botánicas (Tabla 4.4). Del total de ejemplares relevados, 223 se registraron en BC y 123 en BFR. Se encontró reclutamiento de cuatro de las seis especies en estudio: *A. quebracho-blanco*, *S. gilliesii*, *S. lorentzii* y *N. nigra*; las dos primeras se registraron en ambos tipos de bosques, mientras que la tercera solo se encontró en BC y de la última en BFR (Tabla 4.4). No hubo reclutamiento de *S. mistol* y *V. aroma* en ninguno de los tipos de bosques estudiados. Sin embargo, se registró reclutamiento de otras especies de leñosas características de los bosques del Chaco semiárido, no seleccionadas para este estudio: *Atamisquea emarginata*, *Condalia microphylla*, *Schinus fasciculatus* y *Celtis ehrenbergiana* var. *ehrenbergiana*, tanto en BC como en BFR; mientras *Monteverdia spinosa* y *Ximenia americana* solo en BC (Tabla 4.4).

**Tabla 4.4.** Abundancia relativa de renovales de especies leñosas del bosque del Chaco semiárido con diferente régimen de disturbios: a) bosque conservado (BC) y bosque con fuego y rolado (BFR).

SP	Familias	Abundancia relativa %	
		BC	BFR
<i>Senegalia gilliesii</i> *, **	<i>Fabaceae</i>	34	4
<i>Atamisquea emarginata</i> **	<i>Capparaceae</i>	9	5
<i>Condalia microphylla</i> **	<i>Rhamnaceae</i>	2	10
<i>Monteverdia spinosa</i>	<i>Celastraceae</i>	13	-
<i>Schinus fasciculatus</i> **	<i>Anacardiaceae</i>	4	6
<i>Celtis ehrenbergiana</i> **	<i>Cannabaceae</i>	9	6
<i>Aspidosperma quebracho-blanco</i> *, **	<i>Apocynaceae</i>	26	63
<i>Neltuma nigra</i> *	<i>Fabaceae</i>	-	6
<i>Ximenia americana</i>	<i>Olacaceae</i>	1	-
<i>Schinopsis lorentzii</i> *	<i>Anacardiaceae</i>	2	-

En negrita: especies evaluadas en la presente tesis; (\*)  
 (\*\*) especies registradas comunes para ambos sitios

### Caracterización del dosel arbóreo y de la regeneración

El análisis de ocupación de los árboles de los tratamientos en BC y en BFR indicó que los dos tipos de bosques evaluados no presentan diferencias estadísticamente significativas en AB total ( $m^2/ha^{-1}$ ) (Tabla 4.5). Las especies del dosel de mayor importancia forestal *A. quebracho-blanco* y *S. lorentzii*, estuvieron presentes en ambos tipos de bosques, sin observar diferencias significativas en el AB entre estas especies. También estuvieron presentes en los dos tipos de bosques (BC y BFR) las especies representativas del estrato medio del bosque chaqueño como *S. mistol* y *N. nigra* sin hallarse diferencias significativas entre ellas. Asimismo, se registraron otras especies características del bosque chaqueño como *Opuntia* sp., y *Parkinsonia praecox* presentes solo en BC (Tabla 4.5).

**Tabla 4.5.** Caracterización del dosel arbóreo en bosques del Chaco Semiárido, considerados como condición de referencia o bosque conservado (BC) y bosque disturbado por fuegos accidentales, rolados y quemadas experimentales (BFR) Valores promedios  $\pm$  error estándar del Área basal ( $m^2/ha^{-1}$ ). Se indican los valores del estadístico de Fisher (F) y de la probabilidad de error (p) correspondiente.

Especie	Área Basal		F	p
	BC	BFR		
<i>Aspidosperma quebracho-blanco</i>	5,89 $\pm$ 0,93	4,62 $\pm$ 0,58	1,34	0,25
<i>Schinopsis lorentzii</i>	3,18 $\pm$ 0,76	2,55 $\pm$ 0,63	0,41	0,52
<i>Neltuma nigra</i>	0,47 $\pm$ 0,26	1,11 $\pm$ 0,53	1,16	0,28
<i>Sarcomphalus mistol</i>	2,71 $\pm$ 1,04	2,07 $\pm$ 0,81	0,23	0,63
<i>Opuntia</i> sp.	0,31 $\pm$ 0,21	-	-	-
<i>Parkinsonia praecox</i>	0,15 $\pm$ 0,15	-	-	-
Total de especies	12,75 $\pm$ 1,24	10,36 $\pm$ 1,26	1,82	0,18

(-) ausencias

La altura (AT), diámetro basal promedio (DAB) y la densidad de los renovales (DEN), difirieron significativamente entre sitios sólo en *A. quebracho-blanco* (Tabla 4.6). Esta especie presentó mayor AT y DAB en BC; sin embargo, la densidad de renovales. ha<sup>-1</sup> fue significativamente mayor en BFR. No se encontraron renovales de *S. lorentzii* en BFR, pero sí en BC (83 ± 33 individuos. ha<sup>-1</sup>). Sólo se encontraron renovales de *N. nigra* en BFR con una DEN de renovales de 735 ± 301 individuos.ha<sup>-1</sup>. La especie *S. gilliesii* se registró en ambos tipos de bosques (BC y BFR) con diferencias significativas en el número de individuos. ha<sup>-1</sup> (p=0,0064), siendo mayor en BC (Tabla 4.6) (Fig. 4.7).

**Tabla 4.6.** Valores estructurales de renovales de las especies evaluadas en la presente tesis en bosques del Chaco semiárido bajo diferentes tratamientos. BC: bosque conservado; BFR bosque fuego y rolado; AT: altura de renovales (cm); DAB diámetro basal promedio de renovales expresados (mm); DEN: densidad de renovales por hectárea (individuos.ha<sup>-1</sup>). Valores promedio ± error estándar. Se indican los valores del estadístico de Fisher (F) y de la probabilidad de error (p) correspondiente.

Especie		Tratamiento		F	p
		BC (n=20)	BFR (n=20)		
<i>Aspidosperma quebracho-blanco</i>	AT	9,9 ± 1,2 <b>b</b>	5,6 ± 0,9 <b>a</b>	7,07	0,0012
	DAB	2,4 ± 0,2 <b>b</b>	1,7 ± 0,1 <b>a</b>	7,60	0,0094
	DEN	1351 ± 243 <b>a</b>	6899 ± 1565 <b>b</b>	12,2 7	0,0012
<i>Schinopsis lorentzii</i>	AT	3,8 ± 1,6	-	-	-
	DAB	0,7 ± 0,2	-	-	-
	DEN	83 ± 33	-	-	-
<i>Neltuma nigra</i>	AT	-	3,7 ± 1,5	-	-
	DAB	-	0,4 ± 0,2	-	-
	DEN	-	735 ± 302	-	-
<i>Senegalia gilliesii</i>	AT	23,3 ± 3,0	21,0 ± 10,4	0,12	0,7375
	DAB	4,3 ± 0,3	4,5 ± 2,1	0,03	0,8668
	DEN	1715 ± 366 <b>b</b>	473 ± 255 <b>a</b>	8,33	0,0064

(-) ausencias





Figura 4.7. Reclutamiento de A) *Senegalia gilliesii* y B) *Aspidosperma quebracho-blanco*

## 4.7 DISCUSIÓN

Los resultados de este capítulo representan un importante avance en la comprensión del comportamiento germinativo y reclutamiento a campo post-fuego de especies leñosas nativas del Chaco semiárido de Argentina. La intensidad de las quemadas experimentales y la posición relativa de sus propágulos en el sustrato (suelo y hojarasca) tuvieron un efecto significativo en la emergencia de plántulas a campo y en el mantenimiento de la viabilidad de los propágulos. Dos años después de las QE se evidenció reclutamiento en algunas especies dentro del área de estudio. Los resultados permitieron vincular los rasgos morfológicos de las unidades de dispersión de las especies en estudio, el potencial de enterramiento de los propágulos y la regeneración sexual en áreas quemadas.

Los resultados indicaron ausencia total de reclutamiento de las especies leñosas estudiadas luego de las QE a campo cuando los propágulos se encontraban en hojarasca, lo que sugiere baja tolerancia al shock térmico cuando no logran incorporarse al suelo. De forma que el fuego puede actuar como un factor limitante para la regeneración por semillas (Casillo et al., 2012; Giorgis et al., 2022; Ibañez Moro et al., 2021). Las intensidades de las QE estimadas a partir de las longitudes de llama promedio, pueden ser consideradas intermedias en ambos años de ensayos con propágulos en hojarasca (Bravo et al., 2014; Ledesma et al., 2018). El mantenimiento de viabilidad en los propágulos de *S. lorentzii*, *N. nigra* y *V. aroma* observado en laboratorio luego de las QE 2017 puede atribuirse a variaciones interanuales en la viabilidad de los lotes de semillas y la dormición por la cubierta seminal que les permite germinar solo bajo condiciones más favorables (Tangney et al., 2019). Particularmente, *N. nigra* presentó diferencias significativas en la viabilidad entre cosechas 2017 y 2019. Existen antecedentes de variaciones interanuales en la viabilidad de los lotes de semillas en especies nativas (Alsugaray y Carnevale, 2008).

La distribución de las semillas en diferentes fracciones del suelo guarda estrecha relación con rasgos seminales que condicionan su capacidad de enterramiento (Capítulo 2), y el aislamiento que brinda el suelo contribuye a la protección del embrión durante incendios (Borghetti et al., 2019; Ibañez Moro et al., 2021; Pausas y Lamont 2022). De acuerdo a ello, especies como *A. quebracho-blanco*, *S. lorentzii*, *S. gilliesii*, con semillas o frutos de mayor tamaño y con semillas sin cubiertas duras, podrían representar las especies de mayor susceptibilidad al fuego ya que no logran incorporarse al suelo (Ooi et al., 2022). Sin embargo, los propágulos en hojarasca de algunas especies como *S. lorentzii* y *N. nigra*

podieron mantener la viabilidad luego del fuego (QE 2017), probablemente por la protección del pericarpio o de las cubiertas seminales duras, aunque en una baja proporción (<5%) (Ibañez Moro et al., 2021). La ausencia de semillas viables de *A. quebracho-blanco*, *S. mistol* y *S. gilliesii* al finalizar el ensayo de QE 2017, tanto en parcelas quemadas como en parcelas control, podría indicar no sólo el efecto del fuego sino el efecto aditivo por la baja viabilidad inicial de los propágulos de algunas especies y por los efectos negativos de algunas variables ambientales (amplitud térmica diaria y estacional, exceso de radiación, desecación).

El mantenimiento de la viabilidad de semillas de *V. aroma* y *N. nigra* en las parcelas quemadas y en las parcelas control, detectado en los análisis de la fase 2 del ensayo 2017, podría estar relacionado al contenido de humedad de las semillas y a la protección de las cubiertas seminales duras que es característica de muchas Fabáceas. *Vachellia aroma* se encuentra en el grupo de especies con semillas de mayor contenido de humedad y *N. nigra* entre el grupo de especies de contenido de humedad intermedio, y ambas especies poseen dormición física impuesta por las cubiertas seminales. Es probable que los mayores contenidos de humedad de semillas de estas especies y/o la protección de la cubierta seminal, otorgue mayor tolerancia a la brusca desecación durante el paso de las llamas y/o durante la fase de establecimiento de plántulas en ambientes semiáridos como el área de este estudio (Judd, 1995; Soares et al., 2021). La baja viabilidad de semillas de *S. lorentzii* al final del ensayo (fase 2) con propágulos en hojarasca, podría relacionarse a la pérdida de viabilidad a corto plazo desde la dispersión, lo que parece ser un rasgo de esta especie, ya que se observó la misma tendencia con los propágulos incorporados, tanto en control como en las parcelas quemadas.

Además de los aspectos vinculados a la tolerancia térmica de los propágulos, el fuego como fenómeno físico introduce cambios en factores abióticos y bióticos que pueden afectar el reclutamiento de las plantas en áreas quemadas, debido a la combustión y carbonización de la biomasa del mantillo y a pérdidas por depredación (Pausas y Keeley, 2019; Ocampo- Zuleta y Bravo, 2019; Lipoma et al., 2019; Carbone et al., 2021). La falta de germinación en cuatro de las seis especies estudiadas en las parcelas control sugiere que, además de disturbios como el rolado y el fuego, existen limitantes ambientales para el reclutamiento (Macedo et al., 2021). Entre las condiciones ambientales post-disturbios que tienen mayor efecto en el reclutamiento de especies leñosas en ecosistemas semiáridos se mencionan: mayores riesgos de desecación (Giorgis et al., 2021), baja disponibilidad de agua para la imbibición (Venier et al., 2017, Lipoma et al., 2017) y mayores tasas de depredación (Ferrerías y Galetto, 2010; Ocampo Zuleta y Bravo, 2019), producto de cambios drásticos en la disponibilidad de biomasa.

Ferrerías y Galetto (2010) mencionan pérdidas significativas por depredación en semillas de *Gleditsia triacanthos* y *V. aroma* en el Chaco central de Argentina. Fredericksen et al. (2000) consideran elevadas las tasas de depredación de semillas superiores a 30 %, en bosques semiáridos de Bolivia. De acuerdo a ello, podrían considerarse elevadas las pérdidas por depredación de semillas de *N. nigra* y bajas las observadas en *S. mistol* luego de las QE con propágulos en hojarasca. Tales diferencias podrían estar relacionadas a diferentes agentes de depredación y al tamaño de las unidades de dispersión.

En las QE realizadas durante el 2019, donde los propágulos se encontraban incorporados en el suelo, las cinco especies evaluadas (este experimento no incluyó la especie *A. quebracho-blanco*) presentaron reclutamiento a campo (fase 1 de la evaluación) y en

laboratorio (fase 2 del experimento) tanto de los tratamientos con fuego, como los controles. Las temperaturas registradas en los primeros centímetros del suelo (entre 27° y 67°C) fueron sustancialmente diferentes de la temperatura registrada sobre el suelo, durante el proceso mismo de la combustión y coinciden con rangos observados por otros autores (Miranda et al., 1993; Daibes et al. 2017; Soares et al., 2021). El mayor porcentaje de germinación en campo fue observado en las semillas de *N. nigra* incorporadas en el suelo y quemadas, que en las parcelas control. Esto sugiere una estimulación de la germinación cuando las temperaturas se mantienen dentro del rango observado en el suelo. Sin embargo, cuando esta misma especie mantiene sus semillas incorporadas en el suelo rodeadas del artejo, presenta mayor porcentaje de germinación en el control, lo que podría atribuirse a un menor riesgo a la desecación por la protección del pericarpio (Judd, 1994). Un patrón similar, de mayor porcentaje de germinación con propágulos enterrados en control, se observó en *S. gilliesii*, aunque sin diferencias significativas con el otro tratamiento.

La tolerancia térmica de los tejidos vegetales suele ser 60°C (Santacruz Garcia, 2020), sin embargo, estos umbrales pueden variar de acuerdo al tejido de que se trate, al estado de hidratación de las células, a la genética de la especie y al tiempo de exposición al calor. Los rangos de temperatura evaluados en ensayos de shock térmico en laboratorio, son usualmente 80°, 110, 120 y 140 °C y pocas especies toleran temperaturas superiores a los 100° C en laboratorio (Moreira y Pausas, 2012; Jaureguiberry y Diaz, 2015; Ramos et al., 2019; Daibes et al., 2019; Ibañez Moro et al., 2021). Las especies que poseen un umbral relativamente bajo de tolerancia al calor podrían experimentar mortalidad y por lo tanto presentar menor número de semillas viables en el banco de semillas luego de un

incendio (Auld y Denham, 2006; Ooi et al., 2022). Estos resultados coinciden con los determinados en el Capítulo 2 de esta tesis y los resultados obtenidos en el ensayo de reclutamiento a campo luego de QE permiten no rechazar nuestra hipótesis sobre lo determinante de la distribución de los propágulos en el perfil del suelo para la supervivencia y establecimiento de plántulas en el ambiente luego de incendios.

### **Reclutamiento en áreas quemadas**

Los datos sobre reclutamiento de especies leñosas en bosques con diferente historia de disturbios son esenciales para delinear planes de manejo forestal que permitan obtener las tasas de regeneración deseadas, bajo características particulares de explotación productiva (Lucas-Borja et al., 2018). El reclutamiento de sólo cuatro de las seis especies estudiadas en BC y BFR refleja las dificultades de la reproducción por semillas en ambientes semiáridos (Lipoma et al., 2019). Sachtler (1977) y Araujo et al. (2008), comunicaron para bosques chaqueños que áreas basales entre  $5,5 \text{ m}^2 \cdot \text{ha}^{-1}$  y  $6 \text{ m}^2 \cdot \text{ha}^{-1}$  se pueden considerar como bosques en recuperación, luego de la explotación. Las áreas basales totales observadas en los sitios de estudio, prácticamente duplican los valores antes mencionados lo que sugiere el buen estado de conservación de los parches de bosque dentro del Campo Experimental donde se realizaron las evaluaciones. A pesar de ello, se observaron distintos patrones de reclutamiento de las especies de leñosas en bosques con diferente historia de disturbios, lo que podría atribuirse a la remoción de biomasa producida por los rolados y fuegos accidentales (BFR), y al efecto disruptivo reciente de las QE 2017, que se realizaron en el mismo escenario (Trucco y Caziani, 2008). La ausencia de diferencias significativas en la ocupación arbórea entre BC y BFR parecen reforzar el argumento de que los resultados observados en el reclutamiento por semillas

en las especies estudiadas, podrían corresponder a diferencias causadas por limitantes ambientales, regímenes de disturbio y factores biológicos que podrían estar afectando el reclutamiento.

*Schinopsis lorentzii*, la especie arbórea del dosel con mayor interés de conservación, no presentó regeneración natural por semillas en BFR lo que sugiere requerimientos particulares de la especie para germinar y reclutar a campo y sensibilidad a disturbios. En congruencia a lo expresado, *S. lorentzii* habita en ambientes más húmedos que *A. quebracho-blanco* (Prado y Gibbs, 1993). Las características leñosas del pericarpio del fruto de *S. lorentzii* constituyen una barrera para la imbibición de la semilla (dormición física por pericarpio, Capítulo 3), razón por la cual esta especie podría requerir mayores tenores de humedad para reclutar (Navall, 2012; Ocampo-Zuleta y Bravo, 2019). Altos niveles de desecación y radiación en bosques disturbados podrían limitar el reclutamiento de *S. lorentzii*. En coincidencia con ello, Tálamo et al., (2015) y Trigo, (2018) mencionaron que esta especie tiene mayor éxito en la regeneración en sitios donde los disturbios son excluidos. Así también, el reclutamiento de *S. lorentzii* solo en BC, y con baja frecuencia relativa, coincide con los datos obtenidos en relación al tamaño de sus BSS dentro del área de estudio, y a su posición en el perfil del suelo, comunicados y discutidos en el Capítulo 2 de esta tesis.

Por otro lado, *A. quebracho-blanco* es la única especie del dosel con regeneración por semillas en BFR, con densidad de renovales significativamente mayor en bosques con disturbios, aunque de menor tamaño. Ambas especies del dosel de bosques chaqueños tienen dispersión anemócora y sus semillas poseen rasgos que podrían impedir su incorporación al suelo (Alzugaray et al., 2007; Long et al., 2015, Capítulo 2), sin embargo,

muestran diferente patrón de reclutamiento en bosques con disturbios. Según Lipoma et al. (2019), la hojarasca o el mantillo podrían actuar como una trampa eficaz para las semillas de leñosas con nula capacidad de enterramiento, facilitando su futura germinación debido a mayores tenores y retención de humedad. Sin embargo, el volumen de mantillo se reduce en ambientes de bosques chaqueños con disturbios (Trucco y Caziani, 2008; Navall, 2012) y con ello la humedad disponible para la imbibición de las semillas y así poder luego desencadenar la germinación. *A. quebracho-blanco* germina en hojarasca aún con un bajo tenor de humedad, producto del rocío nocturno, y produce plántulas vigorosas que suelen conformar un banco de plántulas en escenarios de disturbios recurrentes (Barchuck et al. 2006).

Por otro lado, la mayor densidad de renovales de *A. quebracho-blanco* en BFR, coincide con los resultados del capítulo 2, ya que se encontró en este sitio mayor tamaño de BSS que en BC. Asimismo, en esta especie el mayor porcentaje de semillas viables del BSS se determinó por medio del método indirecto, lo que sugiere que germinan a corto plazo desde su dispersión y parecen tolerar sitios abiertos, con mayores niveles de estrés ambiental durante la fase de reclutamiento (Rivera, 2004). Ibañez-Moro et al. (2021) comunicaron una leve estimulación de la germinación de *A. quebracho-blanco* en tratamiento de shock térmico de 80°C; temperaturas cercanas a ésta se registran sobre el suelo en áreas quemadas. La menor altura (AT) y el diámetro basal (DAB) de los renovales de *A. quebracho-blanco* en BFR podrían indicar el establecimiento reciente luego del último disturbio. La mayor densidad de renovales de *A. quebracho-blanco* en bosque con disturbios podría atribuirse a una eficiente dispersión de semillas desde áreas aledañas sin disturbios o por la cercanía de una fuente importante de semillas (árboles



semilleros) (Colombo Speroni y De Viana, 2000; Ocampo-Zuleta y Bravo, 2019). Estos resultados difieren de los comunicados por Barchuk et al. (1999) y Lipoma et al. (2021) quienes informaron mayor reclutamiento de *A. quebracho-blanco* en áreas protegidas y con condiciones más propicias que las de áreas disturbadas. Por otro lado, Rivera (2004) informó una rápida respuesta poblacional positiva de *A. quebracho-blanco* a incendios de baja intensidad, siempre y cuando se acompañe de la exclusión de pastoreo.

La ausencia de reclutamiento de *S. mistol* y *V. aroma* en ambos tipos de bosques, podría estar relacionada a la distribución irregular de propágulos en los BSS y baja similitud entre la composición del banco y la vegetación en pie, ya mencionada para ambientes chaqueños por algunos autores (Abdala 2016; Lipoma et al., 2019). Esto resulta evidente en el caso de *S. mistol*, especie que estuvo presente en la vegetación en pie de BC y BFR, forma banco de semillas en el suelo (Capítulo 2) y, sin embargo, no produjo reclutamiento en los bosques estudiados. Los propágulos de *S. mistol* poseen características de masa y volumen que les permitiría mantenerse propágulos en la hojarasca, como así también incorporarse en el suelo (Capítulo 2). Sin embargo, la pérdida de viabilidad que presentan las semillas de mistol a un relativo corto plazo desde su dispersión (Araoz et al., 2004) y la presencia de dormición física por el endocarpo leñoso, podrían ser las causas del reclutamiento nulo observado en ambos sitios de estudio (Araoz y De Longo, 2006; Gianminola et al., 2012). Jaureguiberry y Díaz (2015) e Ibañez- Moro et al. (2021) definen a *S. mistol* como sensible al shock térmico, lo que podría justificar la ausencia de reclutamiento en BFR.

La falta de reclutamiento de *V. aroma* no coincide con lo esperado. En el capítulo 2 esta especie presentó el mayor tamaño de BSS entre las especies estudiadas, junto a *N. nigra*,

y se trata de una especie tolerante al shock térmico (Capítulo 3, Ibáñez-Moro et al., 2021), sobre todo cuando sus propágulos se encuentran enterrados. Estos resultados parecen reafirmar la disimilitud mencionada por algunos autores entre la composición de especies de la vegetación en pie, la del BSS (Abdala 2016; Lipoma et al., 2019) y que la disponibilidad de propágulos no es el único cuello de botella para el reclutamiento de especies nativas. En relación al disturbio que representan los incendios, los resultados de reclutamiento a campo demuestran la susceptibilidad de la especie cuando los propágulos no se encuentran incorporados al suelo, ya que no se identificaron plántulas de esta especie dos años después de las QE 2017 en el BFR, pero tampoco en el BC.

Por lo tanto, la ausencia de reclutamiento en BC y BFR tanto de *S. mistol* como de *V. aroma* podría estar relacionada también a la falta de dispersores que efectivicen la escarificación biológica para germinar, a pérdidas de propágulos por depredación o a una estrategia de retraso en la germinación hasta que se presenten las condiciones ambientales propicias para germinar (Ramos et al., 2019, Daibes et al., 2019).

La presencia de reclutamiento de *N. nigra* exclusivamente en BFR refleja su carácter de especie pionera, con gran aptitud para colonizar ambientes disturbados, como otras tantas especies de Fabáceas (Casillo et al., 2012; Carbone et al. 2017). Sin embargo, los resultados obtenidos en el reclutamiento a campo no coinciden con el comportamiento esperado, teniendo en cuenta que el mayor tamaño de BSS de *N. nigra* se ha observado en BC. Los porcentajes de depredación observados en semillas contenidas en artejos en *N. nigra* (mayores al 30%), permiten suponer que ésta puede ser una vía importante de pérdida de propágulos, por lo cual no establecieron reclutamiento en BC, a pesar de que se censaron ejemplares de esta especie en ambos tipos de bosques (Ferraras y Galetto,

2010; Trucco y Caziani, 2008). Ibáñez-Moro et al. (2021) consideraron a los propágulos de esta especie y *V. aroma* relativamente tolerantes al shock térmico de 80 y 110°C, ya que mantuvieron viabilidad, sobre todo en semillas contenidas en endocarpos, por lo cual podría esperarse mayor nivel de reclutamiento al observado. El tamaño pequeño de las plántulas de *N. nigra* observadas en BFR sugiere un pulso de establecimiento a considerable distancia temporal desde los disturbios producidos por el rolado y los fuegos, probablemente con la confluencia de condiciones ambientales apropiadas para la germinación y el crecimiento de las plántulas.

La presencia de renovales de *S. gilliesii* tanto en BC como en BFR guarda relación a la presencia de los propágulos en los BSS de ambos sitios de estudio y la mayor densidad de renovales en BC coincide con el mayor tamaño de BSS observado en este tipo de bosques (Capítulo 2). La similitud en cuanto a la estructura de los renovales (AT y DAB) en ambos sitios podrían indicar que el establecimiento fue en el mismo periodo, pero, con mayor éxito de reclutamiento en BC. Venier et al. (2017) informaron la dominancia de esta especie en sitios excluidos de disturbios y del éxito de su regeneración en este tipo de bosques. Sin embargo, la presencia de reclutamiento observado en BFR sugiere cierto grado de tolerancia de la especie a condiciones ambientales post-disturbios. Venier et al. (2017) señalaron también el éxito en el reclutamiento de esta especie bajo distintas condiciones de luz, y en suelos con bajo contenido de humedad, lo cual podría asegurar la germinación en condiciones estresantes como las que imperan a corto plazo luego del disturbio.

Los resultados de este capítulo parecen reafirmar la hipótesis planteada al inicio de este capítulo sobre el efecto del fuego en el tamaño y la persistencia del banco de semillas. El

50 % de las especies estudiadas no presentó reclutamiento en el sitio con disturbios a pesar de la presencia de las especies en la vegetación en pie y en el BSS, lo que sugiere que limitantes ambientales y factores biológicos que podrían estar afectando el reclutamiento a campo. Por lo tanto, el reclutamiento en BFR podría estar fuertemente condicionado a la liberación del espacio, la supervivencia a cambios bióticos como el incremento en la depredación de semillas, la abundancia de los dispersores de especies endozoócoras por la remoción de biomasa, y la tolerancia a condiciones ambientales, usualmente más adversas que las de bosques sin disturbios (Venier et al., 2017; Lipoma et al., 2017). La endozoocoria juega un papel muy importante como mecanismo de dispersión de especies de leñosas del Chaco semiárido ya que la mayoría de las especies dispersa frutos completos, cuyas semillas necesitan escarificación biológica para germinar (Peco et al., 2006; Trucco y Cazziani, 2008; Abraham de Noir y Bravo, 2014). Por lo tanto, la presencia de micromamíferos, aves e insectos pueden influir en la disponibilidad de propágulos y en la capacidad de reclutar en sitios abiertos luego de la dispersión (Trucco y Cazziani, 2008). La disponibilidad de fuentes de propágulos (árboles y arbustos semilleros) desde sitios aledaños sin disturbios parece esencial para permitir el reclutamiento de las especies leñosas del bosque (Trucco y Cazziani, 2008; Venier et al., 2017; Lipoma et al., 2019).

#### **4.8 CONCLUSIÓN**

Los resultados del presente capítulo indicaron diferentes patrones de reclutamiento post-fuego en las especies de leñosas nativas seleccionadas para este estudio. La distribución en el perfil del suelo (suelo u hojarasca) de los propágulos resultó determinante para su supervivencia y el reclutamiento a campo luego de QE de mediana

o baja intensidad. Independientemente de su tolerancia al shock térmico, si los propágulos se encuentran retenidos en la superficie del suelo, el paso del fuego resultó letal. Sin embargo, si los propágulos se encuentran incorporados en el suelo, aumentan las posibilidades de reclutar, gracias al potencial de aislamiento con respecto a las temperaturas de superficie. El reclutamiento post-fuego depende por lo tanto de las posibilidades de incorporación al suelo y de la viabilidad de los propágulos. A mayor viabilidad de los propágulos y mayor tolerancia a shock térmico, mayor potencial de reclutamiento, tal como se ha demostrado en *N. nigra*. Así también, la formación de BSS no parece garantizar el reclutamiento, ya que las fuentes potenciales de pérdida de semillas, como la depredación, se incrementan en ambientes disturbados, disminuyendo las posibilidades de reclutamiento, como se ha observado en *V. aroma* y *S. mistol*. Los resultados del reclutamiento a campo luego de dos años de las QE, indicaron que las especies con mayor éxito en el establecimiento de renovales fueron *A. quebracho-blanco*, *N. nigra* y *S. gilliesii*, especies que tienen mayor tolerancia para germinar y establecer plántulas en un ambiente con mayor desecación, y mecanismos de dispersión que aseguran o facilitan la llegada de los propágulos desde sitios vecinos. La falta de reclutamiento de *S. lorentzii* en bosque disturbado con rolados y fuego plantea la necesidad de un manejo forestal diferencial para facilitar la regeneración sexual de las especies del dosel. Esta especie es una de las especies con mayor interés de conservación a escala regional, debido a BSS escaso, reducida viabilidad, sensibilidad al fuego y requerimientos germinativos particulares.

---

# CAPÍTULO 5

## Conclusiones generales

---



---

## CAPÍTULO 5

---

### 5.1 Conclusiones generales

- Los análisis de rasgos funcionales de las unidades de dispersión de las especies estudiadas permitieron el empleo del Índice de Forma y su correlación con la masa de las semillas, como indicador de potencialidad de enterramiento (Perez Harguindeguy et al., 2013; Rolhauser, 2022). Los resultados indicaron que las especies del dosel y *S. gilliesii*, reúnen características en sus propágulos que dificultan su enterramiento en el suelo, lo que focaliza su BSS en la hojarasca y probablemente reduce su persistencia en los bosques. De manera semejante, aunque con un peso mayor y forma circular, *S. mistol* no lograría incorporar sus propágulos al suelo, situándolos predominantemente en la fracción de hojarasca.
- Los propágulos de las especies pioneras, *N. nigra* y *V. aroma* presentan valores intermedios de Índice de Forma y tamaño, lograrían incorporarse al suelo, y formar BSS de mayor persistencia.
- Los BSS de especies del dosel, consideradas determinantes de la funcionalidad y de las características ambientales de los bosques con disturbios (Giorgis y Cingolani, 2013; Torrella et al., 2015), mostraron diferencias en relación a los disturbios: *A. quebracho-blanco* presentó mayor tamaño de BSS en BFR, mientras *S. lorentzii*, lo hizo en BC. Así también varió el comportamiento de las especies pioneras. *V. aroma* presentó mayor tamaño de BSS en BFR y *N. nigra* en BC. *Sarcomphalus mistol* y *S. gilliesii* no presentaron diferencias entre sitios con diferente historia de disturbios.

- Existen diferencias significativas en el tamaño de BSS en las seis especies leñosas estudiadas, siendo mayor entre las especies pioneras (*V. aroma* y *N. nigra*), seguido por valores intermedios, aunque significativamente menores a las anteriores, en las especies del dosel y piso medio, *S. lorentzii*, *A. quebracho-blanco* y *S. mistol* respectivamente. *S. gilliesii* fue la especie con menor tamaño de BSS. A la vez, el tamaño del BSS de las especies varió entre años y tipo de bosque (BC: conservado vs. BFR: con disturbios), sin una tendencia definida.
- Los análisis de viabilidad por Tetrazolio, en laboratorio, confirmaron las tendencias de persistencia de BSS estimadas por la profundidad de los propágulos en el perfil del suelo, y por rasgos seminales como la dormición, forma y tamaño en las diferentes especies.
- En relación al fuego, la supervivencia de las semillas durante el evento, y la germinación siguiente al disturbio de las especies estudiadas, fueron influenciadas por la capacidad de enterramiento de los propágulos de estas especies, por el mantenimiento de la viabilidad y por las condiciones ambientales en el área quemada.
- La exposición a tratamientos de calor en laboratorio permitió identificar tolerancia diferencial de las especies al shock térmico y comprobar que las temperaturas testeadas en los ensayos (80°C, 110°C y 140°C) no produjeron la ruptura de la dormición en aquellas especies que la presentan, a excepción de un bajo porcentaje de propágulos de *N. nigra* con endocarpo que mostró bajos porcentajes de germinación a 140°C. De acuerdo a los porcentajes de germinación observados en lotes de semillas de control y los expuestos a shock térmico, todas las especies son sensibles al calor, con excepción de *V. aroma* y *N. nigra*, cuando



sus semillas se encuentran incluidas en los endocarpos. Los endocarpos leñosos de *S. lorentzii* y *S. mistol* no protegieron a los embriones del shock térmico, aun en las más bajas de las temperaturas testeadas. Así también, la tolerancia de *V. aroma* no fue mayor a 110°C y la de *A. quebracho-blanco* no fue mayor a 80°C. Aparentemente, las cubiertas seminales de *V. aroma* y *N. nigra* permitieron mantener la viabilidad de una fracción significativa de propágulos, que no germinaron hasta el final de los ensayos de laboratorio (90 días luego de la siembra), lo que plantea la posibilidad de un diferimiento en la germinación de estas especies, hasta que se reúnen las condiciones propicias para germinar (Chen et al., 2020).

- Las quemas experimentales (QE) y reclutamiento a campo indicaron que la interacción entre los rasgos funcionales de las semillas, su disposición en el perfil del suelo y sus respuestas al fuego, resultan importantes para poder predecir la persistencia del BSS de las especies leñosas del bosque luego del fuego.
- De las seis especies analizadas, *V. aroma* y *N. nigra* presentaron mayor reclutamiento post-fuego a campo cuando sus semillas se encontraban incorporadas al suelo.
- Se ha demostrado que el poder aislante del suelo y/o las cubiertas seminales y/o pericarpio del fruto protegen a las semillas del shock térmico durante QE y que existe una respuesta de reclutamiento a campo de las especies estudiadas congruente con los resultados observados en laboratorio, luego de exponerlas a shock térmico. Las dos especies de mayor reclutamiento luego de las QE, *V. aroma* y *N. nigra*, presentan dormición en las semillas que probablemente contribuye al mantenimiento de su viabilidad a largo plazo. Debido a que no todas las especies

analizadas poseen este potencial de enterramiento y tolerancia al fuego, es que los disturbios en BFR afectaron el tamaño de sus BSS, alterando los mecanismos de regeneración (Hoffmann, 1999; Tálamo et al., 2003), y aumentando la complejidad de los patrones de sucesión (Tálamo y Caziani, 2003) en bosques disturbados.

- El reclutamiento a campo luego de dos años de haberse realizado las QE en el BFR, indicaron que las especies con mayor densidad de renovales, *A. quebracho-blanco* y *S. gilliesii*, fueron las de menor tamaño de BSS, lo que parece indicar la importancia de la producción de frutos y dispersión de semillas luego de disturbios. La capacidad de germinar y establecer renovales en ambientes con mayor desecación, mayor amplitud térmica diaria y estacional, aprovechando la liberación de recursos producida luego del disturbio (Tangney et al., 2020) les otorga ventajas para establecerse en sitios disturbados con respecto a las otras especies leñosas del bosque.
- Los agentes dispersores de frutos y las fuentes de propágulos (árboles semilleros) parecen determinantes para el reclutamiento de especies cuyos propágulos no pueden incorporarse al suelo y forman bancos de semillas transitorios. Esto reafirma la hipótesis de esta tesis que remarca la importancia de los rasgos seminales en la persistencia de los BSS, sobre todo en ambientes con disturbios que producen la remoción de biomasa, como fuego y rolados (Lipoma et al., 2019).
- El éxito del establecimiento post-fuego no depende exclusivamente de la tolerancia de la semilla a altas temperaturas (Macedo et al., 2021), sino también de las interacciones entre rasgos funcionales de las unidades de dispersión

(forma, tamaño, viabilidad, dormición) y los componentes bióticos y abióticos, que se presentan con cambios en función a las características del disturbio.

- La estructura de los renovales, y las diferencias en la frecuencia relativa de renovales entre especies, sugieren pulsos de reclutamiento de *A. quebracho-blanco*, *S. gilliesii* y *N. nigra*, ya que se trata de ejemplares de tamaño reducido.
- Estos resultados contribuyen a la comprensión de los factores que regulan la regeneración de especies leñosas en comunidades vegetales nativas del Chaco. La sensibilidad al calor de los propágulos de las especies estudiadas parece indicar que los incendios forestales frecuentes y / o de mayor intensidad que aquellos que caracterizan al régimen natural en regiones áridas y semiáridas (Bravo et al. 2010, 2021), podrían comprometer su reproducción sexual, limitando el mantenimiento de la diversidad genética y la distribución natural de poblaciones del Chaco (Ibáñez-Moro et al. 2021).
- Resulta necesario seguir evaluando en conjunto las interacciones observadas entre los rasgos funcionales de las unidades de dispersión y factores bióticos y abióticos que determinan el éxito del reclutamiento, y también considerar escalas temporales más amplias en los análisis.

## **5.2 Líneas de investigación futuras:**

Esta tesis aportó información importante a nivel de especie y de la comunidad de leñosas sobre los factores que influyen en el reclutamiento a campo de las especies leñosas nativas más representativas de los diferentes estratos del bosque del Chaco semiárido luego de incendios. Para lograrlo se emplearon comparaciones de variables de bosques en condición de referencia y bosques con fuego y rolados, y quemas experimentales a

campo como fuente de disturbio, disponiendo los propágulos a diferentes posiciones dentro del sustrato. Se prevé en futuros estudios ampliar el área y número de especies de estudio, considerando aquellas con diferente balance hídrico y especies de diferentes tipos funcionales (herbáceas, subarbustos).

Los resultados de esta tesis proponen extender canales de comunicación apropiados de la información generada para identificar y ampliar el uso de metodologías que permitan mejorar el manejo y la producción de plantas nativas en vivero, y su aplicación en la restauración de áreas quemadas.

---

## BIBLIOGRAFÍA

---

- Abdala, N. R., Bravo, S., y Acosta, M. (2020). Germinación y efectos del almacenamiento de frutos de *Neltuma ruscifolia* (Fabaceae). *Bosque* (Valdivia), 41(2), 103-111.
- Abdala, N.R. (2016). Banco de Semillas del Suelo de Especies Leñosas de un Bosque Nativo del Chaco Semiárido. Tesis Maestría en Desarrollo de Zonas Áridas y Semiáridas Facultad de Agronomía y Agroindustrias. Universidad Nacional de Santiago del Estero.
- Abraham de Noir, F., Bravo, S. y Abdala, R., 2002. Mecanismos de dispersión de algunas especies de leñosas nativas del Chaco Occidental y Serrano. *Quebracho-Revista de Ciencias Forestales*, (9), pp.140-150.
- Abraham de Noir, F., Gulotta de Maguna, M., y Abdala, R. (2004). How to improve germination in *Caesalpinia paraguariensis* Burk. *Seed Science and Technology*, 32(1), 235-238.
- Abraham de Noir, F., y Bravo, S., (2014). Frutos de Leñosas Nativas de Especies Leñosas Nativas de Argentina, 1a ed. Universidad Nacional de Santiago del Estero – UNSE Facultad de Ciencias Forestales. Libro. ISBN 978-987-1676-19-4.
- Akaike, H. (1972). Use of an information theoretic quantity for statistical model identification. *Proceedings of the 5th Hawaii International Conference on System Sciences*, North Hollywood, USA, pp. 249-250.
- Alexander, M. E. (1982). Calculating and interpreting forest fire intensities. *Canadian Journal of Botany*, 60(4), 349-357.
- Alzugaray, C., Carnevale, N., Salinas, A., Pioli, R. (2006). Quality of *Aspidosperma quebracho-blanco* Schlecht. seeds. *Quebracho-Revista de Ciencias Forestales* (13), 26–35.
- Alzugaray, C., Carnevale, NJ, Salinas, AR y Pioli, R. (2007). Factores bióticos y abióticos que liberan la calidad de las semillas de *Schinopsis balansae* Engl. y *Aspidosperma quebracho-blanco* Schltdl. *Revista Iberoamericana de Micología* , 24 (2), 142-147.
- Alzugaray, C., Carnevale, N.J., & Salinas, A., R. (2008). Crecimiento en plántulas de *Schinopsis balansae* Engl. *Ecotrópica* , 14 , 27-35.
- Andrade, L. A. Z., & Miranda, H. S. (2014). The dynamics of the soil seed bank after a fire event in a woody savanna in central Brazil. *Plant Ecology*, 215(10), 1199-1209.

- Arana, M. D.; Natale, E.; Ferretti, N.; Romano, G.; Oggero, A.; Martínez, G.; Posadas, P.; Morrone, J. J. (2021). Esquema biogeográfico de la República Argentina. Opera lilloana 56, Fundación Miguel Lillo, Tucumán, Argentina
- Araoz, S. D., & Del Longo, O., (2006) Pregerminative treatments to break the physical dormancy imposed for the endocarps in *Ziziphus mistol* Grisebach. *Quebracho-Revista de Ciencias Forestales* (13), 56–65.
- Araoz, S. D., Del Longo, O., & Karlin, O., (2004). Seed Germination of *Zizyphus Mistol* Grisebach. Parametric Correlations of Size and Weight of Drupes, Endocarps and Seeds With Germination and Vigor. *Multequina*, Núm, 13. Instituto Argentino de Investigación de Zonas Áridas, pp. 45–50.
- Araujo, P.; Iturre, M. C.; Acosta, V. H.; Renolfi, R. F., (2008). Estructura del bosque de La María EEA INTA Santiago del Estero. *Quebracho-Revista de Ciencias Forestales* (16, 5-19.
- Arnan, X., Rodrigo A., & Retama, J. (2007). Post-fire regeneration of Mediterranean plant communities at a regional scale is dependent on vegetation type and dryness. *Journal of Vegetation Science* 18: 111-122.
- Arturi, M. (2016). Evaluación del muestreo por recuento angular de Bitterlich en distintas distribuciones espaciales y diamétricas generadas por simulación. *Bosque (Valdivia)*, 37(2), 431-437.
- Auld, T. D., Keith, D. A., & Bradstock, R. A. (2000). Patterns in longevity of soil seedbanks in fire-prone communities of south-eastern Australia. *Australian Journal of Botany*, 48(4), 539-548.
- Auld, T. D., & Denham, A. J. (2006). How much seed remains in the soil after a fire?. *Plant ecology*, 187(1), 15-24.
- Badía, D., López-García, S., Martí, C., Ortiz-Perpiñá, O., Girona-García, A., & Casanova-Gascón, J. (2017). Burn effects on soil properties associated to heat transfer under contrasting moisture content. *Science of the Total Environment*, 601, 1119-1128.
- Barberis, I. M., Pire, E. F., & Lewis, J.P. (1998). Spatial heterogeneity and woody species distribution in a *Schinopsis balansae* (Anacardiaceae) forest of the Southern Chaco, Argentina. *Rev. Biol. Trop.* 46: 515-524.
- Barberis, I. M., Mogni, V., Oakley, L., Alzugaray, C., Vesprini, J. L., & Prado, D. E. (2012). Biología de especies australes: *Schinopsis balansae* Engl. (Anacardiaceae). *Kurtziana*, 37(2), 59-86.
- Barchuk, A.H., & del Pilar Díaz, M. (1999). Regeneration and structure of *Aspidosperma quebracho-blanco* Schl. in the Arid Chaco (Córdoba, Argentina). *Forest ecology and management*, 118(1-3), pp.31-36.

- Barchuk, A. H., Campos, E. B., Oviedo, C., & Díaz, M. D. P. (2006). Supervivencia y crecimiento de plántulas de especies leñosas del Chaco Árido sometidas a remoción de la biomasa aérea. *Ecología Austral*, 16(1), 47-61.
- Baskin, C.C. & Baskin, J.M. (1998). Seeds: ecology, biogeography, and, evolution of dormancy and germination. Elsevier/Academic Press, San Diego, CA, USA.
- Baskin, J. M., Baskin, C.C., & Li, X., (2000). Taxonomy, anatomy, and evolution of physical dormancy in seeds. *Plant Species Biology*. 15, 139–152.
- Baskin, J. M., & Baskin, C. C. (2004). A classification system for seed dormancy. *seed Sci. Res.*14, 1–16.
- Baskin, C. C., & Baskin, J. M. (2014). Seeds: Ecology, Biogeography, and Evolution of Dormancy and Germination, 2nd Edn. Elsevier/Academic Press, San Diego, CA, USA.
- Basualdo, M., Huykman, N., Volante, J. N., Paruelo, J. M., Piñeiro, G., (2019). Lost forever? Ecosystem functional changes occurring after agricultural abandonment and forest recovery in the semiarid Chaco forests. *Science of Total Environment*, 650, 1537–1546. [https:// doi.org/10.1016/j.scitotenv.2018.09.001](https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2018.09.001).
- Bekker, R. M., Bakker, J. P., Grandin, U., Kalamees, R., Milberg, P., Poschlod, P., ... & Willems, J. H. (1998). Seed size, shape and vertical distribution in the soil: indicators of seed longevity. *Functional Ecology*, 12(5), 834-842.
- Bhatt, A., Pérez-García, F. (2016). Dormición de semillas de *Ochradenus baccatus* (Resedaceae), una especie arbustiva de las regiones desérticas arábicas. *Journal of Tropical Biology*. 64 (3), 965–974. <https://doi.org/10.15517/rbt.v64i3.19824>.
- Bisigato, A. J., Bertiller, M. B., Ares, J. O., & Pazos, G. E. (2005). Effect of grazing on plant patterns in arid ecosystems of Patagonian Monte. *Ecography*, 28:561-572.
- Bitterlich, W. (1984). The Relascope Idea: relative measurements in forestry. Slough, Inglaterra. Commonwealth Agricultural Bureaux. 242 p.
- Bochet, E. (2015). The fate of seeds in the soil: a review of the influence of overland flow on seed removal and its consequences for the vegetation of arid and semiarid patchy ecosystems. *Soil*, 1(1), 131-146.
- Boletta, P., Ravelo, A., Planchuelo, A. (2006). Assessing deforestation in the Argentine Chaco. *Forest Ecology Management*. 228, 114–118.
- Bond, W. J., & Midgley, J. J. (2001). Ecology of sprouting in woody plants: the persistence niche. *Trends in ecology & evolution*, 16(1), 45-51.

- Bond, W. J., & Keeley, J. E. (2005). Fire as a global 'herbivore': the ecology and evolution of flammable ecosystems. *Trends in ecology & evolution*, 20(7), 387-394.
- Bongani, Finiza (2012) Cambio Climático y su Relación con los Ecosistemas de Incendios El Cambio Climático y los Incendios. Memorias Del Cuarto Simposio Internacional Sobre Políticas, Planificación Y Economía de Los Incendios Forestales: Cambio Climático E Incendios Forestales, 246-256.
- Bonino, E. & Araujo, P. (2005) Structural differences between a primary and a secondary forest in the Argentine Dry Chaco and management implications. *Forest Ecology and Management*, 206: 407-412.
- Borghetti, F., Andrade, L.A.Z., Schmidt, I.B., Barbosa, E.R.M, (2019). Seed germination and seedling recruitment of *Dimorphandra mollis* Benth. in a Neotropical savanna subjected to prescribed fires. *Folia Geobot.* 1–9. <https://doi.org/10.1007/s12224-019-09338-3>.
- Borza, J. K., Westerman, P. R., & Liebman, M. (2007). Comparing estimates of seed viability in three foxtail (*Setaria*) species using the imbibed seed crush test with and without additional tetrazolium testing. *Weed Technology*, 21(2), 518-522.
- Bradstock, R., & Auld, T., (1995). Soil temperatures during experimental bushfires in relation to fire intensity: consequences for legume germination and fire management in South-Eastern Australia. *Journal of Applied Ecology*, 32 (1), 76–84. <https://doi.org/10.2307/2404417>.
- Brasil Mendes, L., Andrade da Silva, K., Melo dos Santos, D., Falcao Fraga dos Santos, J.M., Albuquerque, U.P. & Lima Araújo, E. (2015). What happens to the soil seed bank 17 years after clear cutting of vegetations? *Revista de Biología Tropical*, 63(June), 321–332.
- Brassiolo, M. (2005). Propuestas para la conversión de bosques degradados: Los bosques del Chaco. *IDIA Forestal* 8:23-28.
- Bravo, S., Kunst, C., Giménez, A., & 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., Grau, R., Araoz, E., (2010). Fire–rainfall relationships in Argentine Chaco savannas. *Journal of Arid Environment*, 74 (10), 1319–1323. <https://doi.org/10.1111/aec.12533>.
- Bravo, S., Abdala, R., Abraham de Noir, F., Pece, M., (2011). Treatments to Improve Germination of *Neltuma kuntzei*. *Seed Technology*. 33 (1).



- Bravo, S., Kunst, C., Leiva, M., Ledesma, R., (2014). Response of hard- wood tree regeneration to surface fires, western Chaco region, Argentina. *Forest Ecology of Management*. 326, 36–45. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2014.04.009>.
- Bravo, S., Abadala, R., del Corro, F. I., Ibañez Moro, A. V., Santacruz García, A. C., Loto, D. E., & Ojeda Brozovich, F. A. (2018). Regeneración en especies de leñosas nativas del Chaco de Argentina y su respuesta a disturbios. En: Los Bosques y el futuro Consolidando un vínculo permanente en educación forestal. Editoras: Dra. Ana María Giménez y la Dra. Graciela Inés Bolzón de Muñiz, - 1a ed - Santiago del Estero UNSE. Facultad de Ciencias Forestales, pp: 127-150.
- Bucher, E., (1982). Chaco and Caatinga. South American arid savannas, woodlands and thickets. In: Huntley, B.E., Walker, B. (Eds.), *Ecology of Tropical Savannas*. Ecol. Studies, 42. Springer-Verlag, Berlín, pp. 48–79.
- Bucher, E., (1987). Herbivory in arid and semi-arid regions of Argentina. *Revista Chilena de Historia Natural*. 60, 265–273.
- Cabido, M., Zeballos, S. R., Zak, M., Carranza, M. L., Giorgis, M. A., Cantero, J. J., & Acosta, A. T. (2018). Native woody vegetation in central Argentina: Classification of Chaco and Espinal forests. *Applied of Vegetation Science*, 21(2), 298-311.
- Caetano, S., Prado, D., Pennington, R.T., Beck, S., Oliveira-Filho, A., Spichiger, R., Naciri, Y., (2008). The history of seasonally dry tropical forests in eastern South America: inferences from the genetic structure of the tree *Astronium urundeuva* (Anacardiaceae). *Molecular Ecology*. 17, 3147.
- Carbone, L. M., and Aguilar, R. (2017). Fire frequency effects on soil and pollinators: what shapes sexual plant reproduction?. *Plant Ecology*, 218.11: 1283-1297.
- Carbone, L. M., Aguirre-Acosta, N., Tavella, J., & Aguilar, R. (2017). Cambios florísticos inducidos por la frecuencia de fuego en el Chaco Serrano. *Boletín de la Sociedad Argentina de Botánica*, 52(4), 753-778.
- Carbone, L. M., Cascone, G., & Aguilar, R. (2021). Fire frequency effects on cleistogamy expression and progeny performance in *Cologania broussonetii*. *Plant Biology* 23:285–292.
- Cárdenas-Salgado, J. C., & Pizano, C. (2019). Effect of temperatures that simulate fire on seed germination in a tropical dry forest. *Colombia Forestal*, 22(2), 55-66.
- Cardozo, S., Tálamo, A., & Mohr, F. (2011). Composition, diversity, and structure of woody vegetation in two ancient watercourses with different human interventions in the semiarid Chaco of Argentina. *Bosque (Valdivia)* 32 (3), 279–286. <https://doi.org/10.4067/S0717-92002011000300009>.

- Carnicer, J., Coll, M., Ninyerola, M., Pons, X., Sanchez, G., & Penuelas, J. (2011). Widespread crown condition decline, food web disruption, and amplified tree mortality with increased climate change-type drought. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 108(4), 1474-1478.
- Casillo, J., Kunst C., & Semmartin, M. (2012). Effects of fire and water availability on the emergence and recruitment of grasses, forbs and woody species in a semiarid Chaco savanna. *Austral Ecology*, 37(4): 452-459.
- Chambers, J. C., & MacMahon, J. A. (1994). A day in the life of a seed: movements and fates of seeds and their implications for natural and managed systems. *Annual review of ecology and systematics*, 263-292.
- Chen, S. C., Poschlod, P., Antonelli, A., Liu, U., & Dickie, J. B. (2020). Trade-off between seed dispersal in space and time. *Ecology Letters*, 23(11), 1635-1642.
- Clemente, A. S., Rego, F. C., & Correia, O. A. (2007). Seed bank dynamics of two obligate seeders, *Cistus monspeliensis* and *Rosmarinus officinalis*, in relation to time since fire. *Plant Ecology*, 190(2), 175-188.
- Colosimo, E.A., & Giolo, S.R., (2006). Analise De Sobrevivencia Aplicada. Blucher, Sao Paulo, p. 370.
- Colombo Speroni, F. & de Viana M.L. (2000). Requerimientos de escarificación en semillas de especies autóctonas e invasoras. *Ecología Austral*, 10: 123-131.
- Coria, R. D., Coria, O. R., & Kunst, C., (2016). Diversity and composition of bird assemblages in a forest-shrub-savanna gradient of the Semiarid Chaco, Argentina. *Ornitología Neotropical*. 1 (27), 1–15.
- 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 measurement of plant functional traits worldwide. *Australian journal of Botany*, 51(4), 335-380.
- Craviotto, R.M., Arango, M.R., & Gallo, C. (2008). Prueba Topográfica por Tetrazolio en Soja. Revista Análisis de Semillas. Suplemento especial N.º 1. 1.º ed., Rosario, Argentina 96 p
- Csontos, P., & Tamás, J. (2003). Comparisons of soil seed bank classification systems. *Seed Science Research*, 13(2), 101-111.
- Daibes, L. F., Zupo, T., Silveira, F. A., & Fidelis, A. (2017). A field perspective on effects of fire and temperature fluctuation on Cerrado legume seeds. *Seed Science Research*, 27(2), 74-83.

- Daibes, L.F., Pausas, J.G., Bonani, N., Nunes, J., Silveira, F.A.O., Fidelis, A, (2019). Fire and legume germination in a tropical savanna: ecological and historical factors. *Ann. Bot.* 123 (7), 1219–1229. <https://doi.org/10.1093/aob/mcz028>.
- Dalling, J. W., Swaine, M. D., & Garwood, N. C. (1995). Effect of soil depth on seedling emergence in tropical soil seed-bank investigations. *Functional Ecology*, 119-121.
- Dalling, J.W., Davis, A.S., Schutte, B.J., & Elizabeth Arnold, A. (2011). Seed survival in soil: interacting effects of predation, dormancy and the soil microbial community. *Journal of Ecology*. 99, 89–95. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2010.01739.x>.
- de Luís, M., Raventos, J., Gonzalez-Hidalgo, J.C., (2005). Fire and torrential rainfall: effects on seedling establishment in Mediterranean gorse shrublands. *Int. J. Wildland Fire* 14, 413–422.
- De Souza Maia, M., Maia, F. C., & Pérez, M. A. (2006). Bancos de semillas en el suelo. *Agriscientia*, 23(1), 33-44.
- De Villalobos, A. E., Peláez, D. V., Bóo, R. M., Mayor, M. D., & Elia, O. R. (2002). Effect of high temperatures on seed germination of *Neltuma caldenia* Burk. *Journal of Arid Environments*, 52(3), 371-378.
- Di Rienzo, J.A., Casanoves, F., Balzarini, M.G., Gonzalez, L., Tablada, M., Robledo, C.W., InfoStat version, (2017). Grupo InfoStat, FCA. Universidad Nacional de Cordoba, Argentina. URL. <http://www.infostat.com.ar>.
- Díaz S., Cabido, M., Zak, M., Martínez Carretero, E., & Aranibar, J. (1999) Plant functional traits, ecosystem structure and land-use history along a climatic gradient in central-western Argentina. *Journal of Vegetation Science*, 10, 651-660.
- Dinerstein, E., Olson, D.M., Graham, D.J., Webster, A.L., Primm, S.A., Bookbinder, M.P., Ledec, y G., (1995). A Conservation Assessment of the Terrestrial Ecoregions of Latin America and Caribbean. The World Bank, Washington, D.C.
- Dölle, M. & W. Schmidt. (2009). The relationship between soil seed bank, above-ground vegetation and disturbance intensity on old-field successional permanent plots. *Applied Vegetation Science* 12: 415-428.
- Donohue, K., Casas, K.K., Burghart, L., Kovach, L.K., & Willis, C.G. (2010). Germination, post germination adaptation, and species ecological ranges. *The Annual Review of Ecology Evolution System*. <https://doi.org/10.1146/annurev-ecolsys-102209-144715293-319>.
- Dorji, T.M.K.L., & Namgyal, D., (2015). Breaking the stone: overcoming seed dormancy and seedling emergence of the rare *Ziziphus budhensis* in Bhutan Himalayas.

Indian J. Plant Sci. 4 (3), 47–54. ISSN: 2319–3824(Online) An Open Access, Online International Journal Available at <Http://Www.Cibtech.Org/Jps.Htm> 2015July-September (November). Editor(s)

- Ernst, R. D., Vásquez, V. D., Estelrich, D., & Morici, E. F. A. (2018). Banco de semillas de gramíneas en fachinales intervenidos mediante rolado selectivo. *Semiárida*, 27(1), 27-39.
- Fenner, M. (1992). Environmental influences on seed size and composition. *Horticultural reviews*, 13, 183-213.
- Ferrandis, P. (2019). La importancia de los bancos de semillas del suelo en los estudios ecológicos. *Revista Cubana de Ciencias Forestales*, 7(3), 276-282.
- Ferreras, A. E., & Galetto, L., (2010). From seed production to seedling establishment: important steps in an invasive process. *Acta Oecológica*. 36, 211–218.
- Ferreras, A. E., Funes, G., & Galetto, L. (2014). Evaluación interanual de las estrategias regenerativas de la especie exótica invasora *Gleditsia triacanthos* en relación a la nativa *Acacia aroma* en el bosque chaqueño serrano de Córdoba (Argentina). *Bosque (Valdivia)*, 35(2), 155-162.
- Ferreras, A. E., Funes, G., & Galetto, L. (2015). The role of seed germination in the invasion process of H oney locust (*Gleditsia triacanthos* L., Fabaceae): comparison with a native confamilial. *Plant Species Biology*, 30(2), 126-136.
- Food and Agriculture Organization of the United Nations FAO (2001). The Global Forest Resources Assessment 2000 - main report. Estudio FAO Montes N° 140. Roma.
- Food and Agriculture Organization of the United Nations (FAO). (2015). Evaluación de los recursos forestales mundiales 2015
- Food and Agriculture Organization of the United Nations FAO y PNUMA (2020). El estado de los bosques del mundo 2020. Los bosques, la biodiversidad y las personas. Roma. <https://doi.org/10.4060/ca8642es>
- Fortunato, V. (2017). Retención de semillas en la broza y reclutamiento de especies leñosas dominantes, en distintas intensidades de uso del suelo actual e histórico del Bosque Chaqueño del Oeste de Córdoba. Tesis de Grado. Facultad de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales. Universidad Nacional de Córdoba.
- Fredericksen, T. S., & Mostacedo, B. (2000). Regeneration of timber species following selection logging in a Bolivian tropical dry forest. *Forest Ecology and Management*, 131(1-3), 47-55.

- Funes G., S. Basconcelo, S. Díaz, M. Cabido. (1999). Seed size and shape are good predictors of seed persistence in soil in temperate mountain grasslands of Argentina. *Seed Sci. Res.* 9: 341-345.
- Funes, G., S. Basconcelo, S. Díaz, & M. Cabido. (2001). Edaphic patchiness influences grassland regeneration from the soil seed-bank in mountain grasslands of central Argentina. *Aust. Ecol.* 26: 205-212.
- Funes, G., Díaz, S., Venier, P., (2009). La temperatura como principal determinante de la germinación en especies del Chaco seco de Argentina. *Ecología Austral.* 19 (2), 129–138.
- Funes, G., Venier, M., Galetto, L., Urcelay, R., (2007). Biología de especies australes: *Acacia aroma* Gillies ex Hook. and Arn. Museo Botánico; *Kurtziana* 33 (2), 55–65, 12-2007.<http://hdl.handle.net/11336/36530>.
- Funes, G., Venier, P., (2006). Dormancy and germination in three *Acacia* (Fabaceae) species from central Argentina. *Seed Sci. Res.* 16 (01), 77–82.
- Gashaw, M., y Michelsen, A. (2002). Influence of heat shock on seed germination of plants from regularly burnt savanna woodlands and grasslands in Ethiopia. *Plant Ecology*, 159, 83-93.
- Ghebrehiwot, H.M., Kulkarni, M.G., Light, M.E., Kirkman, K.P. & Van Staden, J. (2011). Germination activity of smoke residues in soils following a fire. *South African Journal of Botany*, 77(3):718–724.
- Ghorbani, J; Mg Duc; Ha Mcallister; Rj Pakeman & Rh Marrs. (2006). Effects of The litter layer of *Pteridium aquilinum* on seed banks under experimental restoration. *Applied of Vegetation Science*, 9:127-136.
- Giamminola, E.M., Morandini, M.N., de Viana, M.L., (2012). Respuesta a la desecación y a la temperatura de almacenamiento del germoplasma de *Neltuma nigra* (Grisebach) Hieron. y *Ziziphus mistol* Griseb. *Rev. Gestion y Ambiente* 15 (1), 19–25, 19–25ISSN 0124.177X.
- Giménez, A. M., Hernández, P., Figueroa, M. E., Barrionuevo, I., (2011). Diversidad del estrato arbóreo en los bosques del Chaco Semiárido. *Quebracho* 19, 24–37.
- Giorgis, M. A., & Cingolani, A. N. (2013). El efecto del fuego y las características topográficas sobre la vegetación y las propiedades del suelo en la zona de transición entre bosques y pastizales de las sierras de Córdoba, Argentina. 48,493–513.
- Giorgis, M. A., Zeballos, S. R., Carbone, L., Zimmermann, H., von Wehrden, H., Aguilar, R., ... & Jaureguiberry, P. (2021). A review of fire effects across South American ecosystems: the role of climate and time since fire. *Fire Ecology*, 17(1), 1-20.

- Gómez-González, S., Torres-Díaz, C., Bustos-Schindler, C., & Gianoli, E. (2011). Anthropogenic fire drives the evolution of seed traits. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 108(46), 18743-18747.
- González, S.L., & Ghermandi, L. (2012). Comparison of methods to estimate soil seed banks: The role of seed size and mass. *Community Ecology*. 13:238–242. doi:10.1556/ComEc.13.2012.2.14
- Global Forest Watch (GFW). (2019) “Tree cover loss in compared to other areas”.
- Gremer, J. R., & Venable, D. L. (2014). Bet hedging in desert winter annual plants: optimal germination strategies in a variable environment. *Ecology letters*, 17(3), 380-387.
- Grime, J. P. (1989). Seed banks in ecological perspective. En: Leck, M.A., V. T. Parker & R.L. Simpson. eds. *Ecology of soil seed banks*. London. London Academic Press pp. 15-21
- Groot, W. J., Flannigan, M. D. & Stocks, B. J. (2012). El Cambio Climático y los Incendios. Memorias del Cuarto Simposio Internacional sobre políticas, planificación y economía de los Incendios Forestales: Cambio climático e Incendios forestales, Ciudad de México, México. Pp. 1-12.
- Grubb P. J. (1977). The maintenance of species-richness in plant communities: the importance of regeneration niche. *Biology Reviews* 52,107–47.
- Gurvich, D., Enrico, L., & Cingolani, A.M., (2005). Linking plant functional traits with post-fire sprouting vigour in woody species in central Argentina. *Austral Ecology*, 30,868–875. <https://doi.org/10.1111/j.1442-9993.2005.01529.x>.
- Herranz, J.M., Ferrandis, P., Martínez-Sánchez, J.J. (1998). Influence of heat on seed germination of seven Mediterranean Leguminosae species. *Plant Ecology*, 136, 95–103.
- Herrero, M. L., Torres, R. C., and Renison, D. (2015). Do Wildfires promote woody species invasion in a fire-adapted ecosystem? Post-fire Resprouting of Native and Non-native Woody Plants in Central Argentina. *Environmental Management*, 57(2), 308–317. <https://doi.org/10.1007/s00267-015-0616-8>.
- Hoffmann W.A. (1999) Fire and population dynamics of woody plants in a neotropical savanna: matrix model projections. *Ecology*, 80, 1354–1369.
- Ibañez Moro, A.V; Bravo, S.J.; Abdala, N.R.; Borghetti, F., Chaib, A.M. y Galetto, L. (2021). Heat shock effects on germination and seed survival of five woody species from the Chaco region. *Flora*, 275, 151751. <https://doi.org/10.1016/j.flora.2020.151751>.

- IPCC (2019) Summary for policymakers. In: Masson-Delmotte V et al (eds) Climate change and land. An IPCC special report on climate change, desertification, land degradation, sustainable land management, food security, and greenhouse gas fluxes in terrestrial ecosystems. *World Meteorological Organization, Geneva, Switzerland*
- ISTA, (2015). International Rules for Seed Testing, 2015. ISSN 2310-3655.
- Jankowska-Błaszczuk, M., & Grubb, P. J. (2006). Changing perspectives on the role of the soil seed bank in northern temperate deciduous forests and in tropical lowland rain forests: parallels and contrasts. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 8(1), 3-21.
- 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. Tesis doctoral. Universidad Nacional de Córdoba.
- Jaureguiberry, P., 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>.
- Jimenez-Alfaro, B., Silveira, F.A.O., Fidelis, A., Poschlod, P., Commander, L.E., (2016). Seed germination traits can contribute better to plant community ecology. *Journal of Vegetation Science*. 27, 637–645. <https://doi.org/10.1111/jvs.12375>.
- Judd, T.S., (1994). Do small myrtaceous seed-capsules display specialized insulating characteristics which protect seed during fire? *Ann. Bot.* 73, 33–38. <https://doi.org/10.1006/anbo.1994.1004>.
- Jurado, E., Flores, J., (2005). Is seed dormancy under environmental control or bound to plant traits. *J. Veg. Sci.* 16, 559–564.
- Keeley, J.E., Pausas, J.G., Rundel, P.W., Bond, W.J., Bradstock, RA., (2011). Fire as an evolutionary pressure shaping plant traits. *Trends Plant. Sci.* 16, 406–411. <https://doi.org/10.1016/j.tplants.2011.04.002>.
- Keeley, J. E. (2012). Ecology and evolution of pine life histories. *Annals of Forest Science*, 69(4), 445-453.
- Knox, K. J. E., & Clarke, P. J. (2006). Fire season and intensity affect shrub recruitment in temperate sclerophyllous woodlands. *Oecologia*, 149(4), 730-739.
- Kowaljow, E., M.S. Morales, J.I. Whitworth-Hulse, S.R. Zeballos, M.A. Giorgis, M. Rodríguez Catón & D.E. Gurvich. (2019). A 55-year-old natural experiment gives evidence of the effects of changes in fire frequency on ecosystem properties in a seasonal subtropical dry forest. *Land Degradation & Development* 30(3): 266-277.

- Kunst, C., S. Bravo, F. Moscovich, J. Herrera, J. Godoy & S. Vélez. (2000). Control de tusca (*Acacia aroma* Gill. Ap H. et Arn.) mediante fuego prescripto. *Revista Argentina de Producción Animal* 20 (3–4): 199-213.
- Kunst, C & Bravo, S. (2003). Ecología y régimen de fuego en la región chaqueña argentina. en: C. Kunst, S. Bravo y J.L. Panigatti, (Ed.). *El fuego en los ecosistemas argentinos*. Ediciones INTA, 10: 109–118.
- Kunst, C., R. Ledesma; S. Bravo; J. Godoy & V. Navarrete. (2009). Sistemas silvopastoriles en el Chaco Semiárido III: efecto del rolado sobre la estructura de especies arbustivas nativas. *Actas 1er. Congreso Nacional de Sistemas Silvopastoriles, Misiones 1-7*.
- Kunst, C. (2011). Ecología y el uso del fuego en la región Chaqueña Argentina: Una revisión. *Boletín del CIDEU*. 10: 81-105.
- 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.
- Kunst, C., S. Bravo, R. Ledesma, M. Navall, A. Anríquez, D. Coria & A. Albanesi. (2014). Ecology and management of the dry forests and savannas of the western Chaco region, Argentina. En: *Dry Forests*. F.E. Greer Ed. pp. 132-163.
- Kunst, C., Bravo, S, Ledesma, R, Navall M, Anriquez, A., Coria D., Silberman, J., y Albanesi, A. (2015). Ecology and management of the dry forests and savannas of the western 149 Chaco region, Argentina, 31p. En *Dry Forests. Ecology, species diversity and sustainable management*. Nova Publishers. New York. Ed Francis Elliot Greer ISBN 978-1-63321-291-6.
- Kwiatkowska-Falińska, A., Jankowska-Błaszczuk, M., & Jaroszewicz, B. (2014). Post-fire changes of soil seed banks in the early successional stage of pine forest. *Polish Journal of Ecology*, 62(3), 455-466.
- Lamont, B. B., He, T., & Yan, Z. (2019). Evolutionary history of fire-stimulated resprouting, flowering, seed release and germination. *Biological Reviews*, 94(3), 903-928.
- Landi, M. (2018). Caracterización del régimen de incendios, su relación con el clima y su efecto en la resiliencia y estructura de la vegetación. Tesis doctoral. Facultad de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales. Universidad Nacional De Córdoba.
- Lavorel, S. and Garnier, E. (2002) Predicting changes in community composition and ecosystem functioning from plant traits: revisiting the Holy Grail. *Functional Ecology*, 16, 545–556.



- Ledesma, R., Kunst, C., Bravo, S., Leiva, M., Lorea, L., Godoy, J., 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 Res. Manage.* 32 (3), 351–366. <https://doi.org/10.1080/15324982.2018.1430072>.
- Ledesma, R. R. (2020). Mecanismos de coexistencia pastos-arbustos en sitios ecológicos del Chaco semiárido. Tesis doctoral, Facultad de Agronomía, Universidad de Buenos Aires.
- Ledesma, R., Bravo, S., Kunst, C., Elías, A., Godoy, J., & Navarrete, V. (2021). Grass-shrub coexistence: understanding root distribution in ecological sites of the Semiarid Chaco, Argentina. *Arid Land Research and Management*, 1-13.
- Leishman, M. R., & Westoby, M. (1998). Seed size and shape are not related to persistence in soil in Australia in the same way as in Britain. *Functional Ecology*, 12(3), 480-485.
- Leishman, M.R., Wright, I.J., Moles, A.T. and Westoby, M., 2000. The evolutionary ecology of seed size. *Seeds: the ecology of regeneration in plant communities*, 2, pp.31-57.
- Lewis, S. L., O. L. Phillips, D. Sheil, B. Vinceti, T. R. Baker, S. Brown, A. W. Graham, N. Higuchi, D. W. Hilbert, W. F. Laurance, J. Lovejoy, Y. Malhi, A. Monteagudo, P. Nuñez-Vargas, B. Sonke, N. Supardi, J.W. Terborgh & R. Vasquez-Martinez. (2004). Tropical forest tree mortality, recruitment and turnover rates: calculation, interpretation and comparison when census intervals vary. *Journal of Ecology* 92: 929-944.
- Li, X., Baskin, J.M., Baskin, C.C., (1999). Anatomy of two mechanisms of breaking physical dormancy by experimental treatments in seeds of two North American *Rhus species* (Anacardiaceae). *Am. J. Bot.* 86 (11), 1505–1511.
- Liang, W., Liu, Z., Liu, M., Qin, X., Xin, Z., Lv, Y., & Zhou, Q. (2019). How do diaspore traits, wind speed and sand surface configuration interact to determine seed burial during wind dispersal?. *Plant and Soil*, 440(1), 357-368.
- Lindskoug H.B. (2016). Forest Fires and Abandonment Patterns from the Aguada Culture, Northwest Argentina. A Paleoenvironmental Study Based on the Analysis of Microcharcoals in the Ambato Valley, Catamarca Province. *British Archaeological Reports*, Oxford. 194 pp.
- Lipoma, M. L., Gurvich, D. E., Urcelay, C., & Díaz, S. (2016). Plant community resilience in the face of fire: Experimental evidence from a semi- arid shrubland. *Austral Ecology*, 41(5). <https://doi.org/10.1111/aec.12336>.

- Lipoma, M. L., Funes, G., Díaz, S. (2017) Fire effects on the soil seed bank and post-fire resilience of a semi-arid shrubland in central Argentina. *Austral Ecology*, 43, 46–55. <https://doi.org/10.1111/aec.12533>.
- Lipoma, M. L., Cuchietti, A., Gorne, L. D., & Díaz, S. (2019). Not gone with the wind: Vegetation complexity increases seed retention during windy periods in the Argentine Semiarid Chaco. *Journal of Vegetation Science*, (February), 1– 11. <https://doi.org/10.1111/jvs.12747>.
- Lipoma, M. L., Fortunato, V., Enrico, L., & Díaz, S. (2019). Where does the forest come back from? Soil and litter seed banks and the juvenile bank as sources of vegetation resilience in a semiarid Neotropical Forest. *Journal of Vegetation Science*. <https://doi.org/10.1111/jvs.12842>
- Lloret, F., Penuelas, J., Estiarte, M., (2004). Experimental evidence of reduced diversity of seedlings due to climate modification in a Mediterranean-type community. *Global Change Biology*. 10, 248–258.
- Lloret F., H. Estevan, J. Vayreda & J. Terradas. (2005) Fire regenerative syndromes of forest woody species across fire and climatic gradients. *Oecologia* 146: 461-468.
- Lloret, F. (2012). Vulnerability and resilience of forest ecosystems against extreme episodes of drought. *Ecosystems*, 21(3), 85-90.
- Long, R.L., Gorecki, M.J., Renton, M., Scott, J.K., Colville, L., Goggin, D.E., Commander, L. E., Westcott, D. A., Cherry, H., Finch-Savage, W. E. (2015). The ecophysiology of seed persistence: a mechanistic view of the journey to germination or demise. *Biological Reviews* 90:31-59. <https://doi.org/10.1111/brv.12095>.
- Loto, D., & Bravo, S., (2020). Species composition, structure, and functional traits in Argentine Chaco forests under two different disturbance histories. *Ecology Indicator*. 113, 106232. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2020.106232>.
- Lucas-Borja, M. E., Antonio, D., Gianmarco, B., Cerdà, A., Plaza-alvarez, P. A., Sagra, J., Gonzalez-romero, J., Moya, D., & De, J. (2018). Short-term changes in infiltration between straw mulched and non-mulched soils after wild fire in Mediterranean forest ecosystems. *Ecological Engineering*, 27–31. <https://doi.org/10.1016/j.ecoleng.2018.07.018>
- Macedo, M. A., Pinhate, S. B., Bowen, E. C., Musso, C., & Miranda, H. S. (2021). Constraints on tree seedling establishment after fires: passing the germination bottlenecks. *Plant Biology*, 24(1), 176-184.
- Maddox, J. C., & Carlquist, S. (1985). Wind dispersal in Californian desert plants: experimental studies and conceptual considerations. *Aliso: A Journal of Systematic and Floristic Botany*, 11(1), 77-96.

- Majd, R., Aghaie, P., Monfared, E., Alebrahim, M.T., (2013). Evaluating of some treatments on breaking seed dormancy in Mesquite. *Int. J. Agron. Plant Prod.* 4 (7), 1433–1439. ISSN 2051-1914.
- Marem, I.E.; Janovsky, Z.K.; Spindelböck, J.P.; Daws, M.I.; Kaland, P.E. and Vandvik, V. (2010). Prescribed burning of northern heathlands: *Calluna vulgaris* germination cues and seed-bank dynamics. *Plant Ecology*, 207: 245-256.
- Marinho Pereira, I., Alvarenga, A.P., & Botelho, S.A. (2010). Banco de sementes do solo, como subsídio à recomposição de mata ciliar. *Floresta*, 40 (4).
- Marino, G. D., Mas, M. V., & Orlandoni, M. J. (2008). Morfología y reconocimiento de las principales especies leñosas nativas de la provincia de Santa Fe, Argentina, en el estado de plántula. *Boletín de la Sociedad Argentina de Botánica*, 43(1-2), 67-81.
- Martín GO, Nicosia MG, Colombo MB, Lucas J. (1997). Fenología de Floración y Fructificación en leñosas nativas del Chaco semiárido de Tucumán y algunas consideraciones para su aprovechamiento forrajero. *Revista Agronómica. del Noroeste Argentino* 29(1): 65–85.
- Martínez Gálvez, F. (2020) Banco de Semillas y germinación de potenciales arbustos nodriza: Implicancias para la restauración de sitios sobrepastoreados en el Chaco Semiárido. Tesis doctoral. Universidad Nacional de Cuyo.
- Martínez Pastur, G. J., Rosas, Y. M., Chaves, J., Cellini, J. M., Barrera, M. D., Favoretti, S., Peri, P. L. (2021). Changes in forest structure values along the natural cycle and different management strategies in *Nothofagus antarctica* forests. *Forest Ecology and Management*, 486 (2) doi: 10.1016/j.foreco.2021.118973
- McNair, J.N., Sunkara, A., Frobish, D. (2012). How to analyse seed germination data using statistical time-to-event analysis: non-parametric and semi-parametric methods. *Seed Sci. Res.* 22 (2), 77–95. <https://doi.org/10.1017/S0960258511000547>.
- Miranda, A.C., Miranda, H.S., Dias, I.F.O., Dias, B.F.S., (1993). Soil and air temperatures during prescribed Cerrado fires in Central Brazil. *Journal of Tropical Ecology*. 9, 313–320.
- Mogni, V.Y., Oakley, L.J., Maturo, H.M., Galetti, L.A., Prado, D.E., (2015). Bosques secos estacionales. *Rev. Okara* 9 (2), 275–296, 2015. ISSN: 1982-3878 Joao Pessoa, PB, DGEOC/CCEN/UFPB.
- Mohamed-Yasseen, Y., Barringer, S.A., Splittstoesser, W.E., Costanza, S., (1994). The role of seed coats in seed viability. *Botanical Review*. 60, 426–439.
- Moles, A. T., Hodson, D. W., & Webb, C. J. (2000). Seed size and shape and persistence in the soil in the New Zealand flora. *Oikos*, 89(3), 541-545.

- Moreira, B., Pausas, J.G., (2012). Tanned or burned: the role of fire in shaping physical seed dormancy. *Plos ONE* 7, e51523. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0706.2011.20258.x>.
- Morello, J., Matteucci, S.D., Rodríguez, A.F., y Silva, M., (2012). Ecorregiones y Complejos Ecosistemicos Argentinos, 1a ed. Orientacion Grafica Editora, Buenos Aires, p. 752.
- Morello, J. & J. Adámoli. (1974). Las grandes unidades de vegetación y ambiente del Chaco argentino. Segunda Parte: Vegetación y Ambiente de la Provincia del Chaco. INTA, Serie Fitogeográfica 13, Buenos Aires. 131 pp.
- Moreno, J. B. Céspedes, Chamorro, D., Luna, B., Parra, A., Pérez, B., Torres I., & Urbietta, I.R. (2013). La regeneración post-incendio: Fase crítica para la persistencia de las especies vegetales bajo el cambio climático. *Revista Montes* 114: 12-16.
- Morgan, P., Hardy, C. C., Swetnam, T. W., Rollins, M. G., & Long, D. G. (2001). Mapping fire regimes across time and space: Understanding coarse and fine-scale fire patterns. *International Journal of Wildland Fire*, 10(4), 329-342.
- Navall, M. (2012). Aporte de hojarasca en un quebrachal semiárido santiagueño bajo manejo silvopastoril. II Congreso Nacional de Sistemas Silvopastoriles. Santiago del Estero, Argentina. 1-6.
- 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.
- Noy-Meir, I., (1985). Desert ecosystem structure and function. In: Evenari, M., Noy-Meir, I., Goodall, D. (Eds.), *Ecosystems of the World: Hot Deserts and Arid Shrublands*. Elsevier, Amsterdam, Holanda, pp. 92-103.
- Ocampo-Zuleta, K., & Bravo, S., (2019). Recruitment of woody species in tropical forests exposed to wildland fires: an overview. *Ecosistemas* 28 (1), 106-117. <https://doi.org/10.7818/ECOS.1642>.
- Odion, D. C., & Davis, F. W. (2000). Fire, soil heating, and the formation of vegetation patterns in chaparral. *Ecological Monographs*, 70(1), 149-169.
- Oliveira, P.C., Parolin, P., Borghetti, F., (2019). Can germination explain the distribution of tree species in a savanna wetland. *Austral Ecol.* 44 (8), 1373-1383. <https://doi.org/10.1111/aec.12811>.
- Ooi, M. K., Tangney, R., & Auld, T. D. (2022). Fire and regeneration from seeds in a warming world, with emphasis on Australia. *Plant Regeneration from Seeds* (pp. 229-242). Academic Press.

- Ooi, M.K.J., Denham, A.J., Santana, V.M., Auld, T.D. (2014). Temperature thresholds of physically dormant seeds and plant functional response to fire: variation among species and relative impact of climate change. *Ecology Evolution*, 4, 656–671.
- Oyarzabal, M., Clavijo, J., Oakley, L., Biganzoli, F., Tognetti, P., Barberis, I., Maturo, H.M., Aragón, R., Campanello, P.I., Prado, D. and Oesterheld, M. (2018). Unidades de vegetación de la Argentina. *Ecología austral*, 28(1), pp.40-63.
- Palacio, M., y Roger, E. (2016). Árboles Autóctonos de Santiago del Estero: Guía para su reconocimiento en el Jardín Botánico Ing. Lucas D. Roic. Ediciones UNSE. Santiago del Estero, Argentina.
- Paula, S., & Pausas, J.G. (2008). Burning seeds: germinative response to heat treatments in relation to resprouting ability. *Journal of Ecology*, 96, 543–552. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2008.01359.x>.
- Pausas, J. G., Bradstock, R., & Keekey, J. (2004). GCTE (Global Change of Terrestrial Ecosystems) Fire Network. Plant functional traits in relation to fire in crown-fire ecosystems. *Ecology*, 85(4): 1085-1100.
- Pausas, J. G., & Keeley, J. E. (2009). A burning story: the role of fire in the history of life. *BioScience*, 59(7), 593-601.
- Pausas, J. G. (2012). Incendios forestales. Catarata-CSIC. Madrid, España. 119 pp.
- Pausas, J. G., & Keeley, J. E. (2014). Evolutionary ecology of resprouting and seeding in fire-prone ecosystems. *New Phytologist*, 204(1), 55-65.
- Pausas, J. G., & Lamont, B. B. (2022). Fire-released seed dormancy-a global synthesis. *Biological Reviews*.
- Pausas, J. G., & Keeley, J. E. (2019). Wildfires as an ecosystem service. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 17(5), 289-295.
- Peco, B., Lopez-Merino, L., Alvir, M., (2006). Survival and germination of Mediterranean grassland species after simulated sheep ingestion: ecological correlates with seed traits. *Acta Oecol.* 30, 269–275.
- Pennington, R., Prado, D., Pendry, C., (2000). Neotropical seasonally dry forests and Quaternary vegetation changes. *J. Biogeogr.* 27, 261–273.
- Pereira, M.P., Correa, F.F., Polo, M., de Castro, E.M., Cardoso, A.A., Pereira, F.J., (2016). Seed germination of *Schinus molle* L. (Anacardiaceae) as related to its anatomy and dormancy alleviation. *Seed Sci. Res.* 26, 351–361. <https://doi.org/10.1017/S0960258516000167>.

- Pérez Harguindeguy, N, S. Díaz, E. Garnier, S. Lavorel, H. Poorter, P. Jaureguiberry, M.S. Bret-Harte, W.K. Cornwell, J.M. Craine, D.E. Gurvich, C. Urcelay, E.J. Veneklaas, P.B. Reich, L. Poorter, I.J. Wright, P. Ray, L. Enrico, J.G. Pausas, A.C. de Vos, N. Buchmann, G. Funes, F. Quétier, J.G. Hodgson, K. Thompson, H.D. Morgan, H. ter Steege, M.G.A. van der Heijden, L. Sack, B. Blonder, P. Poschlod, M.V. Vaieretti, G. Conti, A.C. Staver, S. Aquino & J.H.C. Cornelissen. (2013). New handbook for standardised measurement of plant functional traits worldwide. *Aust J Bot* 61: 167-234
- Pérez-Viscarra, S., F. Martínez-Gálvez & A. Tálamo. (2018). Evaluación del banco de semillas para restaurar sitios sobrepastoreados en chaco semiárido: efecto del tiempo de exclusión de ganado y presencia de plantas nodriza. En: *Restauración Ecológica en la Diagonal Árida de la Argentina*. Massara Paletto, V., M. Rostagno, G. Bueno, C. Gonzalez & N. Ciano., Eds. INTA, Puerto Madryn. *Restauración Ecológica en la Diagonal Árida de la Argentina* 3: 211-218.
- Pivello, V.R., Oliveras, I. Miranda, H.S., Haridasan, M., Sato, M.N., & Meirelles S.T. (2010). Effects of fire on soil availability in an open savanna in Central Brazil. *Plant Soil* 337, 111-123.
- Poschlod, P., Abedi, M., Bartelheimer, M., Drobnik, J., Rosbakh, S., & Saatkamp, A. (2013). Seed ecology and assembly rules in plant communities. In: van der Maarel, E., Franklin, J. (Eds.), *Vegetation Ecology*, 2nd edn. Wiley-Blackwell, Chichester, UK, pp. 164–202.
- Prado, D.E., & Gibbs, P.E. (1993). Patterns of species distributions in the dry seasonal forest of South America. *Ann. Mo. Bot. Gard.* 80, 902–927.
- Pratolongo, P., Quintana, R., Malvarez, I., Cagnoni, M., (2003). Comparative analysis of variables associated with germination and seedling establishment for *Neltuma nigra* (Griseb.) Hieron and *Acacia caven* (Mol.) Mol. For. Ecol. Manage. 179 (1–3), 15–25. [https://doi.org/10.1016/S0378-1127\(02\)00545-5](https://doi.org/10.1016/S0378-1127(02)00545-5).
- Ramos, D.M., Valls, J.F.M., Borghetti, F., Ooi, M.K.J, (2019). Fire cues trigger germination and stimulate seedling growth of grass species from Brazilian savannas. *Am. J. Bot.* 106 (9), 1190–1201. <https://doi.org/10.1002/ajb2.1345>.
- Ribeiro L., & Borghetti, F. (2013). Comparative effects of desiccation, heat shock and high temperatures on seed germination of savanna and forest tree species. *Austral Ecology*, 39(3), 267-278.
- Ribeiro, L.C., Barbosa, E.R.M., Van Langevelde, F., Borghetti, F., (2015). The importance of seed mass for the tolerance to heat shocks of savanna and forest tree species. *Journal of Vegetation Science*. 26 (6), 1102–1111. <https://doi.org/10.1111/jvs.12314>.
- Rodrigo, A., Retama, J., & Pico, X. F. (2004) Direct Regeneration Is Not The Only Response Of Mediterranean Forests To Large Fires. *Ecology*, 85(3), 716–729.

- Rodrigo, A., Arnan, X., & Retana, J. (2012). Relevance of soil seed bank and seed rain to immediate seed supply after a large wildfire. *International Journal of Wildland Fire*, 21(4), 449-458.
- Romero Saritama, J. M.; Pérez Ruiz, C., (2016). Rasgos morfológicos de semillas y su implicación en la conservación ex situ de especies leñosas en los bosques secos tumbesinos. *Ecosistemas* 25 (2), 59–65. <https://doi.org/10.7818/ECOS.2016.25-2.07>.
- Rueda, C. V., Baldi, G., Gasparri, I., & Jobbágy, E. G. (2015). Charcoal production in the Argentine Dry Chaco: Where, how and who?. *Energy for Sustainable Development*, 27, 46-53.
- Rolhauser, A. G. (2022). Bases conceptuales y herramientas gráficas para investigar cómo funcionan los rasgos funcionales. *Darwiniana, Nueva Serie*, 10(1), 65-79. <https://doi.org/10.14522/darwiniana.2022.101.1000>
- Saboya, P., & Borghetti, F. (2012). Germination, initial growth, and biomass allocation in three native Cerrado species. *Brazilian Journal of Botany*, 35(2), 129–135.
- Salazar, A., Goldstein, G., Franco, A.C., Miralles-Wilhelm, F., (2011). Timing of seed dispersal and dormancy, rather than persistent soil seed-banks, control seedling recruitment of woody plants in Neotropical savannas. *Seed Sci. Res.* 21 (02), 103–116. <https://doi.org/10.1017/S0960258510000413>.
- Sanhueza, C., & Zalba, S. (2014). Banco de semillas, germinación y longevidad de semillas de retama (*Spartium junceum*, Fabaceae): implicancias para su control. *Boletín de la Sociedad Argentina de Botánica*, 49(1), 67-76.
- 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.
- Santacruz García, A. C. (2020). Impacto del fuego en la defensa de las plantas: Rasgos funcionales y síntesis de metabolitos secundarios en especies leñosas del Chaco semiárido de Argentina. Tesis doctoral, Facultad de Ciencias Agrarias y Forestales, Universidad Nacional de la Plata.
- Santiago-Lastra, J. A.; López-Carmona, M., & López-Mendoza, S. (2008). Tendencias del cambio climático global y eventos extremos asociados. *Ra Ximhai* Vol. 4. N° 3, 625-633.
- Silveira, F. A. O., & Fernandes, G. W. (2006). Effect of light, temperature and scarification on the germination of *Mimosa foliolosa* (Leguminosae) seeds. *Seed Science and Technology*, 34(3), 585-592.

- Silberman, J. E., Anriquez, A. L., Dominguez Nuñez, J. A., Kunst, C. G., & Albanesi, A.S. (2015). La cobertura arbórea en un sistema silvopastoril del Chaco y su contribución diferencial al suelo. *Ciencia del suelo*, 33(1), 0-0.
- Simpson, R.L.; Leck, M.A.; Parker, V.T. (1989). Seed Banks: General Concepts and Methodological Issues. In: Leck, M.A.; Parker, V.T; Simpson, R.L. (Ed). *Ecology Of Soil Seed Banks*. London: Academic Press,. P.3-8
- Soares, R. V. (1990). "Fire in Some Tropical and Subtropical South American Vegetation Type: An Overview". *Fire in the Tropical Biota. Ecological Studies* 84. Ch. 5:63-81. Springer-Verlag. Germany.
- Soares, V. C., Scremin-Dias, E., Daibes, L. F., Damasceno-Junior, G. A., Pott, A., & de Lima, L. B. (2021). Fire has little to no effect on the enhancement of germination, but buried seeds may survive in a Neotropical wetland. *Flora*, 278, 151801.
- Soler, P., Berroterán, J., Gil, J., & Acosta, R. (2012). Índice valor de importancia, diversidad y similitud florística de especies leñosas en tres ecosistemas de los llanos centrales de Venezuela. *Agronomía Tropical*, 62(1-4), 025-038.
- Souza, M. T., Souza, M. T., & Panobianco, M. (2018). Morphological characterization of fruit, seed and seedling, and seed germination test of *Campomanesia guazumifolia*. *Journal of Seed Science*, 40, 75-81.
- Souza, J. T., Ferraz, E. M. N., Albuquerque, U. P., & Araújo, E. L. (2014). Does proximity to a mature forest contribute to the seed rain and recovery of an abandoned agriculture area in a semiarid climate?. *Plant Biology*, 16(4), 748-756.
- Stoof, C., Moore, D., Fernandes, P. & Stoorvogel, J. (2013). Hot fire, cool soil. *Geophysical Letters* 40:1-6.
- Tálamo, A., & Caziani, S. (2003). Variation in woody vegetation among sites with different disturbance histories in the Argentine Chaco. *Forest Ecology and Management*, 184:79-92.
- Tálamo, A., C.Trucco & S.M. Caziani. (2009). Vegetación leñosa de un camino abandonado del Chaco semiárido en relación a la matriz de vegetación circundante y el pastoreo. *Ecología Austral* 19: 157-165.
- Tálamo, A., Cardozo, S., Mohr, F., (2012). Producción de semillas de quebracho blanco (*Aspidosperma quebracho-blanco*) en un sector del Chaco semiárido y su relacion con el tamaño del fruto. *Bosque (Valdivia)* 33 (1), 87-91. <https://doi.org/10.4067/S0717-92002012000100010>.
- Tálamo, A., Barchuk, A., Cardozo, S., Trucco, C., MarÁs, G., & Trigo, C. (2015). Facilitación directa versus indirecta (mediada por herbívoros) entre plantas



leñosas en un bosque semiárido del Chaco: un enfoque de asociación espacial. *Ecología Austral*, 40(5), 573-580.

Tangney R., Merritt D.J., Fontaine J.B., Miller B.P. (2019) Seed moisture content as a primary trait regulating the lethal temperature thresholds of seeds. *Journal of Ecology*, 107, 1093–1105.

Tangney, R., Merritt, D.J., Callow, J.N., Fontaine, J.B., Miller, B.P., Seymour, C., (2020). Seed traits determine species' responses to fire under varying soil heating scenarios. *Functional Ecology*, 34, 1967–1978. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.13623>.

Tessema, Z. K., Ejigu, B., & Nigatu, L. (2017). Tree species determine soil seed bank composition and its similarity with understory vegetation in a semi-arid African savanna. *Ecological Processes*, 6(1), 1-16.

Thompson, K., & Grime, J. P. (1979) Seasonal variation in the seed banks of herbaceous species in ten contrasting habitats. *Journal of Ecology* 67, 893–921.

Thompson, K. B. S. R., Band, S. R., & Hodgson, J. G. (1993). Seed size and shape predict persistence in soil. *Functional ecology*, 236-241.

Thompson, K., Bakker, J. P., & Bekker, R. M. (1997). *The soil seed banks of North West Europe: methodology, density and longevity*. Cambridge university press.

Thompson K. (2000) The functional ecology of soil seed banks. In: Fenner M., editor. *Seeds: The Ecology of Regeneration in Plant Communities*. second ed. CAB International; Wallingford: pp. 215–235.

Thompson, K., Ceriani, R.M., Bakker, J.P. and Bekker, R.M. (2003) Are seed dormancy and persistence in soil related? *Seed Science Research* 13, 97–100.

Torrella, S., J. Adámoli, P. Herrera & R. Ginzburg. (2005). La expansión agrícola en el Chaco argentino: contrastes entre el litoral fluvial y el interior. Pages 123-134 in P. G. Aceñolaza, editor. *Temas de la Biodiversidad del Litoral fluvial argentino II*. INSUGEO, Tucumán.

Torrella, S.A., Ginzburg, R., Galetto, L., (2015). Forest fragmentation in the Argentine Chaco: recruitment and population patterns of dominant tree species. *Plant Ecology*, 216 (11), 1499–1510. <https://doi.org/10.1007/s11258-015-0532-2>.

Torres, R. C., Giorgis, M. A., Trillo, C., Volkman, L., Demaio, P., Heredia, J., & Renison, D. (2014). Post-fire recovery occurs overwhelmingly by resprouting in the Chaco Serrano forest of Central Argentina. *Austral Ecology*, 39(3), 346-354.

Trigo, C. B. (2018). Efecto de la exclusión de ganado doméstico sobre la estructura y funcionalidad de una comunidad vegetal en el bosque Chaqueño Semiárido.

Tesis de Doctorado en Ciencias Biológicas. Facultad de Ciencias Exactas Físicas y Naturales, Universidad Nacional de Córdoba, Argentina.

- Trucco, C. E., & Caziani, S. M. (2008). Remoción de semillas en un borde inducido por un incendio forestal en el Chaco semiárido argentino. *Ecosistemas*, 17(1), 123–133.
- Turner, M. (2010). “Disturbances and landscape dynamics in a changing World”. *Ecology*, 91(10): 2833-2849.
- Tweddle, J. C., Dickie, J. B., Baskin, C. C., & Baskin, J. M. (2003). Ecological aspects of seed desiccation sensitivity. *Journal of Ecology*, 91, 294–304.
- Urdampilleta, C.M. (2020). Relación entre diversidad vegetal y formas de apropiación de la naturaleza en socioecosistemas campesinos del departamento Guasayán, Santiago del Estero. Tesis de Doctorado en el área de Ciencias Biológicas. Universidad de Buenos Aires.
- Valdivia, C. E., & Simonetti, J. A. (2007) Decreased frugivory and seed germination rate do not reduce seedling recruitment rates of *Aristotelia chilensis* in a fragmented forest. *Biodiversity and Conservation* 16:1593–1602.
- Venier, P., G. Funes & C. Carrizo-García. (2012a). Physical dormancy and histological features of seeds of five *Acacia* species (Fabaceae) from xerophytic forests of central Argentina. *Flora* 207: 39-46.
- Venier, P., Carrizo García, C., Cabido, M., Funes, G., (2012b). Survival and germination of three hard-seeded *Acacia* species after simulated cattle ingestion: the importance of the seed coat structure. *South Afr. J. Bot.* 79, 19–24. <https://doi.org/10.1016/j.sajb.2011.11.005>.
- Venier, P., Cabido, M., Funes, G., (2017). Germination characteristics of five coexisting neotropical species of *Acacia* in seasonally dry Chaco forests in Argentina. *Plant Species Biol.* 32 (2), 134–146. <https://doi.org/10.1111/1442-1984.12134>.
- Walck, J.L., Hidayati, S.N., Dixon, K.W., Thompson, K., Poschlod, P., (2011). Climate change and plant regeneration from seed. *Global Change Biology*, 17, 2145–2161. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2010.02368.x>.
- Williams, P. R., R. A. Condon, A. C. Grice, & P. J. Clarke. (2004). Soil temperature and depth of legume germination during early and late dry season fires in a tropical eucalypt savanna of north-eastern Australia. *Austral Ecology*, 29:258–263.
- Zak, M., Cabido, M., & Hodgson, J. (2004). “Do subtropical seasonal forests in the Gran Chaco, Argentina, have a future?”. *Biological Conservation* 120(2004) 589–598.

- Zhang, M., Chen, F., Wu, Y., Ma, Y., Guan, S., & Huang, Y. (2017). Characteristics of the soil seed bank of planted and natural restored draw-down zones in the Three Gorges Reservoir Region. *Ecological Engineering*, 103, 127-133.
- Zuloaga Aguilar, M. S. (2010). Efectos del fuego sobre la germinación y el banco de semillas de bosques templados del occidente de México. PhD. Tesis Instituto de Ecología. Xalapa, Veracruz, México. 215 pp.
- Zuloaga, F. O., & Belgrano, M. J. (2019). Flora Argentina: Flora vascular de la República Argentina, Eudicotiledóneas: Apiales, Aquifoliales, Asterales (pp), Bruniales, Dipsacales, Escalloniales y Solanales (pp), vol. 20, Tomo II. IBODA, San Isidro.
- Zupo, T., Jaime Baeza, M., Fidelis, A., (2016). El efecto del choque térmico simulado y las fluctuaciones diarias de temperatura sobre la germinación de semillas de cuatro especies de ecosistemas propensos a incendios. *Acta Bot. Brasilica* 30, 514–519.