

## Bosques monotípicos de *Gonopterodendron sarmientoi*: ambiente, genética y morfología de los palosantales

GONZALO A. CAMPS<sup>1,2,✉</sup>; ALICIA N. SÉRSIC<sup>3</sup>; M. DEL ROSARIO IGLESIAS<sup>3</sup>; ANÍBAL R. VERGA<sup>4</sup> & ANDREA COSACOV<sup>5</sup>

<sup>1</sup>Instituto de Fisiología y Recursos Genéticos Vegetales (IFRGV), CIAP, INTA. Córdoba, Argentina. <sup>2</sup>Laboratorio de Ecología Evolutiva - Biología Floral, Instituto Multidisciplinario de Biología Vegetal (IMBIV), CONICET-Universidad Nacional de Córdoba. Córdoba, Argentina. <sup>3</sup>Centro de Estudios Parasitológicos y de Vectores (CEPAVE), CONICET-Universidad Nacional de La Plata. La Plata, Buenos Aires, Argentina. <sup>4</sup>Agencia de Extensión Rural La Rioja, INTA. <sup>5</sup>AC y ANS realizaron igual contribución.

**RESUMEN.** *Gonopterodendron sarmientoi* (Palo Santo) es una especie forestal típica chaqueña, presente en bosques mixtos o formando densos bosques monotípicos (palosantales). Por pérdida de hábitat y alta explotación, *G. sarmientoi* se encuentra amenazada, lo que genera la necesidad de información orientada a futuros programas de manejo y conservación. El objetivo de este trabajo fue comparar, en toda el área de distribución de la especie, los palosantales (n=10) respecto a los bosques mixtos (n=14) en cuanto a composición de especies vegetales, atributos del sitio (tipo de suelo e índice verde de vegetación), diversidad genética derivada de marcadores neutrales y rasgos morfológicos de la hoja y el árbol. Los palosantales tuvieron menor cantidad de especies vegetales acompañantes (media 8; min. 1; máx. 14), en comparación con los bosques mixtos (media 10; min. 8; máx. 13); mayormente, las acompañantes fueron arbustivas. Los suelos en los palosantales presentaron alto contenido de arcilla, bajo carbono orgánico y bajo contenido de arena. Los sitios con menor disponibilidad de nutrientes se reportaron en los palosantales del centro-oeste de la distribución, en la triple frontera Argentina-Bolivia-Paraguay y en los palosantales sobre paleocauces del río Bermejo (Argentina). El índice verde confirmó la baja productividad de los palosantales (NDVI palosantales 0.38; NDVI bosques mixtos 0.51). Los palosantales no fueron genéticamente diferentes de los bosques mixtos (diversidad nucleotídica 0.00103 vs. 0.00120; índice de Shannon 0.89 vs. 1.02, respectivamente). Morfológicamente, los árboles de *G. sarmientoi* presentes en los palosantales fueron más pequeños y achaparrados que los presentes en los bosques mixtos. Los bosques de *G. sarmientoi* requieren líneas de investigación futuras que contemplen las singularidades de cada tipo de bosque que conforma la especie para la conservación de los recursos y servicios ecosistémicos que brindan.

[Palabras clave: ambientes semiáridos, bosque chaqueño, diversidad genética, especies forestales, Gran Chaco, *Bulnesia sarmientoi*, NDVI, Palo Santo, rasgos morfológicos]

**ABSTRACT.** *Monotypic forests of Gonopterodendron sarmientoi: environment, genetics, and morphology of palosantales.* *Gonopterodendron sarmientoi* is a native tree species from Chaco region forest that grows in mixed forest or in pure dense forests (palosantales). Due to habitat destruction and high exploitation, *G. sarmientoi* is threatened; hence, baseline information about the forests where the species grows is needed to guide future management and conservation programs. The objective of this article is to characterize the environment, genetic diversity and morphology of *G. sarmientoi*'s palosantales (n=10), in relation to the species' mixed forests (n=14). For that, along the whole range of the species distribution, we compared the palosantales and mixed forests regarding their composition of plant species and site attributes (soil type and vegetation index), genetic diversity obtained with neutral markers, and leaf and tree morphological traits. The palosantales were characterized by having fewer companion species forests (mean 8; min. 1; max. 14), predominantly with shrub species, in relation to mixed forests (mean 10; min. 8; max. 13). The soils of the palosantales showed high content of clay and low levels of organic carbon and sand. The lowest nutrients sampled sites were palosantales located in the center-west of the species range, in the triple border Argentina-Bolivia-Paraguay, and in the palosantales on Bermejo river paleochannels (Argentina). The vegetation index confirmed the low productivity of palosantales forests (NDVI palosantales 0.38; NDVI mixed forests 0.51). The palosantales were similar in genetic diversity with respect to mixed forest (nucleotide diversity 0.00103 vs 0.00120; Shannon index 0.89 vs 1.02, respectively). Morphologically, *G. sarmientoi* trees in the palosantales were shorter and shrubbier than the mixed forest trees. The forests of *G. sarmientoi* require focused research that considers the singularities of each type of forest, allowing conservation of the species and the derived ecosystem services.

[Keywords: *Bulnesia sarmientoi*, Chaco forest, forest species, genetic diversity, Gran Chaco, morphological traits, NDVI, Palo Santo, stressful environment]

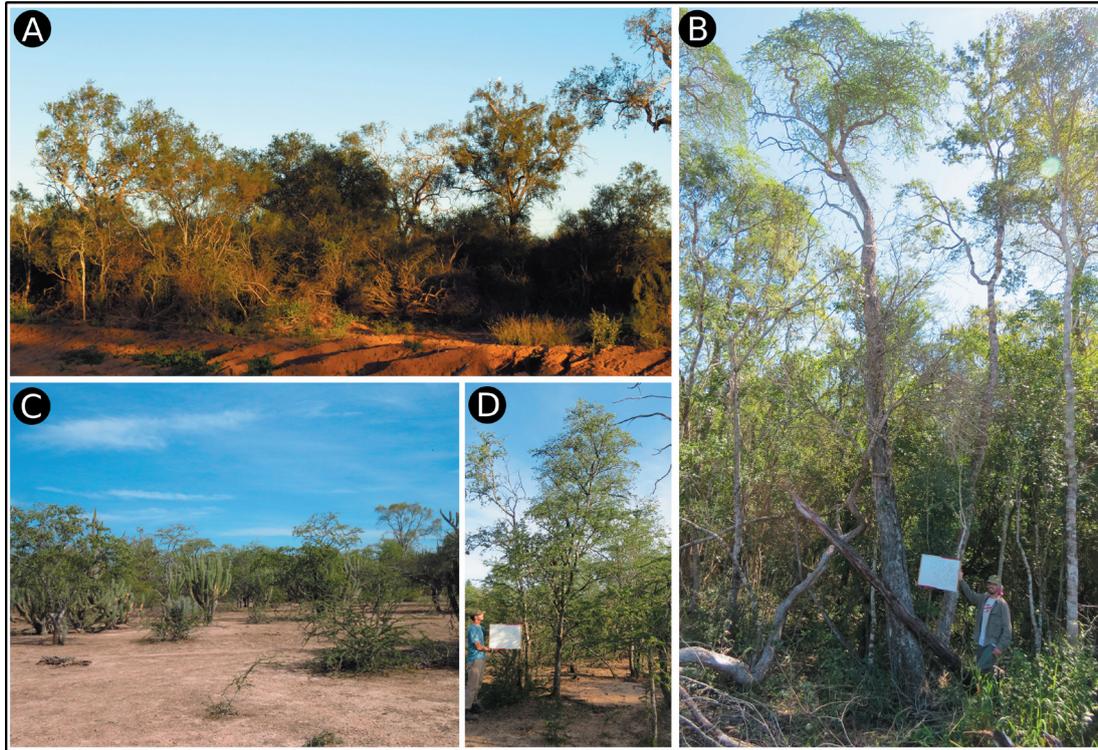
## INTRODUCCIÓN

El Gran Chaco es la segunda región boscosa más grande de Sudamérica, y el bosque seco continuo más extenso del mundo (Naumann 2006; Kuemmerle et al. 2017). En la diversidad de la ecorregión, los bosques monotípicos o puros de especies forestales emergen en sitios ambientalmente empobrecidos —en general, por condiciones edáficas y topográficas— y con rasgos morfológicos diferenciados respecto a los bosques mixtos (Prado 1993; Lewis et al. 1997; Marino and Pensiero 2003; Loto et al. 2018). Los bosques chaqueños monotípicos y los mixtos han sido explotados principalmente para la extracción de taninos y de madera (usos rurales, urbanos e industriales), y actualmente se encuentran en un estado crítico de conservación (Brown et al. 2005; SAyDS 2007; Morello and Rodríguez 2009). La extracción selectiva de madera ha ejercido presión de manera diferenciada sobre las especies forestales chaqueñas de mayor valor, entre las que se encuentra el Palo Santo (*Gonopterodendron sarmientoi* [Lorentz ex Griseb.] A.C. Godoy-Bürki) (SAyDS 2007; Mereles and Pérez de Molas 2008; Waller et al. 2012). Dado que la totalidad de los recursos provenientes de *G. sarmientoi* se obtienen de los bosques nativos —presumiblemente con mayor intensidad en los bosques mixtos— se considera que su explotación es ambiental y económicamente insostenible (SAyDS 2007); esta circunstancia motivó su inclusión en el apéndice II de CITES en el año 2010. A esta situación crítica se le agrega que la especie presenta una madera de alta densidad (peso específico  $>1.1 \text{ kg/dm}^3$ ), con crecimiento estimado en 450 mm de diámetro a los 100 años (Giménez et al. 2007) y un incremento periódico anual (período 2007-2012) de 1.14 mm/año (Loto et al. 2018). Este lento crecimiento agrava la situación de la especie para sostener las actuales demandas de madera y conservación de *G. sarmientoi* en la región (Mereles and Pérez de Molas 2008). Por esta combinación de factores, la Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza (UICN) la categorizó como En Peligro (Barstow 2018). A pesar de la situación crítica de la especie y de su alto valor forestal, sólo recientemente se comenzaron a estudiar aspectos claves de los distintos bosques donde se desarrolla *G. sarmientoi*, como estructura forestal, dinámica de crecimiento, densidad y abundancia (e.g., Loto et al. 2018, 2021), información fundamental para

orientar programas de manejo y conservación diferenciados.

*Gonopterodendron sarmientoi* se distribuye en el centro-norte de la Argentina, sureste de Bolivia, oeste de Paraguay y marginalmente en Brasil (Camps et al. 2018), en general sobre suelos arcillosos y de drenaje limitado (Adamoli et al. 1972; Prado 1993). *G. sarmientoi* forma, al menos, dos tipos diferentes de bosques definidos por la abundancia relativa de la especie: los palosantaes y los bosques con presencia de Palo Santo (i.e., bosques mixtos) (Figura 1). Con una estructura y dinámica diferente a otros bosques chaqueños, los palosantaes emergen como matorrales sobre paleocauces recientes del Río Pilcomayo (Mereles 2005). En estos bosques, los individuos de *G. sarmientoi* son de baja altura (Mereles 2005) y muy abundantes, pudiendo contabilizar hasta 286 individuos/ha (Loto et al. 2018). La vegetación acompañante está formada principalmente por especies de cactáceas columnares y especies arbustivas de la familia Capparaceae (Mereles 2005; Trigo et al. 2017), que forman una vegetación abierta, de estructura baja y con presencia de peladares, habitualmente cubiertos por *Selaginella sellowii* (Mereles 2005). Por el contrario, los individuos de *G. sarmientoi* que se encuentran en los bosques mixtos, acompañados por especies arbóreas de gran porte como *Schinopsis* spp., *Aspidosperma quebracho-blanco* y *Tabebuia nodosa*, pueden alcanzar una altura de 20 metros (Prado 1993). La abundancia poblacional de la especie en bosques mixtos de la Argentina puede variar entre 25 a 38 individuos/ha (Loto et al. 2018), mientras que en bosques mixtos de Paraguay puede variar de 6 a 33 individuos/ha (Duarte Acosta et al. 2018).

Se ha avanzado en la caracterización de los bosques mixtos y palosantaes en cuanto a composición florística y estructura forestal, como se mencionó anteriormente, y parcialmente en aspectos relacionados con el funcionamiento ecosistémico de los bosques con presencia de *G. sarmientoi*, como la productividad y las características edáficas en los distintos ambientes. El área de distribución de *G. sarmientoi* es mayormente de baja productividad, tal como se evidencia en estudios que utilizan índices derivados de sensores remotos, como, por ejemplo, el índice verde normalizado (*normalized difference vegetation index*, NDVI) (e.g., Gaitán et al. 2015; Paruelo et al. 2016). Sin embargo, dada la heterogeneidad ambiental presente



**Figura 1.** Bosques con presencia de *Gonopterodendron sarmientoi*. A) Bosque mixto con presencia de *G. sarmientoi* en el Impenetrable Chaqueño, Chaco, Argentina. B) Individuo de *G. sarmientoi* en un bosque mixto del Departamento Santa Cruz, en el sureste del Chaco Boliviano. C) Palosantal en el Departamento Tarija, Bolivia. D) Individuo de *G. sarmientoi* en un palosantal, en las proximidades de Santa Victoria Este, Salta, Argentina. C y D en zona de paleocauces del río Pilcomayo.

**Figure 1.** *Gonopterodendron sarmientoi* forests. A) Mixed forest of *G. sarmientoi* in the Impenetrable Chaqueño, Chaco, Argentina. B) Tree of *G. sarmientoi* in a mixed forest, Santa Cruz, southeast Bolivian Chaco. C) Palosantal in Tarija, Bolivia. D) Tree of *G. sarmientoi* in a palosantal, close to Santa Victoria Este, Salta, Argentina. C and D are in the Pilcomayo river's paleochannels area.

en la ecorregión (Ibisch and Mérida 2004; Mereles et al. 2013; Oyarzabal et al. 2018) y los crecimientos observados de la especie (Loto et al. 2018; 2021), se espera encontrar diferencias en la productividad de los palosantales respecto a los bosques mixtos. Otro aspecto conocido sobre la especie es el tipo de suelo en que crece (ver Adamoli et al. 1972; Prado 1993; Loto et al. 2021); sin embargo, nos preguntamos si existen diferencias en la calidad y la disponibilidad de nutrientes de los suelos donde crecen los palosantales en relación con los bosques mixtos.

Por otro lado, un aspecto clave para la supervivencia de las especies a largo plazo, pero poco estudiado en especies forestales chaqueñas, es la diversidad genética intraespecífica. El acervo genético de una especie es el resultado de factores ecológicos, entre los que se encuentra la estrategia reproductiva de la especie, pero también de factores históricos, como el efecto de cambios

geoclimáticos pasados sobre la demografía y distribución geográfica (Loveless and Hamrick 1984; Avise 2000). Al respecto, un estudio previo sobre la filogeografía de *G. sarmientoi* utilizando marcadores neutrales de ADN cloroplastidial (Camps et al. 2018) sugiere que las fluctuaciones climáticas ocurridas durante el Pleistoceno afectaron significativa y diferencialmente el área de distribución de la especie y, en consecuencia, su demografía y su diversidad genética. Sin embargo, aún no se ha explorado si las áreas detectadas de mayor y menor diversidad genética se corresponden con alguno de los dos tipos principales de bosques que forma *G. sarmientoi*. Además, Loto et al. (2021) sugieren que la reproducción vegetativa a través de raíces gemíferas es muy frecuente en los palosantales, y no así en los bosques mixtos. Por lo tanto, dado que en los palosantales hay mayor cantidad de clones por la proliferación de raíces gemíferas, se esperaría observar menor variabilidad genética en los palosantales.

Otro aspecto de interés vinculado al funcionamiento ecosistémico y a los rasgos funcionales es la estrategia de adquisición de recursos. Recientemente, Camps et al. (2021) plantearon que *G. sarmientoii* tendría una estrategia de adquisición de recursos conservadora (i.e., bajas tasas de rendimiento y productividad), evidenciado por su menor área foliar específica, en particular en sitios con características ambientales severas. Estudios previos mostraron que existe un centro histórico climáticamente estable para la especie que alberga numerosos sitios de palosantales, y que éste es ambientalmente diferente a la periferia ya que ha sido el área más seca desde el Último Máximo Glacial (Camps et al. 2018; 2021). Por ello, se espera que haya diferencias en el área foliar específica entre los distintos tipos de bosque, y una estrategia de adquisición de recursos más conservadora en palosantales que en bosques mixtos. Finalmente, queremos indagar si la variabilidad morfológica observada en los distintos bosques de *G. sarmientoii* en estudios anteriores (e.g., Mereles 2005; Duarte Acosta et al. 2018; Loto et al. 2018, 2021) se presenta en toda el área de distribución de la especie. Dilucidar y entender estos aspectos contribuirá con información de base para programas de manejo y conservación de la especie, diferenciados según el tipo de bosque.

El objetivo general del presente trabajo fue indagar en la diferenciación entre palosantales y bosques mixtos de *G. sarmientoii* en términos de composición de especies acompañantes, disponibilidad de nutrientes en el suelo, productividad, diversidad genética, estrategia de adquisición de recursos y variación morfológica. La hipótesis planteada es que los palosantales de *G. sarmientoii* difieren ambiental, morfológica y genéticamente de los bosques mixtos con presencia de *G. sarmientoii*, que se trata de bosques comparativamente menos diversos, desarrollados en sitios con suelos poco fértiles, con crecimiento morfológico limitado, diversidad genética restringida, y siendo conservadores en la adquisición de recursos. Por consiguiente, se espera que los análisis de suelo indiquen menor disponibilidad de nutrientes y menor índice de vegetación en los palosantales en relación con los bosques mixtos; que en los palosantales, los individuos de *G. sarmientoii* sean más pequeños; que estos bosques monotípicos presenten menor diversidad genética por el efecto diferencial de procesos demográficos históricos o por la mayor frecuencia de regeneración vegetativa; y

que en los palosantales, la especie tenga una estrategia de adquisición de recursos más conservadora (menor área foliar específica) con respecto a los bosques mixtos.

## MATERIALES Y MÉTODOS

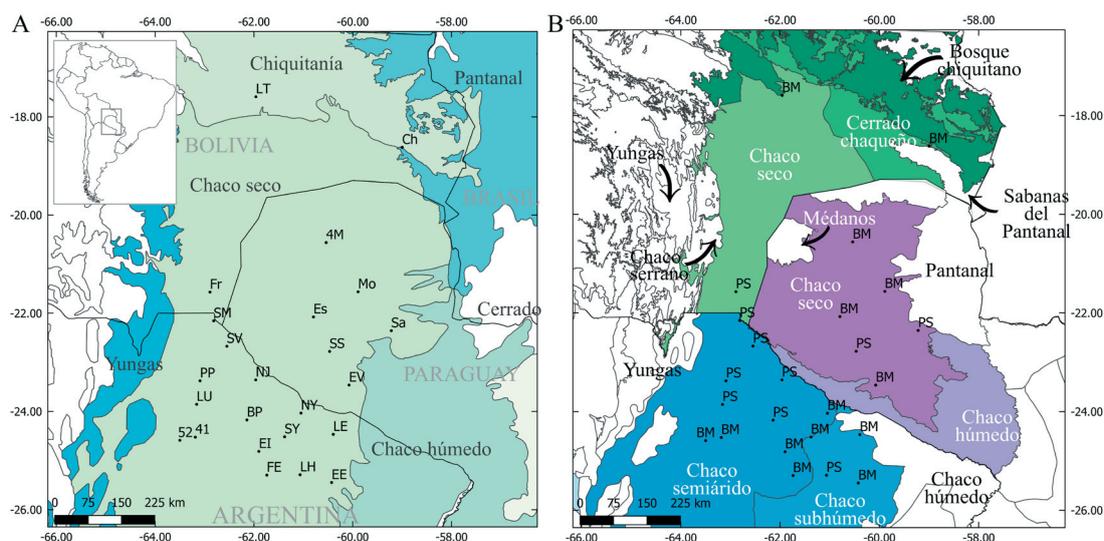
### *Área de estudio y sitios de muestreo*

El área de distribución de *Gonopterodendron sarmientoii* incluye principalmente la ecorregión Chaco Seco y marginalmente Chaco Húmedo, Chiquitania y Pantanal (Figura 2) (Camps et al. 2018). El clima es cálido y estacional, la temperatura media anual varía entre un máximo de 26 °C y un mínimo de 22 °C (base de datos MERRAclim [Vega et al. 2017]). Por otro lado, la precipitación anual presenta un gradiente más marcado, definiendo ambientes semiáridos en el centro-oeste de la distribución (450 mm), y ambientes más húmedos en sureste (850 mm) y norte (1200 mm) de la distribución (base de datos de Worldclim [Hijmans et al. 2005]).

Se definieron 24 sitios o poblaciones de muestreo dentro de toda el área de distribución y los ambientes donde *G. sarmientoii* crece naturalmente (Figura 2A). Se muestrearon los árboles maduros más altos por sitio, separados al menos 80 m unos de otros para evitar la selección de clones. Durante las campañas de muestreo se clasificaron *in situ* los sitios según el tipo de bosque (Figura 2B) siguiendo a Loto et al. (2018), quienes diferenciaron bosques con presencia de *G. sarmientoii* en la Argentina según la dinámica de crecimiento, distinguiendo bosques mixtos y palosantales. La clasificación *in situ* consideró los siguientes aspectos del bosque: en los bosques mixtos, *G. sarmientoii* se encuentra dominando el dosel acompañada de *Tabebuia nodosa* o bien como componente secundario de bosques dominados por *Aspidosperma quebracho-blanco* y *Schinopsis lorentzii*. Además, los bosques mixtos tienen baja densidad de Palo Santo en comparación a especies acompañantes (25 a 38 individuos/ha) en clases diamétricas variables (i.e., 10 a 60 cm). Por el contrario, en los palosantales domina *G. sarmientoii*, con alta densidad (>200 individuos/ha), concentrados en clases diamétricas inferiores (i.e., 10 a 20 cm), generalmente ubicados sobre bañados o suelos inundables (Loto et al. 2018).

### *Especies forestales y arbustivas acompañantes*

Para evaluar la asociación de especies forestales y arbustivas al tipo de bosque



**Figura 2.** Ecorregiones en el área de distribución de *Gonopterodendron sarmientoii*. A) Ecorregiones delimitadas a nivel mundial por Olson et al. (2001). Se muestran las divisiones políticas de cada país. B) Ecorregiones definidas a nivel país por Oyarzabal et al. (2018) para la Argentina, por Ibsich and Mérida (2004) para Bolivia y por Mereles et al. (2013) para Paraguay. En A se muestran las siglas de los sitios de muestreo (en letras mayúsculas) y en B se muestran los sitios de muestreo clasificados según bosque mixto (BM) o palosantal (PS).

**Figure 2.** Ecoregions or phytogeographic regions in the *Gonopterodendron sarmientoii* range. A) Worldwide ecoregions defined by Olson et al. (2001). B) Country-specific ecoregions defined by Oyarzabal et al. (2018) for Argentina, by Ibsich and Mérida (2004) for Bolivia and by Mereles et al. (2013) for Paraguay. Sampled sites are shown in A (capital letters), and sampled sites classified by mixed forest (BM) or palosantal (PS) are shown in B.

con presencia de Palo Santo (i.e., bosque mixto y palosantal) se realizó un análisis de correspondencia múltiple (ACM). El ACM (*sensu* Hill 1973) es utilizado en ecología para examinar la relación de los conjuntos de especies con las características del sitio (Gotelli and Ellison 2013); esta técnica es útil cuando se tienen datos de presencia/ausencia como, por ejemplo, en relevamientos de parcelas (Balzarini et al. 2015). En cada sitio (n 23; por falta de datos de especies acompañantes se excluyó el sitio Chiquitanía, Santa Cruz, Bolivia), para cada árbol muestreado se trazó un radio de 8 m y se registraron las especies forestales y arbustivas en toda el área definida por la circunferencia (201 m<sup>2</sup>) alrededor del correspondiente árbol. Con toda la información se construyó una matriz con datos binarios indicando la presencia/ausencia de cada especie en cada sitio. El ACM se realizó con las librerías FactoMineR (Le et al. 2008) y factoextra (Kassambara and Mundt 2020) utilizando R 4.0.0 (R Core Team 2020) en RStudio 1.1.442 (RStudio Team 2016).

#### *Características físicas y químicas del suelo*

Se caracterizó el suelo en bosques mixtos y palosantales a partir de la base de datos mundial SoilGrids™ 2.0 (Hengl et al. 2017). Se

descargaron archivos raster con resolución 250 m de las siguientes variables físicas y químicas: contenido de arena (g/kg), contenido de limo (g/kg), contenido de arcilla (g/kg), capacidad de intercambio catiónico (mmol(c)/kg), nitrógeno total (cg/kg) y reserva de carbono orgánico del suelo (t/ha). Se utilizaron los valores medios a una profundidad 5-15 cm, a excepción de la variable reserva de carbono orgánico del suelo, que sólo se encontró disponible para una profundidad de 0-30 cm. Se tomó el valor de cada variable del suelo para cada uno de los 24 sitios de muestreo y se estandarizaron los valores. Posteriormente, habiendo comprobado la ausencia de correlaciones fuertes (Pearson>0.9), se realizó un análisis de componentes principales (ACP) para obtener nuevas variables no correlacionadas que sinteticen la información del conjunto de datos original (McGarigal et al. 2000). Para el ACP, se utilizó la metodología princomp y la biblioteca ggbiplot (Vu 2016) en R a través de RStudio. El número de componentes principales (CP) retenidos se basó en el análisis paralelo de Horn (Horn 1965) con 5000 iteraciones (valor propio ajustado>1) utilizando el paquete de R paran (Dinno 2018). Los componentes retenidos se guardaron y utilizaron para realizar un análisis de la varianza (ANOVA) a una vía con la función aov de R 4.0.0 en RStudio

1.1.442, para establecer si existen diferencias significativas ( $P < 0.05$ ) en los CP respecto al tipo de bosque (i.e., palosantal *vs.* bosque mixto). Los CP presentaron distribución normal (prueba de Shapiro-Wilks,  $P > 0.05$ ; los residuos se ajustan aproximadamente a la recta teórica de normalidad). Los gráficos se visualizaron con la librería ggplot2 (Wickham 2016) utilizando R 4.0.0 en RStudio 1.1.442. Con los CP que arrojaron diferencias significativas, se realizó una interpolación en el espacio geográfico utilizando Quantum GIS 2.18 (QGIS Development Team). Se utilizó el método de interpolación espacial Ponderación de Distancia Inversa (*Inverse Distance Weighting*, IDW) (Watson 1992), con coeficiente de distancia 2.

#### *Índice verde normalizado*

Dado que existe una fuerte correlación entre el NDVI, la estructura del dosel arbóreo, el contenido químico de las hojas y la radiación fotosintéticamente activa, se estima que este índice tiene relación directa con la capacidad fotosintética y que se lo puede utilizar a escala de paisaje (Gamon et al. 1995). En este trabajo utilizamos el NDVI para detectar posibles diferencias en capacidad fotosintética (i.e., productividad) entre los palosantaes y los bosques mixtos.

La respuesta espectral de la vegetación fue observada mediante el mosaico de imágenes satelitales Landsat 5 y 8 generados en la plataforma de Google Earth Engine (GEE). La resolución nominal de las imágenes fue de 30 m. La plataforma GEE permitió conformar el mosaico libre de nubes a través de un algoritmo especializado el cual a su vez es filtrado en un rango de fechas establecido, en este caso se trabajó sobre un ensamblado de tres años desde el 2012 al 2014. La plataforma GEE permite combinar años y meses para lograr un mosaico consenso sin sesgos temporales, que resulta de interés en caso de no conocer con precisión la fenología de las especies o los ciclos climáticos de la región, aspectos que pueden dificultar la interpretación del índice, como puede suceder al escoger aleatoriamente un año con un estado particular del bosque (e.g., muy seco). Se seleccionó el área de interés correspondiente a la distribución de *G. sarmientoi* y se descargaron las bandas roja e infrarroja para generar el NDVI debido a que la clorofila y los pigmentos asociados absorben la radiación en el rango visible del espectro y reflejan la radiación en el rango del infrarrojo cercano (Robinson et al. 2017). Una

vez obtenido el NDVI para toda el área, se extrajo el valor del índice para cada sitio de muestreo ( $n=24$ ), correspondiendo un pixel de NDVI por sitio. Se utilizó la herramienta *point sampling tool* en Quantum GIS 2.18. El rango de valores del NDVI es -1 a +1, siendo negativo cuando la superficie presenta roca expuesta o cuerpos de agua, en tanto que los valores positivos cuando son cercanos a 0 (cero) indican suelo desnudo mientras que los valores cercanos a 1 (uno) reflejan cobertura vegetal densa y vigorosa.

Se realizó un análisis de la varianza a una vía con la función *aov*, para establecer si existen diferencias significativas ( $P < 0.05$ ) en el NDVI respecto al tipo de bosque (i.e., palosantal *vs.* bosque mixto). La variable NDVI presentó distribución normal (prueba de Shapiro-Wilks  $P = 0.6$ ) y varianza constante entre grupos (prueba de Fligner-Killeen,  $P = 0.1$ ); los residuos se ajustan aproximadamente a la recta teórica de normalidad. Los gráficos se visualizaron con la librería ggplot2.

#### *Diversidad genética y rasgos morfológicos*

Se estudió la diversidad genética de las poblaciones de *G. sarmientoi* en bosques mixtos en relación con las poblaciones de bosque tipo palosantaes mediante el índice de diversidad nucleotídica (Nei 1987) y el índice de Shannon (Shannon and Weaver 1949). Los índices de diversidad genética han sido ampliamente utilizados para comprender la historia evolutiva de las especies y para identificar eventos demográficos (Castillo-Cobián 2007; Mandujano-Sánchez 2007). Por un lado, se utilizó la diversidad nucleotídica, que refleja el número de nucleótidos diferentes por sitio entre dos secuencias tomadas al azar (Nei and Li 1979). Los valores de diversidad nucleotídica se obtuvieron de Camps et al. (2018), quienes estudiaron la variabilidad neutral de *G. sarmientoi* utilizando dos marcadores concatenados de ADN cloroplastidial no codificante. Por otro lado, el índice de Shannon indica sitios en donde hay mayor o menor incertidumbre de encontrar de manera aleatoria un haplotipo específico (i.e., mayor o menor diversidad, respectivamente). Éste índice se calculó a partir de la matriz genética inicial provista en Camps et al. (2018) considerando el tipo y cantidad de haplotipos por sitio de muestreo, utilizando la librería BiodiversityR (Kindt and Coe 2005), en R 4.0.0 a través de RStudio 1.1.442.

Se registraron los rasgos morfológicos: altura total (AT), altura de fuste (AF), diámetro a la altura del pecho (DAP) y relación alto/ancho de copa (RLAC), de los ejemplares de *G. sarmientoi* en los sitios (Tabla 1). Para esto, se tomaron fotografías digitales de los cinco individuos maduros más altos por población (118 árboles en total; en dos poblaciones sólo se midieron 4 árboles). Las fotografías fueron tomadas en línea recta hacia el árbol, con la lente apuntando hacia el tronco, a la altura del pecho (aproximadamente 150 cm de la base). Junto al tronco se colocó una tabla de madera de 150 cm (demarcado cada 50 cm) que sirvió de referencia para medir los rasgos del árbol en el software HOJA 3.6 (Verga 2015). Los rasgos medidos se detallan en la Tabla 1. Por otro lado, se registró el área foliar específica (AFE). Para ello, se colectaron 5 hojas por árbol, de 5 árboles por población (600 hojas en total). Las hojas fueron seleccionadas al azar de la parte media de diferentes ramas que estaban en partes intermedias de la copa del árbol. Se utilizaron imágenes digitales obtenidas de hojas escaneadas para calcular el área foliar (AFo) usando el programa HOJA 3.6. Una vez obtenido el AFo, se secaron las hojas en estufa a 70 °C durante 80 horas para obtener el valor de peso seco (PS) de cada hoja. Finalmente, se calculó el AFE como el área unilateral de una hoja fresca (i.e., AFo), dividida por su PS (Tabla 1).

Se realizó un análisis de la varianza a una vía con la función aov de R para comparar los índices de diversidad nucleotídica y de Shannon en función de los tipos de bosques (i.e., bosque mixto vs. palosantal). De la misma manera, se compararon los rasgos morfológicos (AT, AF, DAP, RLAC, AFE) (Tabla 1) en función de bosques mixto vs. palosantal. Las variables diversidad nucleotídica, índice de Shannon y AFE presentaron distribución normal, en tanto que las variables morfológicas AT, AF y RLAC se transformaron a logaritmo base 10 (log10), y la variable DAP se transformó a raíz cuadrada para ajustar estas variables a una distribución normal (prueba de Shapiro-Wilks,  $P > 0.05$ ; los residuos se ajustaron aproximadamente a la recta teórica de normalidad); la varianza fue constante entre grupos (prueba de Fligner-Killeen,  $P > 0.05$ ). Los gráficos se visualizaron con la librería ggplot2.

## RESULTADOS

### *Especies forestales y arbustivas acompañantes*

El total de especies forestales y arbustivas acompañantes por sitio varió entre 1 (sitio Sa, Presidente Hayes, Paraguay) a 14 (sitio PP, Salta, Argentina) (Tabla 2). En los 13 sitios de bosques mixtos se encontraron, en promedio, 10 especies acompañantes (mín. 8; máx. 13), en tanto que en los 10 bosques caracterizados

**Tabla 1.** Rasgos morfológicos medidos en las poblaciones de *Gonopterodendron sarmientoi*.

**Table 1.** Measured morphological traits in *Gonopterodendron sarmientoi* populations.

Rasgo morfológico	Abreviatura	Unidad de medida	Descripción
Altura total del árbol	AT	m	Distancia desde la base del tronco hasta el ápice de la copa
Altura del fuste	AF	m	Distancia desde la base del tronco hasta la primera bifurcación del tronco
Diámetro a la altura del pecho	DAP	m	Diámetro del tronco a 1.5 m de la base
Largo de copa*	LC	m	Distancia desde la base de la copa hasta el ápice de la copa
Ancho de copa*	AC	m	Distancia desde el extremo izquierdo al extremo derecho de la copa
Relación alto/ancho de copa	RLAC	-	Cociente entre los rasgos LC y AC
Área foliar*	AFo	m <sup>2</sup>	Superficie unilateral de una hoja fresca, incluido el peciolo
Peso seco*	PS	kg	Masa seca de una hoja expuesta a 70 °C durante 80 horas
Área foliar específica	AFE	m <sup>2</sup> /kg	Cociente entre los rasgos AF y PS

\*Se utilizaron para calcular otras variables derivadas, no se usaron como rasgos independientes.

**Tabla 2.** Sitios de muestreo, coordenadas geográficas y número de especies forestales y arbustivas relevadas por sitios.**Table 2.** Sampled sites, geographical coordinates, and number of tree and shrub species registered by site.

Sitio (código)	Provincia/ Dept.	País	Latitud (S)	Longitud (O)	Tipo de bosque	Nro. de árboles	Nro. de arbustos	Total de especies
Santa Mónica (SM)	Salta	Arg.	-22.15453	-62.81386	Ps	2	5	7
Santa Victoria (SV)	Salta	Arg.	-22.67288	-62.54704	Ps	4	2	6
Pluma de Pato (PP)	Salta	Arg.	-23.37660	-63.09043	Ps	7	7	14
La Unión (LU)	Salta	Arg.	-23.85547	-63.15929	Ps	3	5	8
Ruta 41 (41)	Salta	Arg.	-24.52418	-63.18604	BM	5	7	12
Ruta 52 (52)	Salta	Arg.	-24.58875	-63.49910	BM	4	8	12
Norte Juárez (NJ)	Formosa	Arg.	-23.35769	-61.96288	Ps	6	4	10
Bolsa Palomo (BP)	Formosa	Arg.	-24.17405	-62.14141	Ps	2	2	4
Norte Yema (NY)	Formosa	Arg.	-24.03416	-61.04680	BM	4	4	8
Sur Yema (SY)	Formosa	Arg.	-24.51644	-61.37872	BM	3	5	8
La Estrella (LE)	Formosa	Arg.	-24.46680	-60.39363	BM	6	6	12
El Espinillo (EE)	Chaco	Arg.	-25.44825	-60.42583	BM	6	5	11
Las Hacheras (LH)	Chaco	Arg.	-25.28983	-61.06506	Ps	3	6	9
El Impenetrable (EI)	Chaco	Arg.	-24.81380	-61.89996	BM	4	9	13
Fuerte Esperanza (FE)	Chaco	Arg.	-25.29707	-61.73908	BM	5	3	8
Selva Serena (SS)	Boquerón	Par.	-22.77828	-60.46760	Ps	5	5	10
Esperanza Viva (EV)	Boquerón	Par.	-23.46313	-60.07431	BM	5	3	8
Salar (Sa)	Pte. Hayes	Par.	-22.35558	-59.21883	Ps	1	0	1
Montanía (Mo)	Boquerón	Par.	-21.56385	-59.89050	BM	3	6	9
4 de Mayo (4M)	Boquerón	Par.	-20.56151	-60.53770	BM	4	5	9
Estigarribia (Es)	Boquerón	Par.	-22.07476	-60.79463	BM	3	6	9
Frontera (Fr)	Tarija	Bol.	-21.57013	-62.88961	Ps	2	5	7
Chiquitania (Ch)	Santa Cruz	Bol.	-18.62128	-58.99818	BM	-	-	-
Llanto de Tigre (LT)	Santa Cruz	Bol.	-17.59058	-61.95913	BM	5	4	9

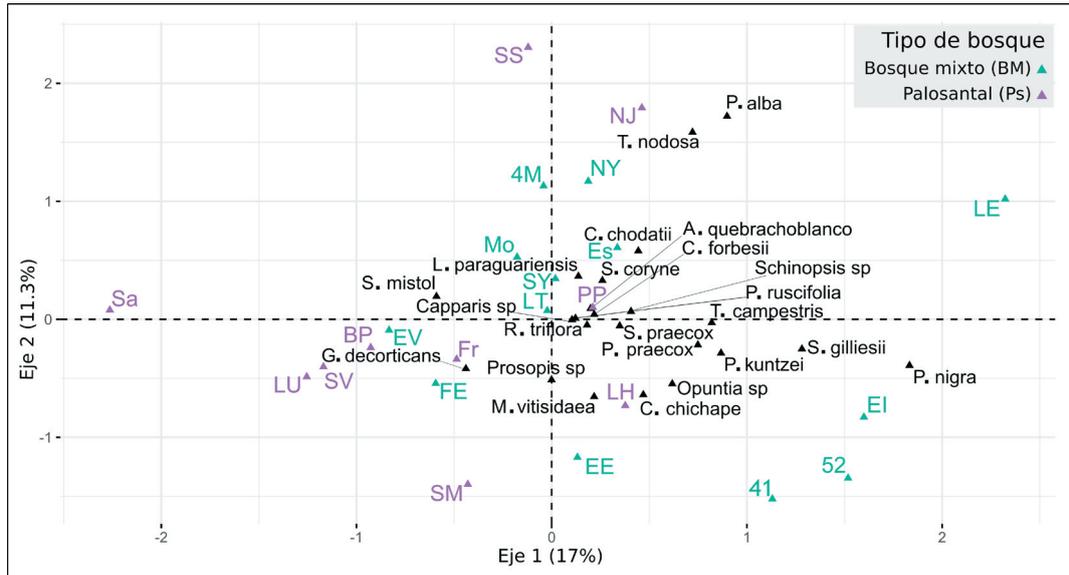
Nota: BM: bosque mixto Ps: palosantal.

como palosantales se registraron 8 especies en promedio (min. 1; máx. 14). Las especies forestales más frecuentes fueron especies del género *Prosopis* (100% de los sitios), el quebracho blanco (*Aspidosperma quebracho-blanco*; 87% de los sitios) y las especies del género *Schinopsis* (52% de los sitios). Los arbustos más frecuentes fueron especies del género *Capparis* (100% de los sitios), *Senegalia praecox* (70% de los sitios), *Ruprechtia triflora* (70% de los sitios), además de las cactáceas arbustivas *Stetsonia coryne* (70% de los sitios) y *Cereus forbesii* (52% de los sitios). La comunidad clímax chaqueña, que es la asociación de quebracho colorado (*Schinopsis* spp.) con quebracho blanco (*A. quebracho-blanco*) (DB-SAyDS 2003; Cabrera 1994), se encontró en el 52% de los sitios estudiados. De estos sitios sólo el 33% fueron clasificados como palosantales, y se encuentran espacialmente agrupados en el oeste de Formosa y el este de Salta.

En la Figura 3 se representan los dos primeros ejes del ACM, con una inercia total del 0.283. El ordenamiento de los sitios de muestreo,

considerando el eje 1 de mayor porcentaje de explicación (17%), mostró que éstos se diferencian en la composición de especies, diferenciándose los palosantales en el centro e izquierda del espacio de los componentes, en tanto que los bosques mixtos se agruparon en el centro y derecha de la intersección de los ejes (Figura 3). Por otro lado, el eje 2 (11% de explicación) sugiere un gradiente de tamaños de planta en los diferentes sitios de muestreo. Los sitios ubicados en la parte superior del gráfico están asociados a especies forestales, habitualmente altas como *Prosopis alba*, *T. nodosa*, *A. quebracho-blanco* y *Libidibia paraguayensis*, entre otras. En la parte inferior del gráfico, los sitios se asocian a especies predominantemente arbustivas, tales como *Celtis chichape*, *Opuntia* sp., *Senegalia* spp., y *Maytenus vitis-idaea*, entre otras (Figura 3).

El ordenamiento de las especies en relación con el tipo de bosque indicó que los palosantales se caracterizaron por la ausencia de ciertas especies forestales y arbustivas características del Chaco, visibles en los bosques mixtos. Igualmente, se encontraron



**Figura 3.** Gráfico bidimensional de los dos primeros ejes del análisis de correspondencia múltiple. Ordenamiento de los sitios de muestreo (siglas en mayúscula), coloreados según el tipo de bosque (palosantal o bosque mixto), en conjunto con el ordenamiento de las especies vegetales acompañantes.

**Figure 3.** Biplot of the first to axes of the multiple correspondence analysis. Ordination of sampled sites (capital letters), colored according to forest type (palosantal or mixed forest), and arrangement of companion plant species.

especies comunes a ambos tipos de bosques, siendo el caso de las arbóreas *Prosopis* spp. y *L. paraguariensis*, y de las arbustivas *Capparis* spp., *Geoffroea decorticans* y *M. vitis-idaea*. Los palosantales se asociaron a la presencia de *Sarcomphalus mistol* y la ausencia de *S. praecox*, *S. coryne*, *R. triflora* y *Schinopsis* spp., entre otras. En cuanto a especies forestales en los palosantales, cuando presentes, fueron *A. quebracho-blanco*, *Prosopis* spp., *G. decorticans* y *L. paraguariensis*, aunque ninguna de ellas asociadas exclusivamente a este tipo de bosque. Por otro lado, los bosques mixtos se asociaron a la presencia de *A. quebracho-blanco*, *Copernicia alba*, *Schinopsis* spp., *S. gilliesii*, *S. praecox*, *Parkinsonia praecox*, *C. chichape* y *C. forbesii*.

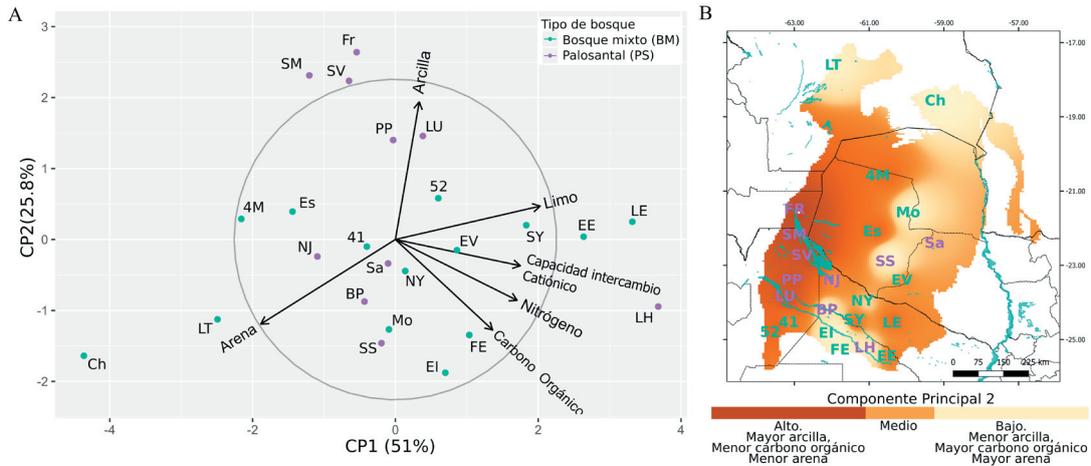
#### Características físicas y químicas del suelo

Se retuvieron dos componentes en el ACP realizado con las variables de suelo, que representan el 76.8% de la variación de las características del suelo seleccionadas. En el CP1, las variables que mayor diferenciación aportaron al espacio de componentes principales fueron limo (0.513), arena (-0.477) y capacidad de intercambio catiónico (0.443), en tanto que en el CP2 las variables más influyentes fueron arcilla (0.690), carbono orgánico (-0.454) y arena (-0.424) (Figura 4A).

El ANOVA realizado a los CP retenidos en relación tipo de bosque mixto *vs.* palosantal dio como resultado un modelo con tratamientos estadísticamente significativo sólo para el CP2 ( $F=4.72$ ,  $P=0.04$ ), no así para el CP1 ( $F=0.0016$ ,  $P=0.97$ ). Al interpolar los valores del CP2 en el espacio geográfico, se observó una diferenciación espacial en las características del suelo que pueden resumirse en suelos con menor porcentaje de arcilla, mayor carbono orgánico y arena en el centro-este, norte y sur de la distribución de *G. sarmentoi*. Mientras que suelos con mayor porcentaje de arcilla, menor carbono orgánico y menor arena, se presentaron en el centro-oeste, área donde se identificaron la mayor cantidad de palosantales (Figura 4B).

#### Índice verde normalizado

El ANOVA realizado al NDVI en relación con el tipo de bosque dio como resultado una diferencia de medias estadísticamente significativa ( $gl=1$ ,  $F=9.42$ ,  $P=0.0056$ ) (Figura 5A), obteniendo menor valor de NDVI en los palosantales ( $0.38\pm 0.12$ ) en relación a los bosques mixtos ( $0.51\pm 0.08$ ). Los valores más bajos del NDVI correspondieron a los palosantales de los sitios SM (Salta, Argentina), Fr (Tarija, Bolivia), LU, PP y SV (Salta, Argentina) (Figura 5B). Los valores más altos se observaron en los bosques mixtos de



**Figura 4.** Variación de la composición del suelo en los bosques estudiados. A) Gráfico bidimensional de los dos primeros ejes del análisis de componentes principales. B) Interpolación en el espacio geográfico del componente principal 2, que mostró significancia estadística al realizar el ANOVA. En A y B se muestran las siglas de los 24 sitios estudiados (en letras mayúsculas), coloreados según el tipo de bosque (palosantal o bosque mixto).

**Figure 4.** Soil composition variation across sampled sites. A) Biplot of the two first axes of the principal component analysis. B) Geographic interpolation of the principal component 2, which showed statistical significance through ANOVA. Sampled sites are shown in A and B (capital letters), colored by the type of forest (palosantal or mixed forest).

los sitios 4M (Boquerón, Paraguay), LT y Ch (Santa Cruz, Bolivia), registrando también palosantales con NDVI alto, como los sitios SS (Boquerón, Paraguay) y Sa (Presidente Hayes, Paraguay) (Figura 5B).

*Diversidad genética y rasgos morfológicos*

La diversidad genética en *G. sarmientoii* no presentó diferencias significativas entre los dos tipos de bosques estudiados (Tabla 3), aunque se observa que los bosques mixtos tienden a una mayor diversidad que los palosantales (diversidad nucleotídica 0.00120

vs. 0.00103; índice de Shannon 1.02 vs. 0.89, respectivamente).

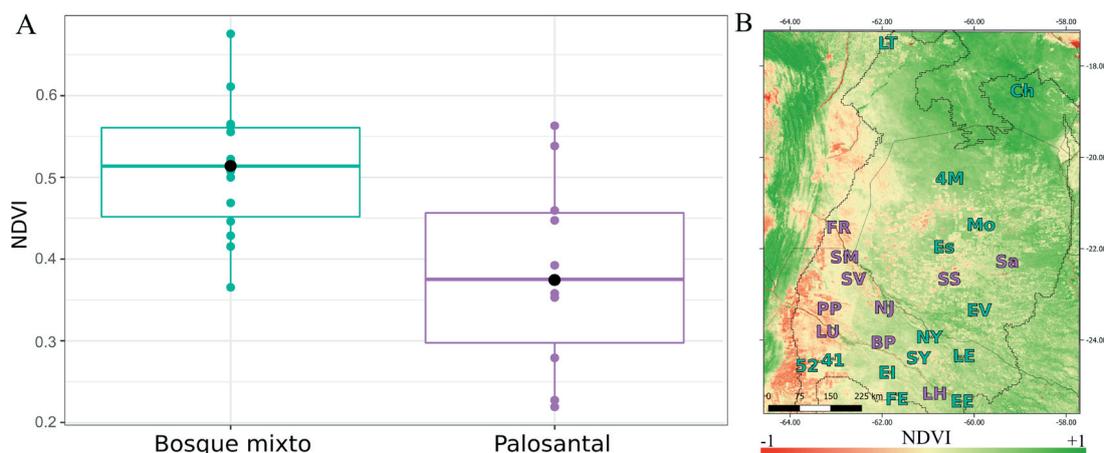
Los rasgos morfológicos altura total (AT), altura total (AF) y diámetro a la altura del pecho (DAP) mostraron diferencias significativas al comparar los dos tipos de bosques (Tabla 3). La AT en bosques mixtos fue mayor respecto a palosantales (8.7±2.95 m y 6.48±2.17 m, respectivamente) (Tabla 3). La AF fue mayor para bosques mixtos que para palosantales (3.12±1.42 m y 1.92±0.84 m, respectivamente) (Tabla 3). De la misma manera, el DAP fue mayor para bosques

**Tabla 3.** Análisis de la varianza de las variables genéticas y morfológicas en relación con el tipo de bosque.

**Table 3.** Genetic and morphological variance analysis between forest types.

Variables	Tipo de bosque	n	Media	DE	gl	Valor F	Valor P
<b>Diversidad genética</b>							
Diversidad nucleotídica	Bosque mixto	14	0.00120	0.00015	1	0.54	0.47
	Palosantal	10	0.00103	0.00018			
Índice de Shannon	Bosque mixto	14	1.02	0.07	1	1.39	0.25
	Palosantal	10	0.89	0.08			
<b>Rasgos morfológicos</b>							
AT	Bosque mixto	68	8.70	2.95	1	20.67	<b>0.0001</b>
	Palosantal	50	6.48	2.17			
AF	Bosque mixto	68	3.12	1.42	1	29.74	<b>0.0001</b>
	Palosantal	50	1.92	0.84			
DAP	Bosque mixto	68	0.30	0.14	1	11.90	<b>0.0008</b>
	Palosantal	50	0.21	0.11			
RLAC	Bosque mixto	68	1.10	0.27	1	0.23	0.63
	Palosantal	50	1.12	0.28			
AFE	Bosque mixto	350	6.38	0.22	1	0.19	0.66
	Palosantal	250	6.23	0.26			

DE: desvío estándar; gl: grados de libertad; AT: altura total; AF: altura de fuste; DAP: diámetro a la altura del pecho; RLAC: relación largo/ancho de copa; AFE: área foliar específica. En letra negrita los valores de P estadísticamente significativos (P<0.05).



**Figura 5.** Índice verde normalizado en relación al tipo de bosque. A) Diferencia de medias poblacionales entre los tipos de bosque, palosantal y bosque mixto. En cada caja, la línea media horizontal corresponde a la mediana de cada variable, y los puntos, a los valores individuales. El valor medio de NDVI de cada bosque se colocó como un punto negro dentro de cada caja. B) Mapa del NDVI en el área de distribución del Palo Santo (línea de puntos). Se muestran las siglas de los sitios estudiados (letras mayúsculas) coloreados según el tipo de bosque (palosantal o bosque mixto).

**Figure 5.** Normalized difference vegetation index across sampled sites. A) Difference in mean population between forest types, palosantales and mixed forest. In each box, the middle horizontal line corresponds to the median of each variable, and the points, to individual values. B) NDVI map across *G. sarmientoi* range (dotted line). Sampled sites are shown (capital letters), colored by the type of forest (palosantal or mixed forest).

mixtos que en palosantales ( $0.3 \pm 0.14$  m y  $0.21 \pm 0.11$  m, respectivamente) (Tabla 3). Por el contrario, la variable morfológica que expresa la relación entre el largo y ancho de copa no fue estadísticamente diferente en los bosques mixtos respecto a los palosantales (Tabla 3). De igual manera, el rasgo AFE no presentó diferencias significativas entre los diferentes bosques, observándose como tendencia un valor ligeramente mayor de AFE en los bosques mixtos (Tabla 3).

## DISCUSIÓN

### *Comunidades vegetales, suelo y productividad*

La presencia de especies del género *Senegalia* y de *Parkinsonia praecox* en el bosque chaqueño da una idea del estado de conservación del bosque, ya que serían indicadores de sitios degradados por ser especies colonizadoras o pioneras en la sucesión (Burkart and Carter 1976; Marino et al. 2008). En este estudio, la mayor frecuencia de *Senegalia* spp. y *P. praecox* en los bosques mixtos sugeriría ciertos niveles de degradación en algunos sitios con este tipo de bosque. En los bosques mixtos donde la comunidad 'clímax chaqueña' (i.e., *Schinopsis* spp. y *Aspidosperma quebracho-blanco*) no está presente, se registró mayor presencia arbustiva y arbórea de mediana a baja altura, otro indicio de degradación en tales bosques mixtos. Dichas especies acompañantes se asociaron de igual manera a bosques mixtos

y palosantales (i.e., *Prosopis* spp., *Capparis* spp., *Geoffroea decorticans*, *Libidibia paraguayensis* y *Maytenus vitis-idaea*). Atribuimos la baja frecuencia de *Schinopsis* spp. en los palosantales a características edáficas, dadas las preferencias de las especies (Barberis et al. 2012; Prause et al. 2021); sin embargo, la ausencia de *Schinopsis* spp. en ciertos bosques mixtos puede estar vinculada a la explotación histórica y actual de los quebrachos para extracción de taninos y madera (Brown et al. 2005; Morello and Rodríguez 2009). En cuanto al registro de *Copernicia alba*, la misma sólo se registró en ambientes de transición a ecorregiones más húmedas, como en el Chaco Húmedo (sitios EE y LE) y en la Chiquitanía (sitio LT), por lo que bosques con presencia de *C. alba* indican límites norte y este de distribución de la especie. En este punto es importante mencionar que si bien el porcentaje de explicación de los ejes en el ordenamiento de especies acompañantes no fue alto (28.3%), se considera un buen resumen debido a la cantidad de criterios de clasificación incorporados (Balzarini et al. 2015).

Al realizar la caracterización del suelo en los diferentes tipos de bosques, se observaron valores que definen un suelo de fertilidad baja, coincidente con la idea general que se tiene de los bosques con presencia de Palo Santo (e.g., Adamoli et al. 1972; Prado 1993). Sin embargo, en los palosantales se reflejan condiciones edáficas más severas aun, como alta cantidad de

arcilla y bajo carbono orgánico y arena (Figura 4A). Los sitios con menor disponibilidad de nutrientes se reportan en los palosantaes del centro-oeste y suroeste de la distribución, en la zona de paleocauces del río Pilcomayo, en la triple frontera Argentina-Bolivia-Paraguay, y en el río Bermejo (Argentina), lo que torna aun más relevante las medidas de conservación y manejo sustentable en estas zonas por el aporte de materia orgánica de la especie.

Las características del suelo en los dos tipos de bosques estuvieron también reflejadas por el índice de vegetación, debido a que se puede establecer una correlación entre el índice y la cobertura vegetal (Gamon et al. 1995), o de manera indirecta con el suelo desnudo. La menor calidad de sitio en los palosantaes evidenciada por las condiciones edáficas (i.e., granulometría y fertilidad del suelo, y zona de paleocauces), y una consecuente menor cobertura vegetal asociada a menor riqueza de especies explicarían los valores más bajos del NDVI en los palosantaes respecto a los bosques mixtos. Los valores más bajos del NDVI se observaron en los palosantaes principalmente en el oeste y suroeste de la distribución, mientras que los valores más altos ocurrieron en la Chiquitanía (Figura 5B). Se esperaba encontrar valores altos del índice en la zona sureste de la distribución, en la transición al chaco húmedo, de vegetación más densa y suelo cubierto. Si bien este resultado se observó parcialmente, en localidades como LE, la degradación ambiental en conjunto con los desbordes del Bañado La Estrella (Formosa) podrían haber influenciado en la disminución del valor del índice, en comparación con los valores obtenidos para sitios más productivos, como los de la Chiquitanía boliviana. Además, en ciertos sitios de bosque mixto (e.g., SY, NY y FE), los valores relativamente bajos de NDVI podrían estar asociados a procesos de deforestación. El avance de la deforestación se expande desde el corazón del Chaco Paraguayo (Aide et al. 2013; Hansen et al. 2013; Fehlenberg et al. 2017), visible en los sitios Mo y EV, en tanto que en la Argentina, la frontera agropecuaria avanza en Salta (ubicación de los sitios 52 y 41) hacia el semiárido chaqueño (Grau et al. 2005; Hansen et al. 2013; Fehlenberg et al. 2017).

#### *Genética, morfología y estrategia de adquisición de recursos*

La ausencia de diferencias significativas en la diversidad genética de ambos tipos de bosques podría indicar similares estrategias

reproductivas y niveles de flujo genético en ambos bosques. Se esperaba encontrar menores niveles de diversidad genética en palosantaes dado que se ha reportado una alta frecuencia de reproducción vegetativa a través de raíces gemíferas en los palosantaes (Loto et al. 2021), con una consecuente mayor abundancia de clones. Sin embargo, se remarca que es necesario continuar el estudio genético de la especie con marcadores moleculares que presenten un mayor nivel de variabilidad, como los marcadores microsatélites de ADN nuclear, ya que conocer el nivel de flujo genético en las poblaciones tiene importancia en el contexto de la ecología reproductiva, en la biología evolutiva de la especie y en la conservación (Crandall et al. 2000). En cuanto a conservación, la utilización de estos marcadores junto a los ya implementados contribuiría a caracterizar los niveles de flujo genético históricos y contemporáneos, y así poder planificar apropiadas acciones de colecta de semillas, reforestación y ordenamiento de este recurso genético nativo (e.g., Adams and Burczyk 2000; Aitken and Bemmels 2016; Sola et al. 2020).

Los rasgos morfométricos observados en palosantaes coinciden con los descritos por Mereles et al. (2005) y Loto et al. (2018, 2021) para áreas correspondientes a Paraguay y la Argentina, respectivamente, confirmando la existencia de diferencias morfológicas dentro del área de distribución. Los menores valores de los rasgos AT, AF y DAP en los palosantaes, que dan como resultado árboles bajos, de aspecto arbustivo y en ocasiones achaparrados, podrían atribuirse a la baja calidad de los sitios, ya que condiciones ambientales estresantes inciden en la altura y el desarrollo de árboles (Fulton 1999; Marks et al. 2016). La regeneración sexual y asexual más abundante en los palosantaes (Loto et al. 2021) podría ser responsable de la formación de estos bosquillos densos de baja altura. Por otro lado, las diferencias morfológicas observadas podrían ser consecuencia de una señal histórica debido a que los palosantaes persisten en zonas consideradas refugios históricos de la especie (Camps et al. 2018), en donde los suelos fueron formados por sedimentos procedentes de la región Andina y donde habrían persistido a través del tiempo las condiciones más secas de toda la distribución de *G. sarmientoii* (Camps et al. 2021).

Con respecto a los rasgos de hoja medidos, los valores similares del área foliar específica

observados sugieren que la especie presenta una estrategia conservadora en la utilización de recursos, sin distinción entre tipos de bosques. A futuro, sería interesante poder indagar si estas diferencias se deben o no a la plasticidad fenotípica de la especie; por ejemplo, mediante la realización de trasplantes de plántulas en condiciones contrastantes a las de los sitios de estudio.

#### *Consideraciones sobre conservación y líneas de investigación a futuro*

Los palosantales se distribuyen en sitios edáficamente poco productivos, pero con un presumiblemente bajo estado de degradación, aunque la especie no expresa allí su máximo crecimiento. Por el contrario, los bosques mixtos, si bien más diversos, en áreas más fértiles y con mayores crecimientos, están inmersos en una matriz de amenazas, como la deforestación y la tala selectiva (Grau et al. 2005; SAyDS 2007; Mereles and Pérez de Molas 2008; Waller et al. 2012; Aide et al. 2013; Hansen et al. 2013; Fehlenberg et al. 2017). Los bosques con presencia de *G. sarmientoi* requieren de acciones de manejo diferenciadas, como el aprovechamiento sustentable no extractivo de los palosantales (e.g., para artesanías, herramientas, medicinal), ya que son potenciales fuentes de recursos para programas de conservación, por ejemplo, como fuentes de semillas para bancos de germoplasma o reforestación. Los bosques de *G. sarmientoi*, en especial los palosantales, requieren mayor atención forestal y líneas de investigación futuras. Al respecto, identificamos que se requieren estudios de plasticidad fenotípica, polinización (sólo se conoce como agente polinizador a *Geotrigona argentina*) (Vossler 2014), capacidad de dispersión de la especie, reproducción, regeneración por semilla (presuntamente, baja de acuerdo con Mereles y Pérez de Molas [2007]) y regeneración vegetativa. También es necesario el mapeo de los palosantales y los bosques con presencia de

Palo Santo, un aspecto de base para programas y planes de manejo de la especie.

## CONCLUSIÓN

De acuerdo con los resultados obtenidos en este trabajo, los dos tipos de bosques analizados —los palosantales de *Gonopterodendron sarmientoi* y los bosques mixtos con presencia de la especie— tendrían un funcionamiento ecosistémico diferenciado. En toda el área de distribución de la especie, los palosantales son bosques con baja diversidad de especies vegetales, presentan condiciones edáficas adversas, de baja fertilidad, se encuentran en áreas de baja productividad y presentan árboles de Palo Santo de baja estatura y de aspecto achaparrado. Los palosantales no presentarían diferencias con los bosques mixtos en diversidad genética y estrategias de adquisición de recursos. Sin embargo, ambos tipos de bosques son de interés de conservación dadas las diferentes condiciones edáficas en las que se desarrollan y su rol ecológico dentro de la región. Por esta razón, es necesario delinear pautas de manejo y líneas de investigación específicas para restaurar áreas degradadas y conservar las poblaciones naturales dentro de su área de distribución.

**AGRADECIMIENTOS.** GAC, AC y ANS reconocen al Consejo Nacional de Investigaciones de Argentina (CONICET) y a la Universidad Nacional de Córdoba (UNC). Agradecemos al IMBIV (UNC-CONICET) e IFRGV (CIAP, INTA). Asimismo, a la Dirección Nacional de Bosques (MAyDS, Argentina) por impulsar el estudio de *Gonopterodendron sarmientoi* y apoyar este estudio y otros vinculados. Agradecemos al Editor, revisores y revisoras, por el proceso de evaluación y revisión constructivo. La investigación contó con el apoyo financiero de INTA (PNFOR-1104064, a cargo de SNMP), FONCyT (PICT-2015-3089 y PICTO-2014-0013, a cargo de ANS) y CONICET (PIP-11220150100690CO, a cargo de ANS).

## REFERENCIAS

- Adamoli, J., R. Neumann, A. D. de Colina, and J. Morello. 1972. El Chaco aluvional salteño. *Revista de Investigaciones Agropecuarias* 9(5):165-237.
- Adams, W. T., and J. Burczyk. 2000. Magnitude and implications of gene flow in gene conservation reserves. Pp. 215-244 en A. Young, D. Boshier and T. Boyle (eds.). *Forest conservation genetics: principles and practice*. CABI Publishing. UK. <https://doi.org/10.1079/9780851995045.0215>.
- Aide, T. M., M. L. Clark, H. R. Grau, D. López-Carr, M. A. Levy, D. Redo, M. Bonilla-Moheno, G. Riner, M. J. Andrade-Núñez, and M. Muñiz. 2013. Deforestation and Reforestation of Latin America and the Caribbean (2001–2010). *Biotropica* 45:262-271. <https://doi.org/10.1111/j.1744-7429.2012.00908.x>.
- Aitken, S. N., and J. B. Bemmels. 2016. Time to get moving: assisted gene flow of forest trees. *Evolutionary Applications* 9(1):271-290. <https://doi.org/10.1111/eva.12293>.

- Balzarini, M., C. Bruno, M. Córdoba, and I. Teich. 2015. Herramientas en el Análisis Estadístico Multivariado. Escuela Virtual Internacional CAVILA. Facultad de Ciencias Agropecuarias, Universidad Nacional de Córdoba. Córdoba, Argentina.
- Barberis, I. M., V. Moggi, L. Oakley, C. Alzugaray, J. L. Vesprini, and D. E. Prado. 2012. Biología de especies australes: *Schinopsis balansae* Engl. (Anacardiaceae). *Kurtziana* 37(2):59-86.
- Barstow, M. 2018. *Bulnesia sarmientoi*. The IUCN Red List of Threatened Species 2018:e.T32028A68085692. <https://doi.org/10.2305/IUCN.UK.2018-2.RLTS.T32028A68085692.en>.
- Brown, A., U. Martínez Ortiz, M. Acerbi, and J. Corcuera. 2005. La Situación Ambiental Argentina. Fundación Vida Silvestre Argentina, Buenos Aires. Pp. 587.
- Burkart, A., and A. Carter. 1976. Notas sobre el género *Cercidium* (Caesalpinoidea) en Sud América. *Darwiniana* 20(3-4):305-311.
- Cabrera, A. L. 1994. Enciclopedia Argentina de agricultura y jardinería, Tomo II, Fascículo 1: regiones fitogeográficas Argentinas. ACME, Buenos Aires.
- Camps, G. A., A. Cosacov, and A. N. Sérsic. 2021. Centre–periphery approaches based on geography, ecology and historical climate stability: what explains the variation in morphological traits of *Bulnesia sarmientoi*? *Annals of Botany* 127: 943–955. <https://doi.org/10.1093/aob/mcab034>.
- Camps, G. A., E. Martínez-Meyer, A. R. Verga, A. N. Sérsic, and A. Cosacov. 2018. Genetic and climatic approaches reveal effects of Pleistocene refugia and climatic stability in an old giant of the Neotropical Dry Forest. *Biological Journal of the Linnean Society* 125(2):401-420. <https://doi.org/10.1093/biolinnea/bly115>.
- Castillo-Cobián, A. 2007. La selección natural a nivel molecular. Pp. 11-48 en L. E. Eguarte, V. Souza and X. Aguirre (eds.). *Ecología Molecular*. Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales (SEMARNAT), Instituto Nacional de Ecología (INE), Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM), Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad (CONABIO). México, D.F., México.
- Crandall, K. A., O. R. Bininda-Emonds, G. M. Mace, and R. K. Wayne. 2000. Considering evolutionary processes in conservation biology. *Trends in Ecology and Evolution* 15(7):290-295. [https://doi.org/10.1016/S0169-5347\(00\)01876-0](https://doi.org/10.1016/S0169-5347(00)01876-0).
- DB-SAyDS (Dirección de Bosques de la Secretaría de Ambiente y Desarrollo Sustentable). 2003. Atlas de los bosques nativos argentinos. Proyecto Bosques Nativos y Áreas Protegidas BIRF 4085-AR. SAyDS. Buenos Aires, Argentina.
- Dinno, A. 2018. paran: Horn's test of principal components/factors. R package version 1.5.2. URL: [CRAN.R-project.org/package=paran](https://cran.r-project.org/package=paran).
- Duarte-Acosta, L., L. F. Pérez de Molas, and S. M. Amarilla-Rodríguez. 2018. Estudio poblacional de *Gonopterodendron sarmientoi* (Palo Santo), Departamentos de Presidente Hayes y Boquerón, Paraguay. *Revista de la Sociedad Científica del Paraguay* 23(2):275-288. <https://doi.org/10.32480/rscp.2018-23-2.275-288>.
- Fehlenberg, V., M. Baumann, N. I. Gasparri, M. Piquer-Rodríguez, G. Gavier-Pizarro, and T. Kuemmerle. 2017. The role of soybean production as an underlying driver of deforestation in the South American Chaco. *Global Environmental Change* 45:24-34. <https://doi.org/10.1016/j.gloenvcha.2017.05.001>.
- Fulton, M. R. 1999. Patterns in height–diameter relationships for selected tree species and sites in eastern Texas. *Canadian Journal of Forest Research* 29:1445-1448. <https://doi.org/10.1139/x99-103>.
- Gaitán, J. J., D. E. Donaldo Bran, and C. Azcona. 2015. Tendencia del NDVI en el período 2000-2014 como indicador de la degradación de tierras en Argentina: ventajas y limitaciones. *Agriscientia* 32(2):83-93. <https://doi.org/10.31047/1668.298x.v32.n2.16559>.
- Gamon, J. A., C. B. Field, M. L. Goulden, K. L. Griffin, A. E. Hartley, G. Joel, J. Peñuelas, and R. Valentini. 1995. Relationships between NDVI, canopy structure, and photosynthesis in three Californian vegetation types. *Ecological Applications* 5(1):28-41. <https://doi.org/10.2307/1942049>.
- Giménez, A. M., P. Hernández, R. Geréz, and C. Spagarino. 2007. Anatomía de leño y anillos de crecimiento de Palo Santo (*Bulnesia sarmientoi* Lorenz ex. Griseb Zygophyllaceae). *Quebracho* 14:23-35. <https://www.redalyc.org/articulo.oa?id=48101403>.
- Gotelli, N. J., and A. M. Ellison. 2013. A primer of ecological statistics, second edition. Sinauer Associates. Massachusetts, United States.
- Grau, H. R., T. M. Aide, and N. I. Gasparri. 2005. Globalization and soybean expansion into semiarid ecosystems of Argentina. *Ambio* 34:267-268. <https://doi.org/10.1579/0044-7447-34.3.265>.
- Hansen, M. C., P. V. Potapov, R. Moore, M. Hancher, S. A. Turubanova, A. Tyukavina, D. Thau, S. V. Stehman, S. J. Goetz, T. R. Loveland, A. Kommareddy, A. Egorov, L. Chini, C. O. Justice, and J. R. Townshend. 2013. High-resolution global maps of 21st-century forest cover change. *Science* 342:850-853. <https://doi.org/10.1126/science.1244693>.
- Hengl, T., J. M. De Jesus, G. B. M Heuvelink, M. R. González, M. Kilibarda, A. Blagotić, W. Shangguan, M. N. Wright, X. Geng, B. Bauer-Marschallinger, M. A. Guevara, R. Vargas, R. A. MacMillan, N. H. Batjes, J. G. B. Leenaars, E. Ribeiro, I. Wheeler, S. Mantel, and B. Kempen. 2017. SoilGrids250m: global gridded soil information based on machine learning. *PLoS ONE* 12(2):e0169748. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0169748>.
- Hijmans, R. J., S. E. Cameron, J. L. Parra, P. G. Jones, and A. Jarvis. 2005. Very high resolution interpolated climate surfaces for global land areas. *International Journal of Climatology* 25:1965-1978. <https://doi.org/10.1002/joc.1276>.
- Hill, M. O. 1973. Reciprocal averaging: An eigenvector method of ordination. *Journal of Ecology* 61:237-249. <https://doi.org/10.2307/2258931>.
- Horn, J. L. 1965. A rationale and test for the number of factors in factor analysis. *Psychometrika* 30(2):179-185. <https://doi.org/10.2307/2258931>.

- [//doi.org/10.1007/BF02289447](https://doi.org/10.1007/BF02289447).
- Ibisch, P., and G. Mérida G. 2003. Biodiversidad: la riqueza de Bolivia: estado de conocimiento y conservación. Fundación Amigos de la Naturaleza. Santa Cruz de la Sierra, Bolivia.
- Kassambara, A., and F. Mundt. 2020. factoextra: Extract and Visualize the Results of Multivariate Data Analyses. R package version 1.0.7. URL: [CRAN.R-project.org/package=factoextra](https://CRAN.R-project.org/package=factoextra).
- Kindt, R., and R. Coe. 2005. Tree diversity analysis. A manual and software for common statistical methods for ecological and biodiversity studies. World Agroforestry Centre (ICRAF), Nairobi (Kenya). ISBN 92-9059-179-X. URL: [worldagroforestry.org/output/tree-diversity-analysis](https://worldagroforestry.org/output/tree-diversity-analysis).
- Kuemmerle, T., M. Altrichter, G. Baldi, M. Cabido, M. Camino, E. Cuellar, R. L. Cuellar, J. Decarre, S. Díaz, I. Gasparri, G. Gavier-Pizarro, R. Ginzburg, A. J. Giordano, H. R. Grau, E. Jobbágy, G. Leynaud, L. Macchi, M. Mastrangelo, S. D. Matteucci, A. Noss, J. Paruelo, M. Piquer-Rodríguez, A. Romero-Muñoz, A. Semper-Pascual, J. Thompson, S. Torrella, R. Torres, J. N. Volante, A. Yanosky, and M. Zak. 2017. Forest conservation: remember gran chaco. *Science* 355(6324): 465-465. <https://doi.org/10.1126/science.aal3020>.
- Le, S., J. Josse, and F. Husson. 2008. FactoMineR: An R Package for Multivariate Analysis. *Journal of Statistical Software* 25(1):1-18. <https://doi.org/10.18637/jss.v025.i01>.
- Lewis, J. P., E. F. Pire, and I. M. Barberis. 1997. Structure, physiognomy and floristic composition of a *Schinopsis balansae* (Anacardiaceae) forest in the Southern Chaco, Argentina. *Revista de Biología Tropical* 45(3):1013-1020. <https://doi.org/10.15517/rbt.v45i3.32003>.
- Loto, D., I. Gasparri, M. Azcona, S. García, and C. Spagarino. 2018. Estructura y dinámica de bosques de palo santo en el Chaco Seco. *Ecología Austral* 28(1):064-073. <https://doi.org/10.25260/EA.18.28.1.0.615>.
- Loto, D., S. Kees, M. Azcona, S. De Tellería, E. Manghi, J. Gaitán, C. Spagarino, I. Gasparri, and P. Peri. 2021. Estructura de bosques con palo santo (*Gonopterodendron sarmientoi*): Evaluación regional para su manejo y conservación en la Argentina. *Ecología Austral* 31(3):558-574. <https://doi.org/10.25260/EA.21.31.3.0.1795>.
- Mandujano Sánchez, M. C. 2007. La clonalidad y sus efectos en la biología de poblaciones. Pp. 215-250 *en* L. E. Eguarte, V. Souza y X. Aguirre (eds.). *Ecología molecular*. Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales (SEMARNAT), Instituto Nacional de Ecología (INE), Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM), Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad (CONABIO). México, D.F., México.
- Marino, G. D., M. V. Mas, and M. J. Orlandoni. 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.
- Marino, G. D., and J. F. Pensiero. 2003. Heterogeneidad florística y estructural de los bosques de *Schinopsis balansae* (Anacardiaceae) en el sur del Chaco Húmedo. *Darwiniana* 41(1-4):17-28. <https://www.jstor.org/stable/23225102>.
- Marks, C. O., H. C. Muller-Landau, and D. Tilman. 2016. Tree diversity, tree height and environmental harshness in eastern and western North America. *Ecology letters* 19(7):743-751. <https://doi.org/10.1111/ele.12608>.
- McGarigal, K., S. Stafford, and S. Cushman. 2000. Ordination: principal components analysis. *En* *Multivariate statistics for wildlife and ecology research*. Springer, New York, United States. [https://doi.org/10.1007/978-1-4612-1288-1\\_2](https://doi.org/10.1007/978-1-4612-1288-1_2).
- Mereles, F. 2005. Una aproximación al conocimiento de las formaciones vegetales del Chaco boreal, Paraguay. *Rojasiana* 6:5-48.
- Mereles, F., J. L. Cartes, R. P. Clay, P. Cacciali, C. Paradedda, O. Rodas, and A. Yanosky. 2013. Análisis cualitativo para la definición de las ecorregiones de Paraguay occidental. *Paraquaria Natural* 1(2):12-20.
- Mereles, F., and L. Pérez de Molas. 2007. *Bulnesia sarmientoi* Griseb. (Zygophyllaceae): estudio de base para su inclusión en el Apéndice II de la Convención CITES. *Revista de la Sociedad Científica del Paraguay* 24:107-124.
- Morello, J., and A. Rodríguez. 2009. El Chaco sin bosques: la Pampa o el desierto del futuro. Editorial Orientación Gráfica, Buenos Aires.
- Naumann, M. 2006: Atlas del Gran Chaco Sudamericano. Sociedad Alemana de Cooperación Técnica (GTZ). ErreGé and Asoc., Buenos Aires.
- Nei, M. 1987. *Molecular evolutionary genetics*. New York: Columbia University Press. <https://doi.org/10.7312/nei-92038>.
- Nei, M., and W. H. Li. 1979. Mathematical model for studying genetic variation in terms of restriction endonucleases. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 76(10):5269-5273. <https://doi.org/10.1073/pnas.76.10.5269>.
- Oyarzabal, M., J. Clavijo, L. Oakley, F. Biganzoli, P. Tognetti, I. Barberis, H. M. Maturo, R. Aragón, P. I. Campanello, D. Prado, M. Oesterheld, and R. J. C. León. 2018. Unidades de vegetación de la Argentina. *Ecología Austral* 28(1): 40-63. <https://doi.org/10.25260/EA.18.28.1.0.399>.
- Paruelo, J. M., M. Teixeira, L. Staiano, M. Mastrángelo, L. Amdan, and F. Gallego. 2016. An integrative index of Ecosystem Services provision based on remotely sensed data. *Ecological Indicators* 71:145-154. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2016.06.054>.
- Prado, D. E. 1993. What is the Gran Chaco vegetation in South America? I. A review. *Contribution to the study of flora and vegetation of the Chaco*. V. *Candollea* 48:145-172.
- Prause, J., C. F. López, and J. G. Lancho. 2021. Influencia de las propiedades edáficas sobre el crecimiento de *Schinopsis balansae* Engler en el Parque Chaqueño Húmedo (Argentina). *Revista de Ciencias Forestales* 29(1-2):5-14.
- R Core Team. 2020. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL: [R-project.org](https://R-project.org).
- Robinson, N. P., B. W. Allred, M. O. Jones, A. Moreno, J. S. Kimball, D. E. Naugle, T. A. Erickson, and A. D. Richardson.

2017. A Dynamic Landsat Derived Normalized Difference Vegetation Index (NDVI) Product for the Conterminous United States. *Remote Sensing* 9:863. <https://doi.org/10.3390/rs9080863>.
- RStudio Team. 2016. RStudio: Integrated Development for R. RStudio, Inc., Boston, MA. URL: [rstudio.com](http://rstudio.com).
- Shannon, C., and W. Weaver. 1949. *The mathematical theory of communication*. University of Illinois Press. Urbana, United States.
- SAyDS. 2007. *Primer Inventario Nacional de Bosques Nativos. Informe Regional Parque Chaqueño*. Buenos Aires: Secretaría de Ambiente y Desarrollo Sustentable de la Nación.
- Sola, G., V. El Mujtar, L. Gallo, G. G. Vendramin, and P. Marchelli. 2020. Staying close: short local dispersal distances on a managed forest of two Patagonian *Nothofagus* species. *Forestry: An International Journal of Forest Research* 93(5):652-661. <https://doi.org/10.1093/forestry/cpaa008>.
- Spichiger, R., L. Ramella, R. Palese, and M. Mereles. 1991. Proposición de leyenda para la cartografía de las formaciones vegetales del Chaco paraguayo. *Contribución al estudio de la flora y de la vegetación del Chaco III*. *Candollea* 46: 541-564.
- Trigo, C. B., A. Tálamo, M. M. Núñez-Regueiro, E. J. Derlindati, G. A. Marás, A. H. Barchuk, and A. Palavecino. 2017. A woody plant community and tree-cacti associations change with distance to a water source in a dry Chaco forest of Argentina. *The Rangeland Journal* 39(1):15-23. <https://doi.org/10.1071/RJ16014>.
- Vega G. C., L. R. Pertierra, and M. A. Olalla-Tárraga. 2017. MERRAclim, a high-resolution global dataset of remotely sensed bioclimatic variables for ecological modelling. *Scientific Data* 4:170078. <https://doi.org/10.1038/sdata.2017.78>.
- Verga, A. 2015. Hoja 3.6. Instituto de Fisiología y Recursos Genéticos Vegetales, CIAP, INTA. Free distribution software (contact: [anibal.r.verga@gmail.com](mailto:anibal.r.verga@gmail.com)).
- Vossler, F. G. 2014. Small pollen grain volumes and sizes dominate the diet composition of three South American subtropical stingless bees. *Grana* 54:68-81. <https://doi.org/10.1080/00173134.2014.932838>.
- Vu, V. Q. 2016. Ggbiplot: A ggplot2 based biplot. R package version 0.55. 2011. URL: [github.com/vqv/ggbiplot](https://github.com/vqv/ggbiplot).
- Waller, T., M. Barros, J. Draque, and P. Micucci. 2012. Conservation of the Palo Santo tree, *Bulnesia sarmientoi* Lorentz ex Griseb, in the South America Chaco Region. *Medicinal Plant Conservation* 15:4-9.
- Watson, D. F. 1992. *Contouring: a guide to the analysis and display of spatial data*. New York: Pergamon Press.
- Wickham, H. 2016. *ggplot2: Elegant Graphics for Data Analysis*. Springer-Verlag New York. <https://doi.org/10.1007/978-3-319-24277-4>.