

Impactos del uso silvopastoril en bosques mixtos (*Austrocedrus chilensis* - *Nothofagus dombeyi*) de Patagonia norte: efectos sobre la demografía de las especies principales y cambios a escala comunitaria

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

Daniela Arpigiani

Lic. en Cs. Ambientales - UBA - 2014

Lugar de trabajo: Instituto de Investigación en Recursos Naturales, Agroecología y Desarrollo Rural (IRNAD), Universidad Nacional de Río Negro



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



COMITÉ CONSEJERO

Director de tesis

Mariano Amoroso

Ingeniero Agrónomo (Universidad de Buenos Aires)

PhD (University of British Columbia)

Co-directora

Rosina Soler

Licenciada en Biodiversidad (Universidad Nacional del Litoral)

Dra. en Ciencias Biológicas (Universidad Nacional de Córdoba)

Consejero de Estudios

Gonzalo Irisarri

Ingeniero Agrónomo (Universidad de Buenos Aires)

Dr. en Ciencias Agropecuarias (Universidad de Buenos Aires)

JURADO DE TESIS

JURADO

María Andrea Relva

Licenciada en Biología (Universidad Nacional de la Plata)

Dra. en Biología (Universidad Nacional del Comahue)

JURADO

Noemí Mazía

Ingeniera Agrónoma (Universidad de Buenos Aires)

Dra. en Ciencias Agropecuarias (Universidad de Buenos Aires)

JURADO

Guadalupe Peter

Licenciada en Ciencias Biológicas (Universidad Nacional del Sur)

Dra. en Ciencias Biológicas (Universidad Nacional del Sur)

AGRADECIMIENTOS

A mi comité consejero por la dedicación, enseñanzas e infinita paciencia

A Vero Chillo y Vale Aschero por la valiosísima colaboración en los capítulos de investigación

A mi familia de sangre y la del corazón por el apoyo y cariño incondicional

A la enorme red de amistades y colegas que me sostuvieron y enriquecieron en el camino

A Mati, mi compañero de vida, por la invaluable ayuda, por el amor, la confianza, la motivación, por ser siempre una fuente de inspiración

A la interminable lista de ayudantes de campo, fundamentales para la realización de esta tesis

A mi mamá por enseñarme con el ejemplo sobre constancia, compromiso y dedicación

A mi abuelo por ser de las personas más curiosas, críticas e inteligentes que tuve cerca

A los productores que nos abrieron generosamente las puertas de sus campos y sus hogares durante más de 3 años, compartiendo su valioso conocimiento

A las evaluadoras por sus generosos aportes al enriquecimiento de mi tesis

A CONICET por la beca y la oportunidad

A la educación pública, gratuita y de calidad de nuestro país

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.

Daniela F. Arpigliani

PUBLICACIONES DERIVADAS DE LA TESIS

Arpigiani, D., Chillo, V., Soler, R. & Amoroso M. (2022). Differential response of natural regeneration to silvopastoral use intensity in mixed forests of northern Patagonia, Argentina. *Forest Ecology and Management*. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2022.120408>

ÍNDICE GENERAL

ABREVIATURAS Y ACRÓNIMOS	xiv
RESUMEN.....	xv
ABSTRACT.....	xvii
CAPÍTULO I. Introducción general	1
1.1. INTRODUCCIÓN	2
1.1.1. Usos antrópicos en bosques nativos	2
1.1.2. Sistemas silvopastoriles en bosques nativos	5
1.1.3. Historia de uso de los bosques templados de Patagonia norte.....	6
1.1.3.1. Uso silvopastoril en bosques mixtos	7
1.1.4. Objetivos	11
1.2. METODOLOGÍA GENERAL	12
1.2.1. Área de estudio	12
1.2.1.1. Autoecología de las especies dominantes del bosque mixto	13
1.2.1.1.a. Austrocedrus chilensis (D.Don) Pic. Ser. et Bizzarri	13
1.2.1.1.b. Nothofagus dombeyi (Mirb.) Oerst.....	15
1.2.2. Sitios de estudio	16
1.2.3. Diseño general	19
1.3. ESTRUCTURA DE LA TESIS	21
CAPÍTULO II. Densidad y desarrollo de renovales de A. chilensis y N. dombeyi bajo un gradiente de intensidad de uso silvopastoril	23
2.1. INTRODUCCIÓN	24
2.2. METODOLOGÍA	29
2.2.1. Sitios de estudio	29
2.2.3. Análisis de datos	33
2.3. RESULTADOS.....	35

2.3.1. Impactos de la intensidad de uso silvopastoril sobre el contexto biofísico	35
2.3.2. Densidad, supervivencia y crecimiento de la regeneración inicial y avanzada	38
2.4. DISCUSIÓN	43
2.4.1. Cambios en las variables de contexto biofísico	44
2.4.2. Impactos de la IUSP sobre la regeneración	45
2.4.3. Relevancia para el manejo silvopastoril.....	48
2.5. CONCLUSIONES	49
CAPÍTULO III. Cambios demográficos y proyección poblacional de <i>A. chilensis</i> y <i>N. dombeyi</i> bajo diferentes intensidades de uso silvopastoril	51
3.1. INTRODUCCIÓN	52
3.2. METODOLOGÍA	56
3.2.1. Sitios de estudio	56
3.2.2. Diseño experimental y recolección de datos.....	56
3.2.3. Análisis de datos	58
3.2.3.1. Tasas vitales.....	59
3.2.3.1.a. Tasa de fertilidad.....	59
3.2.3.1.b. Tasa de supervivencia.....	60
3.2.3.1.c. Transiciones (o tasas de crecimiento)	61
3.2.3.2. Matrices de proyección.....	62
3.2.3.3. Tasa de crecimiento poblacional (λ).....	62
3.2.3.4. Análisis de perturbación prospectivo (sensibilidad y elasticidad)	64
3.2.3.5. Análisis de perturbación retrospectivo (LTRE).....	65
3.3. RESULTADOS.....	66
3.3.1. Estructura forestal	66
3.3.2. Tasas vitales.....	68
3.3.3. Matrices de proyección y tasa de crecimiento poblacional	71
3.3.4. Análisis de perturbación prospectivo (sensibilidad y elasticidad)	73
3.3.5. Análisis de perturbación retrospectivo (LTRE)	75

3.4. DISCUSIÓN	76
3.4.1. <i>Procesos demográficos</i>	77
3.4.2. <i>Proyección poblacional</i>	78
3.4.3. <i>Relevancia para el manejo silvopastoril</i>	80
3.4.4. <i>Consideraciones sobre los modelos matriciales</i>	82
3.5. CONCLUSIONES	83
CAPÍTULO IV. Exclusión al uso silvopastoril como estrategia de manejo: respuestas estructurales y funcionales de la comunidad del sotobosque	85
4.1. INTRODUCCIÓN	86
4.2. METODOLOGÍA	89
4.2.1. <i>Sitios de estudio</i>	89
4.2.2. <i>Diseño experimental y recolección de datos</i>	89
4.2.2.1. <i>Estructura, composición y funcionamiento del sotobosque</i>	90
4.2.2.2. <i>Dinámica de regeneración</i>	92
4.2.3. <i>Análisis de datos</i>	93
4.3. RESULTADOS.....	94
4.3.1. <i>Estructura, composición y funcionamiento del sotobosque</i>	94
4.3.2. <i>Dinámica de regeneración</i>	98
4.4. DISCUSIÓN	101
4.4.1. <i>Efectos sobre la comunidad del sotobosque</i>	102
4.4.2. <i>Efectos sobre la dinámica de regeneración de <i>A. chilensis</i> y <i>N. dombeyi</i></i>	103
4.4.3. <i>Relevancia para el manejo silvopastoril</i>	105
4.5. CONCLUSIONES	106
CAPÍTULO V. Discusión general.....	107
5.1. <i>Síntesis y relevancia de los resultados principales</i>	110
5.2. <i>Implicancias para la toma de decisiones en el manejo silvopastoril</i>	114
5.4. <i>Consideraciones finales y nuevos interrogantes</i>	117

BIBLIOGRAFÍA.....	120
ANEXO	136

ÍNDICE DE CUADROS

CAPÍTULO I

Cuadro 1.1. Descripción general de los predios de productores ganaderos medianos seleccionados para realizar el estudio.....	18
---	----

CAPÍTULO II

Cuadro 2.1. Análisis <i>post-hoc</i> . Comparación de pendientes entre especies y categorías para densidad, supervivencia anual, crecimiento relativo (en altura y DAB) y daño sobre renovales en función de la intensidad de uso silvopastoril (IUSP). Especies: <i>A. chilensis</i> (Ac) y <i>N. dombeyi</i> (Nd). Categorías: regeneración inicial (R1) y avanzada (R2). En gris se resaltan las diferencias significativas (valor- $p < 0,05$).....	36
---	----

Cuadro 2.2. Importancia de cada variable predictora (SP: especie, CAT: categoría, IUSP: intensidad de uso silvopastoril) y sus interacciones para los modelos globales de densidad, supervivencia anual y crecimiento relativo (en altura y DAB) de renovales de <i>A. chilensis</i> y <i>N. dombeyi</i> . La importancia fue calculada con la función Anova() del paquete car en R. En gris se resaltan las variables significativas ($p < 0.05$).....	40
--	----

CAPÍTULO III

Cuadro 3.1. Tasas vitales de <i>A. chilensis</i> (<i>s</i> : supervivencia; <i>g</i> : crecimiento; <i>r</i> : reversión; <i>t</i> : permanencia; <i>f</i> : fertilidad) anuales y promedio en cada categoría (1: regeneración inicial “R1”; 2: regeneración avanzada “R2”; 3: juveniles “J”; 4: adultos “A”) bajo diferentes intensidades de uso silvopastoril (A: Alta; B: Baja).....	69
---	----

Cuadro 3.2. Tasas vitales de <i>N. dombeyi</i> (<i>s</i> : supervivencia; <i>g</i> : crecimiento; <i>r</i> : reversión; <i>t</i> : permanencia; <i>f</i> : fertilidad) anuales y promedio en cada categoría (1: regeneración inicial “R1”; 2: regeneración avanzada “R2”; 3: juveniles “J”; 4: adultos “A”) bajo diferentes intensidades de uso silvopastoril (A: Alta; B: Baja).....	70
---	----

Cuadro 3.3. Tasas de crecimiento poblacional (λ) de <i>A. chilensis</i> y <i>N. dombeyi</i> bajo dos niveles de IUSP (A= Alta y B=Baja), para 7 escenarios: 4 determinísticos (1 por cada año y uno con matriz media) y 3 estocásticos (con diferentes probabilidades de ocurrencia de los valores de los elementos de la matriz de cada año).....	73
---	----

CAPÍTULO IV

Cuadro 4.1. Atributos funcionales de cada especie utilizados para el cálculo de los índices de diversidad funcional.....	92
---	----

Cuadro 4.2. Rasgos funcionales predominantes en parcelas de alta intensidad de uso silvopastoril (IUSP=A) y clausuras (IUSP=C) en el primer y último año de mediciones (2019 y 2021, respectivamente). Entre paréntesis se indica el número de parcelas en las que predomina cada rasgo funcional.....	97
---	----

ÍNDICE DE FIGURAS

CAPÍTULO I

- Figura 1.1.** Imágenes típicas de predios de productores medianos que cubren diferentes hábitats en un gradiente altitudinal. Estos productores realizan movimientos estacionales del ganado (trashumancia vertical) conocidos localmente como "invernada-veranada". En las partes bajas de los predios se encuentran las áreas de pastoreo ("pampas"), en las laderas medias se encuentran las áreas de bosque mixto de invernada (en estos casos se trata de bosques de *A. chilensis* - *N. dombeyi*) y en las partes altas de las montañas se encuentran las áreas de bosque de veranada.....9
- Figura 1.2.** Imágenes representativas de áreas con baja (arriba) y alta (abajo) intensidad de uso silvopastoril (IUSP). Dentro de un mismo predio se encuentran frecuentemente situaciones con diferentes IUSP dentro de bosques mixtos asociado a la cercanía a pampas y senderos.....10
- Figura 1.3.** Ubicación de los sitios de estudio (triángulos negros), correspondientes a los tres predios de productores medianos del suroeste de la provincia de Río Negro, Patagonia norte, Argentina.....18
- Figura 1.4.** Esquema del diseño de las parcelas permanentes (10 m x 10 m) con ubicación de las subparcelas (2 m x 2 m) para monitoreo de la regeneración.....20
- Figura 1.5.** Valores de precipitaciones y temperaturas medias mensuales en los 3 años de medición (2018-2019; 2019-2020; 2020-2021) representados entre mayo-mayo (mes de mediciones para los cálculos anuales). Datos otorgados por el Servicio Meteorológico Nacional para la estación meteorológica de El Bolsón.....21

CAPÍTULO II

- Figura 2.1.** Esquemas de diseño de muestreo. a) Fajas para cuantificación de heces (25 m x 4 m) en cada parcela permanente; b) Puntos en los que se tomaron las tres fotos hemisféricas para caracterizar la apertura del dosel y el ingreso de luz al sotobosque; c) Ubicación de las transectas (10 m) para caracterizar la estructura de la vegetación del sotobosque.....31
- Figura 2.2.** Imágenes ilustrativas de: a) medición de la altura de renovales; b) medición del diámetro a la base de renovales; c) registro de la mortalidad de renovales y d) registro de nuevos individuos (reclutas). En a) y b) se muestran renovales de *A. chilensis*, mientras que en c) y d) de *N. dombeyi*.....33
- Figura 2.3.** Impactos de la intensidad de uso silvopastoril sobre las variables biofísicas: a) Ingreso de luz ($\text{mols.m}^{-2}.\text{day}^{-1}$) al sotobosque; b) Humedad del suelo (% contenido de humedad volumétrica) durante la temporada de crecimiento (Negro=Octubre, Naranja=Diciembre, Rojo=Febrero); c) Complejidad vertical del sotobosque y d) Cobertura horizontal de la vegetación en el estrato inferior (estrato 1, 0-25 cm) del sotobosque38

Figura 2.4. Densidad de renovales ($n^{\circ}/100 \text{ m}^2$) de *A. chilensis* y *N. dombeyi* por categoría (R1<10 cm de altura; R2 10-130 cm de altura) en función del índice de intensidad de uso silvopastoril (IUSP). En escala de grises se marcan las tendencias de cada predio. En rojo se destacan las tendencias medias significativas ($p<0,05$).....39

Figura 2.5. Crecimiento relativo en altura de *A. chilensis* y *N. dombeyi* por categoría (R1<10 cm de altura; R2 10-130 cm de altura) en función del índice de intensidad de uso silvopastoril (IUSP). En rojo se destacan las tendencias significativas ($p<0,05$).....42

Figura 2.6. Relación altura:diámetro (DAB) de la regeneración de *A. chilensis* y *N. dombeyi* por categoría (R1<10 cm de altura; R2 10-130 cm de altura) en función del índice de intensidad de uso silvopastoril (IUSP). En rojo se destacan las tendencias significativas ($p<0,05$).....43

CAPÍTULO III

Figura 3.1. Trampas para recolección de semillas: a) A campo, colgadas entre árboles a 1,80 m de altura aprox.; b) Detalle de las trampas, construidas con baldes plásticos, fondo perforado, forrados con tul y cerrados con alambre gallinero y c) Separación manual de semillas de *A. chilensis* y *N. dombeyi* de la hojarasca.....57

Figura 3.2. Esquema del ciclo de vida de especies arbóreas estructurado en 4 clases por tamaño (R1: regeneración inicial; R2: regeneración avanzada; J: juveniles; A: adultos) y sus transiciones (g_{ij} : crecimiento; r_{ij} : reversión; t_i : permanencia; F: reproducción).....59

Figura 3.3. Detalle de una ecuación de proyección. El tamaño poblacional futuro ($n(t+1)$) será el producto de la matriz de proyección (“A”) y el vector poblacional inicial ($n(t)$). Donde: a_{ji} y F representan los elementos de la matriz de proyección (probabilidades de transición entre clases) y n_i es el número de individuos en cada categoría. Las categorías son: 1-R1, 2-R2, 3-J y 4-A. Adaptado de Harcombe (1987) y Morris y Doak (2002).....63

Figura 3.4. Densidad media de individuos por categoría (R1= regeneración inicial; R2= regeneración avanzada; J= juveniles; A= adultos) para *A. chilensis* y *N. dombeyi* en los diferentes niveles de intensidad de uso silvopastoril (IUSP, A=alta y B=baja).....67

Figura 3.5. Matrices medias para *A. chilensis* (A_c) y *N. dombeyi* (N_d) bajo dos niveles de IUSP (A= Alta y B=Baja).....71

Figura 3.6. Sensibilidad media de la tasa de crecimiento poblacional (λ) de *A. chilensis* y *N. dombeyi* a cambios en los elementos de la matriz. Donde: 1- 4 son las categorías en función del tamaño (1=regeneración inicial (R1); 2= regeneración avanzada (R2); 3= juveniles (J); 4= adultos (A)), a_{ij} es la probabilidad de transición entre la categoría i y la j (siendo j la categoría inicial e i la categoría en el siguiente año).....74

Figura 3.7. a-b) Diferencias en los elementos de las matrices medias de los tres años de medición de cada especie tomando como referencia la matriz de baja IUSP; c-d) Contribuciones de los cambios en cada elemento a la diferencia en la tasa de crecimiento

poblacional (λ) entre intensidades de uso silvopastoril (IUSP) calculadas para *A. chilensis* y *N. dombeyi*. Donde: 1- 4 son las categorías en función del tamaño (1=regeneración inicial (R1); 2= regeneración avanzada (R2); 3= juveniles (J); 4= adultos (A)), a_{ij} es la probabilidad de transición entre la categoría i y la j (siendo j la categoría inicial e i la categoría en el siguiente año).....76

CAPÍTULO IV

- Figura 4.1.** Imagen de una clausura de 11 m x 11 m, construida con seis hilos de alambre galvanizado, postes cada 5 m y varillas cada 1 m.....90
- Figura 4.2.** Cobertura horizontal (estrato 1, entre 0-25 cm de altura) de la vegetación del sotobosque en parcelas de alta IUSP (A) y en clausuras (C), agrupada en: a) gramíneas; b) otras formas de vida (OFV, distintas de gramíneas); c) especies palatables y d) especies no palatables.....96
- Figura 4.3.** Índices de diversidad funcional de la vegetación del sotobosque en parcelas de alta intensidad de uso silvopastoril (IUSP=A) y en clausuras (IUSP=C): a) Riqueza funcional (FDRic); b) Equitatividad funcional (FDEve) y c) Divergencia funcional (FDDiv).....98
- Figura 4.4.** Crecimiento relativo anual en altura de renovales en parcelas de alta intensidad de uso silvopastoril (IUSP=A) y en clausuras (IUSP=C): a) Crecimiento de la regeneración inicial (R1) de *N. dombeyi*; b) Crecimiento de la regeneración inicial (R1) de *A. chilensis*; c) Crecimiento de la regeneración avanzada (R2) de *N. dombeyi* y d) Crecimiento de la regeneración avanzada (R2) de *A. chilensis*.....100
- Figura 4.5.** Supervivencia anual de renovales en parcelas de alta intensidad de uso silvopastoril (IUSP=A) y en clausuras (IUSP=C): a) Supervivencia de la regeneración inicial (R1) de *N. dombeyi*; b) Supervivencia de la regeneración inicial (R1) de *A. chilensis*; c) Supervivencia de la regeneración avanzada (R2) de *N. dombeyi* y d) Supervivencia de la regeneración avanzada (R2) de *A. chilensis*.....101

ABREVIATURAS Y ACRÓNIMOS

A: Adultos

AIC: Criterio de Información de Akaike

DAB: Diámetro a la base

DAP: Diámetro a la altura del pecho

F: Reproducción

f : Tasa de fertilidad

g_i : Crecimiento

GAMM: Modelos aditivos generalizados mixtos

GLMM: Modelos lineales generalizados mixtos

IUSP: Intensidad de uso silvopastoril

J: Juveniles

MBGI: Manejo de bosques con ganadería integrada

r_{ij} : Reversión

R1: Regeneración inicial

R2: Regeneración avanzada

SSP: Sistemas silvopastoriles

t_i : Permanencia

λ : Tasa de crecimiento poblacional

RESUMEN

El uso silvopastoril ejerce diversos efectos (positivos, negativos y neutros) sobre los procesos demográficos (supervivencia, crecimiento y fertilidad) de las distintas etapas del ciclo de vida de las especies arbóreas (desde semilla hasta adulto), modificando su dinámica poblacional. En esta tesis se estudiaron los efectos de distintas intensidades de uso silvopastoril (IUSP) sobre la dinámica poblacional de *Austrocedrus chilensis* y *Nothofagus dombeyi* en bosques mixtos de Patagonia norte, así como los cambios en la estructura y composición del sotobosque. Se monitorearon parcelas permanentes durante tres años en predios de productores medianos con manejo estacional del ganado. Las especies estudiadas presentaron diferentes respuestas al aumento de la IUSP. Mientras la densidad y crecimiento de renovales de *N. dombeyi* aumentaron, los renovales de *A. chilensis* sólo presentaron deformaciones por ramoneo. Integrando las distintas etapas del ciclo de vida (plántulas, renovales, juveniles y adultos), el efecto general sobre el desempeño poblacional (λ) resultó en proyecciones de disminución del tamaño poblacional para *A. chilensis* y de aumentos para *N. dombeyi*. Así, *A. chilensis* podría verse comprometida a largo plazo, requiriendo monitoreo y probablemente protección en áreas con mayor IUSP. La supervivencia en etapas avanzadas del ciclo de vida fue una tasa vital crítica, por lo que reducir el daño en esas etapas es fundamental para evitar disminuciones en su tamaño poblacional a futuro. Estas diferencias podrían modificar lentamente la proporción de cada especie en el dosel. Por su parte, tres años de exclusión de la actividad no representaron beneficios sobre el crecimiento de renovales de *A. chilensis* ni sobre la oferta de forraje. Estos resultados aportan los primeros avances en el conocimiento de la dinámica

poblacional de las especies dominantes en bosques mixtos de Patagonia norte con una perspectiva demográfica de ciclo completo y seguimiento sistemático en sistemas productivos.

Palabras clave: regeneración natural, dinámica poblacional, clausura, bosques templados, Ciprés de la Cordillera, Coihue, modelos matriciales, ganadería, uso forestal.

ABSTRACT

Impacts of silvopastoral use in mixed forests (*Austrocedrus chilensis* - *Nothofagus dombeyi*) of northern Patagonia: effects on demography of the main tree species and changes at the community scale.

The silvopastoral use have various effects (positive, negative and neutral) on demographic processes (survival, growth and fertility) of the different stages of the life cycle of tree species (from seed to adult), modifying its population dynamics. In this thesis, the effects of different silvopastoral use intensities (SUI) on the population dynamics of *Austrocedrus chilensis* and *Nothofagus dombeyi* were studied in mixed forests of northern Patagonia, as well as changes in the structure and composition of the understory. Permanent sample plots were monitored for three years on medium-sized estates with seasonal livestock management. The studied species showed different responses to the increase in the SUI. The density and growth of *N. dombeyi* saplings increased, while *A. chilensis* saplings only showed deformations due to browsing. Integrating the different stages of the life cycle (seedlings, saplings, juveniles and adults), the global effect on population performance (λ) resulted in decreasing projections of the population size of *A. chilensis* and increasing projections of *N. dombeyi*. Therefore, the population of *A. chilensis* could be compromised in the long term, requiring monitoring and probably protection in areas with higher SUI. Since survival rates in the advanced stages of the life cycle were critical, reducing damage at these stages is fundamental to avoid future declines in population size. These differences could slowly modify the percentage of each species in the canopy. Meanwhile, three years of activity exclusion did not represent benefits in terms of growth of *A. chilensis* saplings or forage supply. All of these results provide the first advances in the knowledge of the

population dynamics of dominant species in mixed forests of northern Patagonia with a full-cycle demographic perspective and systematic monitoring in productive systems.

Keywords: natural regeneration, population dynamics, fencing, temperate forests, Ciprés de la Cordillera, Coihue, matrix models, livestock, forestry.

CAPÍTULO I

Introducción general

1.1. INTRODUCCIÓN

1.1.1. Usos antrópicos en bosques nativos

En gran parte de los bosques templados del mundo, el paisaje está moldeado por disturbios antrópicos (Sommerfeld *et al.* 2018). Los disturbios son procesos clave en la dinámica forestal, afectando la estructura y la composición de los bosques (Foster *et al.* 1998, González *et al.* 2014, Sommerfeld *et al.* 2018). En este sentido, las actividades humanas ejercen una fuerte influencia cambiando la frecuencia o intensidad de los disturbios naturales y/o incorporando nuevos agentes de disturbio, dentro de los cuales los más importantes y generalizados son la herbivoría doméstica, la extracción forestal, enfermedades y especies invasoras (Fischer *et al.* 2013). Esto puede modificar las condiciones ambientales y la composición de la comunidad, alterando consecuentemente la dinámica natural del bosque (Johnstone *et al.* 2016, Shakeri *et al.* 2021).

La ganadería es uno de los disturbios antrópicos más comunes en los bosques a nivel mundial con efectos muy variados sobre la dinámica forestal (Vazquez 2002, Churski *et al.* 2016, Mazzini *et al.* 2018, Ollerer *et al.* 2019, Kupferschmid *et al.* 2020). A través del consumo selectivo y daños mecánicos (e.g. pisoteo, quiebre, bosteo) el ganado tiene el potencial de reducir la biodiversidad, impedir la regeneración de especies leñosas, facilitar invasiones biológicas, alterar el ciclo de los nutrientes y modificar el régimen de disturbios naturales (Hobbs 1996, Didion *et al.* 2009, Schielz y Rubenstein 2016). Sin embargo, diversos estudios han encontrado que también puede tener efectos positivos, como facilitar la dispersión de especies nativas, generar nuevos micrositios para la germinación y promover la regeneración arbórea al reducir la frecuencia de incendios (Veblen *et al.*

1992a, Reid y Ellis 1995, Mazzini *et al.* 2018). La magnitud y dirección de los impactos depende principalmente del tipo de ganado, de la intensidad de uso, así como de la capacidad de respuesta de la vegetación a la herbivoría (Aschero 2011, Mazzini *et al.* 2018, Ollerer *et al.* 2019).

Frecuentemente, la ganadería ha entrado en conflicto con los objetivos tanto de la silvicultura como de la conservación del bosque nativo (Graham *et al.* 2010, Bernes *et al.* 2018). Debido a esto, largos debates se han desarrollado en todo el mundo sobre su regulación (Mazzini *et al.* 2018, Varga *et al.* 2020). Sin embargo, a pesar de que esta actividad ha sido restringida o prohibida en diversos países, la presencia de ganado en los bosques ha persistido debido al fuerte arraigo cultural y a la gran dependencia económica de los pobladores (Varga *et al.* 2020, Shakeri *et al.* 2021). Por otro lado, algunas evidencias sugieren que cambios indeseados pueden ser causados por la remoción total de la herbivoría doméstica (ej. uso histórico de paisajes agro-silvopastoriles), mientras que pueden obtenerse beneficios de un manejo apropiado (Schieltz y Rubenstein 2016, Ollerer *et al.* 2019).

El aprovechamiento de los productos forestales (madereros y no madereros) es otro de los usos antrópicos más extensos y difundidos en los bosques del mundo. Desde sus inicios, la humanidad ha sido dependiente de los bosques y ha evolucionado en relación con ellos (Kimmins 2004). A medida que el tamaño de la población humana y su desarrollo tecnológico creció, también lo hizo la presión de uso sobre los bosques, excediendo en muchos casos la capacidad de regeneración natural y cambiando en consecuencia la extensión y el estado de los mismos. Esto ha cambiado la frecuencia de perturbaciones,

modificando la distribución de edades, la estructura forestal y la composición de especies (Bergeron *et al.* 2006). Estos cambios, a su vez, alteran el régimen de incendios, así como la susceptibilidad al viento, a la sequía y a las enfermedades (Frelich 2002, Johnstone *et al.* 2016). Debido a esto, en las últimas décadas ha ido en aumento la preocupación por el desarrollo de prácticas silvícolas sustentables con base ecológica que mantengan el funcionamiento ecosistémico y su productividad (Kimmins 2004).

Mientras que los efectos de la ganadería y la extracción forestal sobre la vegetación han sido bien documentados por separado, sus efectos combinados permanecen poco claros aún (Bernes *et al.* 2018, Ollerer *et al.* 2019, Shakeri *et al.* 2021). A pesar de esto, y considerando algunos antagonismos, diversos estudios sugieren que bajo una integración planificada la ganadería y el uso forestal pueden ser actividades complementarias y sustentables (Soler *et al.* 2013, Peri *et al.* 2016, Varga *et al.* 2020). Así, el manejo silvopastoril se presenta como una ventaja frente a usos antrópicos tradicionales que conllevan cambios radicales en la cobertura del suelo (ej. reemplazo de bosques por pasturas, explotación forestal ilegal o no planificada, loteo y subdivisión de tierras, urbanización) y frente al uso silvopastoril sin manejo. Bajo este marco, en Argentina en el año 2015 se propuso un modelo de gestión sustentable de los bosques nativos a escala predial llamado Manejo de Bosque con Ganadería Integrada (MBGI) basado en el concepto de manejo adaptativo (Peri *et al.* 2021). Este modelo tiene como objetivo aumentar los servicios de provisión (ej. productos forestales, ganaderos) manteniendo el resto de los servicios ecosistémicos asociados al bosque (ej. regulación, soporte y culturales). No obstante, definir formas y niveles apropiados de uso con fundamentos ecológicos sigue

siendo un desafío que requiere avances profundos en la comprensión de la dinámica y funcionamiento de los bosques (Ghazoul *et al.* 2015, Peri *et al.* 2018).

1.1.2. Sistemas silvopastoriles en bosques nativos

Los sistemas silvopastoriles (SSP) son sistemas agroforestales que integran de forma deliberada un componente leñoso (árboles o arbustos), uno herbáceo (pasturas naturales o implantadas) y uno animal en la misma unidad de manejo, basados en un diseño ecológico que busca optimizar las interacciones positivas entre los componentes (Montagnini *et al.* 1992, Smith *et al.* 2012, Peri *et al.* 2018). En bosques nativos, estos sistemas generalmente combinan la alimentación del ganado en pastizales naturales bajo dosel con algún grado de intervención silvícola, donde la regeneración del componente arbóreo ocurre de forma natural (Soler *et al.* 2013). Es un término relativamente nuevo para designar un conjunto de prácticas tradicionales, con énfasis en el diseño e incorporación de tecnología para mejorar la productividad y reducir la degradación de los sistemas productivos (Montagnini *et al.* 1992).

Los SSP buscan incrementar el rendimiento y eficiencia de producción, mejorando o manteniendo a su vez las funciones ecosistémicas y generando oportunidades para conservar la diversidad biológica, socio-cultural y productiva de cada región. Así, estos sistemas proveen diversos productos (ej. madera, leña, productos animales, helechos, hongos) además de importantes servicios ecosistémicos (ej. secuestro de carbono, conservación de biodiversidad, preservación de la calidad del agua y el aire, control de la erosión, regulación climática, regulación hídrica), por lo que se los reconoce como sistemas

multifuncionales “win-win” entre el sistema económico y el ecológico (Jose 2009, Smith *et al.* 2012, Peri *et al.* 2018, Chillo *et al.* 2018, Peri *et al.* 2022).

Gran parte de las investigaciones sobre SSP se han centrado en la diversificación de producciones agropecuarias clásicas (ej. ganadería sobre pasturas o monocultivos) mediante el cultivo del componente forrajero y/o el arbóreo, partiendo de ambientes profundamente transformados y simplificados. Actualmente, aunque tradicional como práctica, existe poco desarrollo científico-académico sobre SSP en bosques nativos, especialmente en zonas templadas (Jose *et al.* 2004). Esto pone de manifiesto la necesidad de avanzar en el conocimiento sobre el manejo de la complejidad natural de sistemas boscosos (Smith *et al.* 2012), incrementando los servicios ecosistémicos de provisión con el mínimo impacto sobre los servicios culturales, de regulación y soporte (Chillo *et al.* 2021a).

1.1.3. Historia de uso de los bosques templados de Patagonia norte

Los bosques de Patagonia norte han sido moldeados por diversos disturbios naturales. Históricamente, los más importantes por su extensión e intensidad han sido los vulcanismos, terremotos, desprendimientos, avalanchas, incendios naturales y volteos por viento (González *et al.* 2014), y en las últimas décadas además se han registrado sequías extremas con mayor frecuencia (Sommerfeld *et al.* 2018). Asimismo, la distribución y estructura actual de estos bosques han sido fuertemente afectadas por la acción antrópica, principalmente a través de incendios intencionales, introducción de ganado doméstico y explotación de recursos forestales (Kitzberger y Veblen 1999, Madariaga *et al.* 2019, Amoroso *et al.* 2021, Donoso *et al.* 2022).

Durante el asentamiento europeo (desde mediados del s. XIX) el fuego ha sido utilizado para convertir grandes sectores de bosques en tierras agropecuarias (Veblen y Lorenz 1987). Documentos históricos reportan que aproximadamente el 60% de los bosques de la provincia de Río Negro se encontraban quemados en 1915 (Veblen y Lorenz 1987). En ese entonces, la actividad inició con ganadería ovina y luego, a partir de la segunda mitad del s. XX, se volcó a la ganadería bovina (Amoroso *et al.* 2021). Los incendios y la carga ganadera alcanzaron su pico máximo a mediados del s. XX, disminuyendo desde entonces y permitiendo el restablecimiento de bosques secundarios en gran parte de las zonas afectadas (Kitzberger *et al.* 1997, Veblen *et al.* 2003, Gowda *et al.* 2012).

Actualmente, a pesar de la fuerte transformación territorial, social y económica (i.e. fuerte avance de la urbanización y el turismo), la ganadería asociada a la extracción forestal sigue siendo una actividad muy importante en los bosques de la región. Esto se debe a la amplitud del espacio territorial que abarca, su arraigo en las tradiciones locales y su importancia en la economía doméstica rural (Bondel 2008, Cardozo 2014). En diferentes escalas, el ganado (especialmente bovino) se mantuvo como el principal factor de organización de la producción y de ocupación del territorio (Easdale 2007).

1.1.3.1. Uso silvopastoril en bosques mixtos

Patagonia norte es un territorio con una gran complejidad de socio-ecosistemas y diverso en cuanto a las formas de percepción y relación de los habitantes con los bosques (Chillo *et al.* 2021a). Dentro de esta diversidad, los productores silvopastoriles integrados al bosque nativo suelen tener en común la realización de ganadería mixta, principalmente

bovina (extensiva bajo bosque) y de manera secundaria ovina (cuyo manejo excluye generalmente las áreas de bosques), en combinación con extracción de leña y madera. La actividad forestal representa una fuente importante de ingresos (Cardozo 2014), sin embargo, en la mayoría de los casos el manejo se centra en el componente ganadero, mientras que la planificación de mediano y largo plazo de los recursos forrajero y forestal no ha sido completamente integrada (Chillo *et al.* 2021a). Así, los sistemas silvopastoriles actuales de Patagonia norte aún distan de una gestión integral del sistema, por lo que se los denominará en este trabajo como sistemas bajo “uso silvopastoril” (Chillo *et al.* 2018, Madariaga *et al.* 2019).

El manejo ganadero tradicional predominante en estos sistemas bajo uso silvopastoril es conocido localmente como “invernada-veranada” (Fig. 1.1). Dentro de este esquema, el ganado utiliza diferentes ambientes o tipos forestales a lo largo del año, generalmente en un gradiente altitudinal desde los valles hasta la cima de las montañas. Gran parte del año, los animales permanecen en las áreas bajas de invernada (valles y laderas medias) y en verano se mueven hacia las áreas de veranada (bosques de altura) (Cardozo 2014, Arias Sepúlveda y Chillo 2017, Chillo *et al.* 2018, Amoroso *et al.* 2018). En las áreas de invernada suelen predominar bosques mixtos *A. chilensis* - *N. dombeyi*, dentro de los cuales se generan diferentes intensidades de uso silvopastoral (IUSP) asociadas a la disponibilidad de forraje, a la cercanía a zonas de tránsito y al uso forestal (Fig. 1.2).



Figura 1.1. Imágenes típicas de predios de productores medianos que cubren diferentes hábitats en un gradiente altitudinal. Estos productores realizan movimientos estacionales del ganado conocidos localmente como "invernada-veranada". En las partes bajas de los predios se encuentran las áreas de pastoreo ("pampas"), en las laderas medias se encuentran las áreas de bosque mixto de invernada (en estos casos se trata de bosques de *A. chilensis* - *N. dombeyi*) y en las partes altas de las montañas se encuentran las áreas de bosque de veranada.

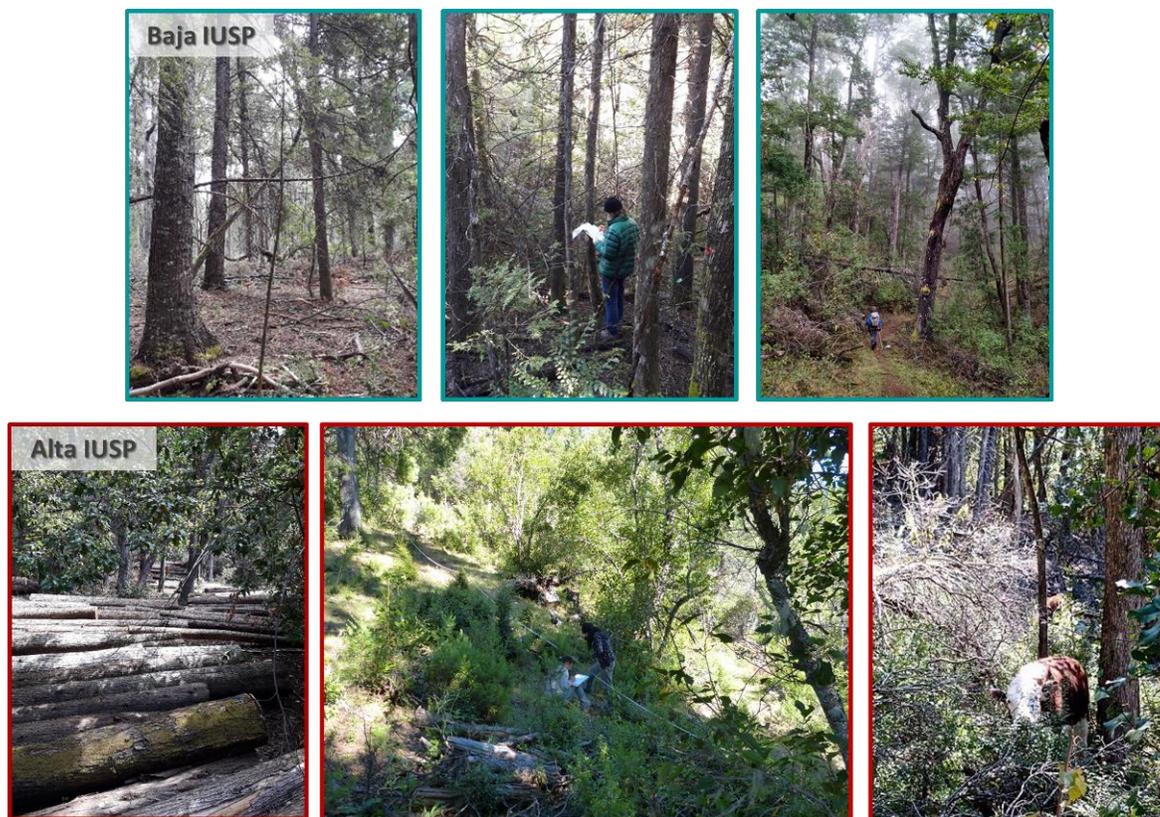


Figura 1.2. Imágenes representativas de áreas con baja (arriba) y alta (abajo) intensidad de uso silvopastoril (IUSP). Dentro de un mismo predio se encuentran frecuentemente situaciones con diferentes IUSP dentro de bosques mixtos asociado a la cercanía a pampas y senderos.

En esta región, diversos estudios han abordado por separado los efectos de la generación de claros (naturales y por el uso forestal) y la ganadería sobre la regeneración de especies forestales nativas (Veblen 1989, Veblen *et al.* 1992b, Dezzotti 1996, 2008, Relva y Veblen 1998, Gobbi y Schlichter 1998, Raffaele *et al.* 2007, Blackhall *et al.* 2008, Suarez y Kitzberger 2008, Amoroso *et al.* 2012). Sin embargo, pocos han abordado conjuntamente los efectos en sistemas silvopastoriles, los cuales se han centrado mayoritariamente en bosques puros dominados por *Nothofagus antarctica* (Martínez Pastur *et al.* 2011, 2014, Peri *et al.* 2016a, 2018, Rusch *et al.* 2017, Soler *et al.* 2013, 2018a, Madariaga *et al.* 2019).

No obstante, el uso silvopastoril es una práctica frecuente también en los bosques mixtos, por lo que es fundamental extender el conocimiento a tipos de bosques más complejos.

1.1.4. Objetivos

Objetivo general:

Estudiar los efectos de distintas intensidades de uso silvopastoril sobre la dinámica de regeneración y la dinámica poblacional de las especies dominantes del dosel en bosques mixtos de *Austrocedrus chilensis* - *Nothofagus dombeyi* de Patagonia norte. Abordar, a su vez, la respuesta de la comunidad a la exclusión de la actividad y su capacidad de recuperación en el corto plazo.

Objetivos específicos:

- 1-** Evaluar el efecto de distintas intensidades de uso silvopastoril (IUSP) sobre la densidad y el desarrollo (supervivencia y crecimiento) de renovales de *A. chilensis* y *N. dombeyi*, y sobre las principales variables biofísicas (i.e. luz, humedad y estructura del sotobosque) que modulan el proceso de regeneración (Capítulo II).
- 2-** Evaluar la dinámica poblacional de las especies arbóreas dominantes del bosque mixto de *Austrocedrus chilensis* - *Nothofagus dombeyi* bajo diferentes intensidades de uso silvopastoril (IUSP), identificando los cambios más importantes en el ciclo de vida y su influencia relativa sobre la tasa de crecimiento poblacional de cada especie (Capítulo III).
- 3-** Analizar la respuesta de la comunidad a la exclusión temporal del uso silvopastoril a través de los cambios en la estructura y composición de la vegetación del sotobosque, así como en la dinámica de regeneración de las especies dominantes del dosel (Capítulo IV).

1.2. METODOLOGÍA GENERAL

1.2.1. Área de estudio

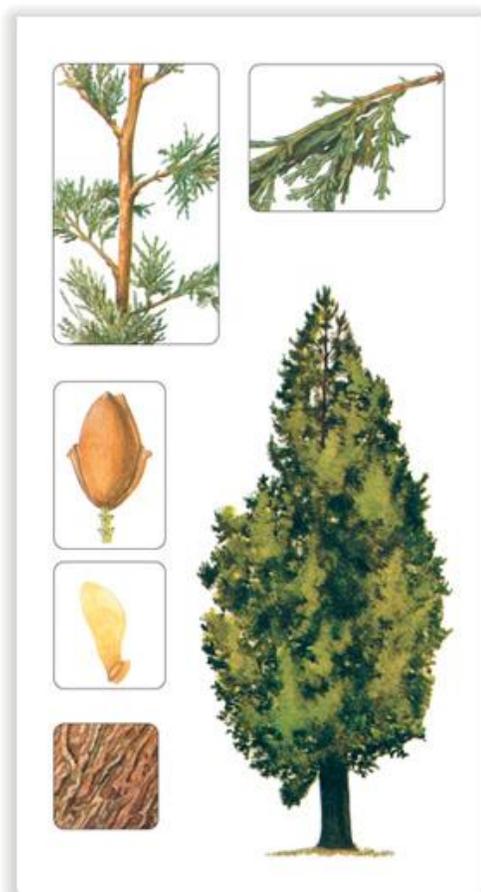
En Patagonia norte el clima es templado-húmedo, con vientos predominantes del oeste. El régimen de precipitaciones es de tipo mediterráneo, con lluvias concentradas en otoño-invierno y un fuerte déficit hídrico en verano. La distribución norte-sur de la Cordillera de los Andes impone una barrera a las masas de aire húmedo provenientes del Océano Pacífico, resultando en un fuerte gradiente de precipitación decreciente oeste-este (Dimitri 1972, Paruelo *et al.* 1998). La precipitación decrece exponencialmente, variando entre los 2500 y los 500 mm anuales en menos de 80 km (Jobbágy *et al.* 1995, Veblen *et al.* 1996). El gradiente de precipitaciones se refleja en las principales formaciones boscosas de la región, observándose en forma generalizada de oeste a este y en un gradiente altitudinal descendente: bosques puros dominados por *Nothofagus* spp., bosques mixtos de *Nothofagus* spp. - *A. chilensis*, bosques puros de *A. chilensis* y bosques marginales de *A. chilensis* (Rovere *et al.* 2005, Pastorino *et al.* 2015).

Entre los 2200 y 900 mm de precipitaciones anuales, *A. chilensis* y *N. dombeyi* se asocian formando bosques mixtos (Donoso *et al.* 2022). La proporción de cada una de las especies depende de la precipitación media anual y de las condiciones de sitio (e.g. exposición), variando la proporción de *A. chilensis* en forma inversa a las condiciones de humedad del sitio (Dezzotti y Sancholuz 1991, Pastorino *et al.* 2015). En estados avanzados de desarrollo, el dosel superior del bosque mixto presenta dos estratos bien definidos, uno más alto dominado por *N. dombeyi* y uno más bajo dominado por *A. chilensis* (Veblen y Lorenz 1987, Dezzotti 1996). En etapas más tempranas de desarrollo, el dosel es compartido por *A. chilensis* y *N. dombeyi* variando inclusive su dominancia en el

tiempo. Estas especies arbóreas dominantes del dosel suelen asociarse con árboles más pequeños como *Lomatia hirsuta*, *Schinus patagonicus* y *Embothrium coccineum*, formando un estrato arbóreo inferior (10 m aprox.). El sotobosque suele tener una escasa cobertura vegetal dominada por especies arbustivas y herbáceas, cuya abundancia relativa cambia a lo largo del año y con el uso antrópico (Seibert 1982, Vila y Borrelli 2011, Arias Sepúlveda y Chillo 2017).

1.2.1.1. Autoecología de las especies dominantes del bosque mixto

1.2.1.1.a. *Austrocedrus chilensis* (D.Don) Pic. Ser. et Bizzarri



Localmente conocida como “Ciprés de la cordillera” o “Ciprés”, *A. chilensis* es una conífera dioica, endémica del sur de Sudamérica que se distribuye en ambos lados de la Cordillera de los Andes. El extremo norte de su distribución se ubica a los 32° 39' S (Región V de Valparaíso, Chile) y el extremo sur a los 43° 44' S (Provincia de Chubut, Argentina), lo que representa una distancia de unos 1230 km. Se la puede hallar en altitudes entre los 300 y 2000 m.s.n.m. (Donoso 1993, 2006, Hechenleitner *et al.* 2005, Pastorino *et al.* 2006).

Es una especie longeva de crecimiento lento que puede superar ampliamente los 500 años (Roig 1992, Veblen *et al.* 1995, Le Quesne *et*

al. 2014). Crece principalmente en ambientes montañosos, rocosos, con fuertes pendientes y en suelos de tipo volcánico poco desarrollados (Díaz-Vaz 1985, Donoso 2006). En el bosque alcanza en promedio los 20-25 m de altura y diámetros entre 30 cm y 2 m (Donoso 2006, Tortorelli 2009). El fuste es recto, algo cónico, con corteza delgada en árboles jóvenes, la cual se vuelve áspera y rugosa con grietas longitudinales en adultos. La copa es piramidal y compacta. El follaje es siempreverde, con hojas escuamiformes, imbricadas y opuestas, usualmente con bandas estomáticas blanquecinas en el envés (Pastorino *et al.* 2015).

Los árboles femeninos comienzan a producir órganos reproductores entre los 20 y los 35 años (árboles de 2 a 5 m de altura) y los masculinos a los 45 años (árboles de 4 a 8 m de altura) (Grosfeld 2002). Los conos masculinos son cilíndricos, mientras que los femeninos son ovoides, leñosos y dehiscentes. Los conos femeninos están compuestos por 4 escamas opuestas, las 2 superiores son fértiles dando 2 semillas ovoides de 6-8 mm, con un ala membranosa unilateral (Grosfeld 2002, Donoso 2006). La polinización ocurre en primavera (noviembre) de forma anemófila. La maduración de la semilla se produce en verano (enero-marzo) y la caída en otoño (marzo-mayo), variando la producción de semillas y su peso según sitios y años (Pastorino y Gallo 2000).

Es la conífera nativa de mayor importancia económica de los bosques templados de Argentina (Pastorino y Gallo 2002). Su madera es de excelente calidad y durabilidad por lo que ha tenido una amplia historia de explotación y uso maderero. Debido a su uso desmedido, el avance de la urbanización, cambios en el uso del suelo y el aumento de la frecuencia de incendios de interfaz, esta especie fue incorporada en 1997 a la Lista Roja de especies amenazadas de la UICN (Amoroso *et al.* 2021).

1.2.1.1.b. *Nothofagus dombeyi* (Mirb.) Oerst.



Localmente conocida como “Coihue”, *N. dombeyi* es una angiosperma monoica y junto con el “Guindo” (*N. betuloides*) y el “coihue de Chiloé” (*N. nitida*), representan las especies perennifolias del subgénero *Nothofagus* en Sudamérica (Veblen *et al.* 1996). Presenta una amplia distribución latitudinal a ambos lados de la Cordillera de los Andes, entre los 30° S y los 47° S. En Argentina se distribuye entre los 38° 30' S y los 44° S (Tortorelli 2009). Se la puede hallar en un amplio rango de elevaciones, entre niveles cercanos al mar hasta 2500 m.s.n.m. (Veblen *et al.* 1996).

Puede crecer en condiciones de suelos muy variadas, desde profundos y bien drenados hasta inceptisoles, depósitos volcánicos recientes o suelos con inundaciones intermitentes (Veblen *et al.* 1996). Es común encontrarla en suelos aluviales, a lo largo de cursos y espejos de agua, dominando en quebradas y laderas de pendientes suaves (Donoso 2006, CIEFAP 2016) y en suelos fértiles sometidos a perturbaciones periódicas de gran escala (Veblen *et al.* 1996).

Es una especie de rápido crecimiento, con individuos de gran porte (los más grandes de los *Nothofagus* de Sudamérica) con una altura promedio de 35 a 40 m, diámetros de hasta 4 m y una longevidad de hasta 500-600 años (Veblen *et al.* 1996, Premoli y

Kitzberger 2005, Dezzotti 2008). El fuste es recto y cilíndrico y la copa estratificada (Díaz-Vaz 1987). Su corteza es grisácea y lisa en individuos jóvenes, luego rugosa en individuos adultos (Tortorelli 2009). Las hojas son perennes, pequeñas, de forma lanceolada con bordes aserrados y color verde oscuro (Donoso 2006). Su madera es de baja durabilidad (1-5 años en exteriores).

La floración y polinización suceden en primavera (agosto-septiembre) y las semillas se diseminan en verano (enero-febrero) (Donoso 2006). Al igual que la polinización, la diseminación es principalmente anemófila, aunque las semillas también caen por gravedad cerca del árbol madre (Premoli y Kitzberger 2005). Los frutos son cúpulas de cuatro valvas, con tres semillas pequeñas aladas en su interior, dos laterales triangularadas y una central plana bialada (Donoso 2006, Tortorelli 2009). La producción de semillas es muy variable entre años, con años de baja y años de abundante producción (Burschel *et al.* 1976).

1.2.2. Sitios de estudio

El trabajo fue desarrollado en la Comarca Andina del Paralelo 42°, sudoeste de la provincia de Río Negro, Argentina, entre los 41° 36' S - 41° 55' S y los 71° 33' O - 71° 33' 36'' O (Fig. 1.3). En esta región, Cardozo (2014) caracterizó a los productores en base a sus estrategias socio-productivas en pequeños y medianos. Entre ellos, los productores medianos se destacan por su predominancia espacial, los cuales representan aproximadamente el 22% de los productores, pero cerca del 60% de la superficie de bosques bajo uso silvopastoril. Sus predios abarcan entre 1000-8000 ha y se encuentran insertos en una matriz de bosques (más del 70% de la superficie de los predios está cubierta por bosques nativos). La mano de obra es mayoritariamente familiar, con contratación de

asalariados temporales y los ingresos intra-prediales representan más del 50% de los ingresos totales. La actividad silvopastoril es comúnmente complementada con actividades agroturísticas de verano (ej., caminatas, cabalgatas, rafting, campings, cabañas, refugios de montaña, pesca) (Cardozo 2014, Chillo *et al.* 2021a).

Se trabajó en tres predios de productores ganaderos medianos de base bovina y manejo estacional (invernada-veranada) (Cuadro 1.1). Dos de los predios se ubican en la localidad de El Bolsón (Mallín Ahogado y Río Azul) y el tercero en la Comuna de El Manso, dos de los parajes con mayor importancia ganadera de la Comarca (Cardozo y Reuque 2012). En estos predios, los bosques mixtos de *A. chilensis* - *N. dombeyi* de invernada reciben mayor intensidad de uso silvopastoril en áreas cercanas a los sectores abiertos para pastoreo y corrales (“pampas”) y a los caminos, y menor en áreas más alejadas o separadas por barreras antrópicas (i.e. alambrados) o geográficas (e.g. barranco, río). Las zonas con mayor intensidad de uso presentan una mayor apertura del dosel debido a la extracción parcial y dirigida de árboles para la obtención de madera y leña, generando una mayor disponibilidad de forraje (Chillo *et al.* 2018). Así, se genera una variación temporal y espacial de la carga ganadera asociada a la disponibilidad de forraje y al uso del bosque, creando diferentes intensidades de uso silvopastoral (IUSP) dentro de un mismo tipo de bosque y dentro de un mismo predio.



Figura 1.3. Ubicación de los sitios de estudio (triángulos negros), correspondientes a los tres predios de productores medianos del suroeste de la provincia de Río Negro, Patagonia norte, Argentina.

Cuadro 1.1. Descripción general de los predios de productores ganaderos medianos seleccionados para realizar el estudio.

	PREDIOS		
	El Manso	Río Azul	Mallín Ahogado
Ubicación (Lat., Long.)	41° 36' S 71° 33' O	41° 55' S 71° 33' 36'' O	41° 49' S 71° 33' O
Altitud (m.s.n.m.)	600	460	720
Superficie (ha)	1400	7800	3200
Carga bovina (ind./ha)	0.05	0.01	0.01
Precipitación media anual (mm)	1500	960	1150

1.2.3. Diseño general

El trabajo se focalizó en la heterogeneidad de uso silvopastoril a escala predial que ocurre dentro de los bosques mixtos (ver sección 1.1.5), excluyendo aquellas áreas que han sido deliberadamente transformadas al eliminar el componente forestal (“pampas”). Además, debido a la dificultad de encontrar áreas control en las cercanías de los campos estudiados, es decir bosques mixtos sin indicios de uso ganadero o forestal (incluso en áreas protegidas cercanas), se tomó como referencia la menor intensidad de uso silvopastoril encontrada en cada campo. El nivel de IUSP se determinó *a priori* en base a referencias de los productores sobre el uso del territorio, la evaluación visual del ramoneo sobre la vegetación del sotobosque, la presencia y abundancia de heces vacunas, y la evidencia de aprovechamiento forestal pasado y reciente (tocones, marcas y apertura del dosel). En cada predio se seleccionaron las áreas con la mayor y menor IUSP (nombradas de ahora en adelante como situaciones de “alta” y “baja” IUSP, respectivamente) y en cada una de ellas se colocaron 4 parcelas permanentes de 10 m x 10 m a una distancia mínima de 100 m entre ellas. A su vez, en los sitios de alta IUSP, se establecieron 3 clausuras al ganado de 11 m x 11 m a la par de las parcelas, arrojando un total de 11 parcelas de medición por predio. Dentro de cada parcela y de cada clausura, se delimitaron de forma sistemática 3 subparcelas permanentes de 2 m x 2 m para la identificación y seguimiento de renovales. Las subparcelas fueron establecidas en forma diagonal colocando siempre la primera en la esquina suroeste (Fig. 1.4). Los renovales (altura < 130 cm) se agruparon en dos clases: regeneración inicial (R1, altura <10 cm) y regeneración avanzada (R2, altura 10-130 cm). Por su parte, los árboles (altura \geq 130 cm) se agruparon en: juveniles (J, DAP < 5 cm) y adultos (A, DAP > 5 cm).

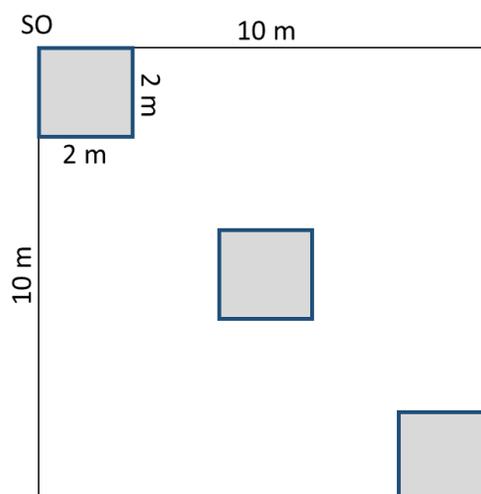


Figura 1.4. Esquema del diseño de las parcelas permanentes (10 m x 10 m) con ubicación de las subparcelas (2 m x 2 m) para monitoreo de la regeneración.

Todos los datos necesarios para cumplir los objetivos propuestos fueron recolectados durante tres años consecutivos (mayo 2018 – mayo 2021). Las condiciones climáticas fueron distintas entre los años estudiados (Fig. 1.5), observándose un gradiente decreciente en cuanto a las precipitaciones acumuladas (890,6 - 802,2 - 781,6 mm anuales; promedio local de 900 mm anuales) y creciente en cuanto a las temperaturas medias anuales (9,8 – 10,3 – 10,9 °C; media anual de 9,3 °C) en el 1er, 2do y 3er año respectivamente. De esta manera, el tiempo del estudio comprendió un año más húmedo y frío (2018-2019) y uno más seco y cálido (2020-2021). Si bien en promedio el año 2018-2019 fue el más húmedo, las mayores diferencias (con los otros años y con el promedio histórico) se encontraron en los meses de primavera, es decir, al comienzo de la temporada de crecimiento (Fig. 1.5.c). Por su parte, la temperatura máxima fue mayor casi todos los meses en el año 2020-2021, encontrándose las principales diferencias en los meses de primavera-verano (Fig. 1.5.a). De este modo, el año 2020-2021 presentó una temporada de crecimiento de la vegetación con

precipitaciones inferiores y temperaturas medias máximas superiores a los otros años evaluados pero también al promedio histórico (1992-2022).

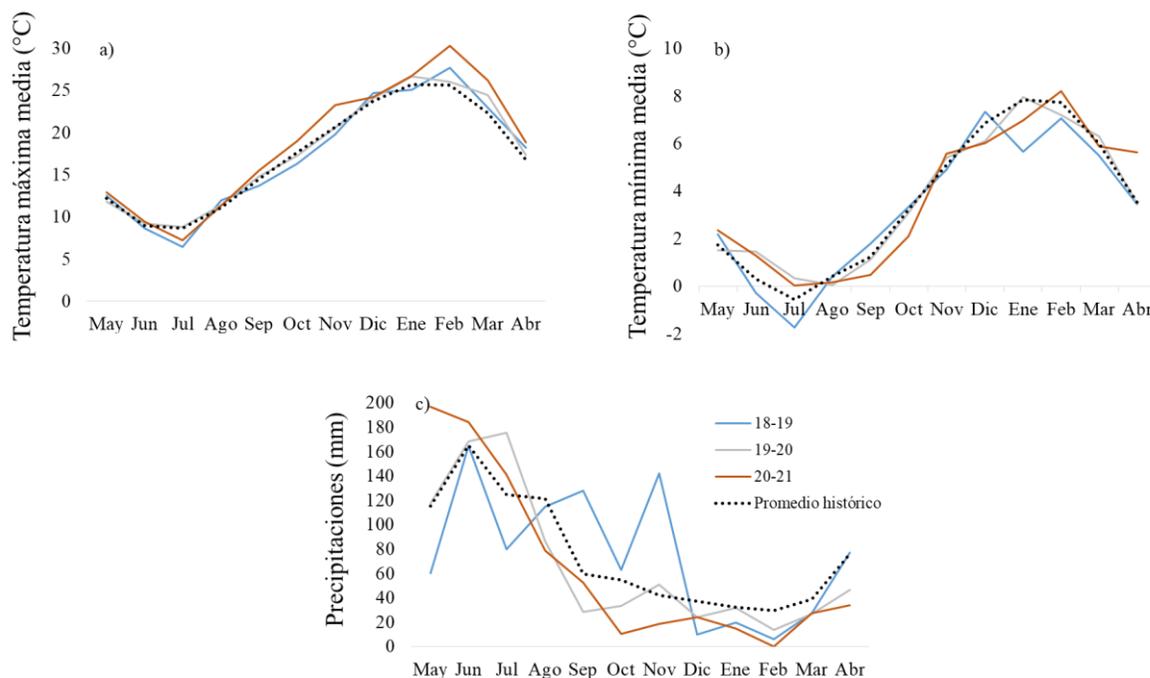


Figura 1.5. Datos climáticos representados entre mayo-mayo (mes de mediciones para los cálculos anuales): a) Temperatura máxima media; b) Temperatura mínima media y c) Precipitaciones mensuales para los 3 años de medición (2018-2019; 2019-2020; 2020-2021) y el promedio histórico (1992-2022). Datos otorgados por el Servicio Meteorológico Nacional para la estación meteorológica de El Bolsón.

1.3. ESTRUCTURA DE LA TESIS

Esta tesis se compone de cinco capítulos, uno de introducción general (Capítulo I), tres capítulos de investigación que presentan datos originales (Capítulos II, III y IV) y un capítulo final de discusión general e integración de los resultados obtenidos (Capítulo V). Los tres capítulos de investigación mantienen una estructura común: introducción,

metodología, resultados obtenidos, discusión y conclusiones. En el Capítulo II, titulado “Densidad y desarrollo de renovales de *A. chilensis* y *N. dombeyi* bajo un gradiente de intensidad de uso silvopastoril”, se desarrolla el objetivo específico 1 y se presentan los resultados de un estudio observacional enfocado en las primeras etapas de la regeneración (plántulas y renovales) de las especies arbóreas dominantes del sistema. En el Capítulo III, titulado “Cambios demográficos y proyección poblacional de *A. chilensis* y *N. dombeyi* bajo diferentes intensidades de uso silvopastoril”, se desarrolla el objetivo específico 2 y se presentan los resultados de un estudio observacional que contempla el ciclo de vida completo de las especies dominantes del dosel, las modificaciones en las tasas vitales y la aplicación de modelos de proyección poblacional. En el Capítulo IV, titulado “Exclusión como estrategia de manejo: respuestas estructurales y funcionales de la comunidad del sotobosque”, se desarrolla el objetivo específico 3 y se presentan los resultados de la manipulación de la actividad silvopastoril a través de clausuras y sus efectos sobre la regeneración de *A. chilensis* y *N. dombeyi*, así como sobre la estructura y diversidad funcional de la comunidad.

CAPÍTULO II

Densidad y desarrollo de renovales de *A. chilensis* y *N. dombeyi* bajo un gradiente de intensidad de uso silvopastoril

2.1. INTRODUCCIÓN

La dinámica de regeneración natural de la vegetación es una parte fundamental del funcionamiento ecosistémico (Ghazoul *et al.* 2015, Neuschulz *et al.* 2016). Naturalmente es controlada por factores bióticos y abióticos, los cuales a su vez pueden ser alterados por el uso antrópico del bosque. Entre todas las etapas del ciclo de vida de las especies, las más tempranas suelen ser las más vulnerables (Clark y Clark 1999, Soler *et al.* 2013, 2018). Por lo tanto, uno de los indicadores comúnmente utilizados para evaluar un manejo silvopastoril adecuado es el éxito de establecimiento y desarrollo de plántulas y renovales (los que llamaremos regeneración inicial y avanzada respectivamente) que asegure la continuidad del componente forestal en el tiempo (Soler *et al.* 2013, Peri *et al.* 2016a).

El desarrollo de los renovales de especies arbóreas está regulado principalmente por dos factores abióticos: luz y humedad (Canham 1988, Holmgren *et al.* 1997, Heinemann *et al.* 2000, Martínez Pastur *et al.* 2007, Caselli *et al.* 2019). El establecimiento y desarrollo de renovales de algunas especies puede verse limitado por la sombra del dosel y su competencia por luz. Contrariamente, el sombreado puede tener un efecto facilitador sobre otras especies al reducir el estrés hídrico y la radiación directa (Holmgren *et al.* 1997, Kitzberger *et al.* 2000). A su vez, los renovales pueden presentar diferentes niveles de tolerancia a los factores físicos en sus diferentes etapas de desarrollo. Por ejemplo, la radiación directa puede convertirse en un factor de estrés para las plántulas de algunas especies, pero una vez establecidas, pueden tolerar mayores niveles de intensidad lumínica (Bertness y Callaway 1994, Kitzberger *et al.* 2000, Urretavizcaya y Defossé 2013). De esta manera, la luz puede actuar como un factor limitante para la regeneración o como un factor

de estrés dependiendo de las características del sitio (especialmente la humedad) y de las especies.

Al igual que los disturbios naturales de pequeña y mediana escala (desde claros generados por la caída de un árbol hasta claros de 0,25ha, Veblen 1989), el aprovechamiento forestal puede beneficiar la regeneración de especies arbóreas intolerantes a la sombra al permitir un mayor ingreso de luz y agua al sotobosque (Caldentey *et al.* 1999, Promis *et al.* 2010, Martínez Pastur *et al.* 2011). Estas condiciones promueven el establecimiento y desarrollo de especies con mayores requerimientos lumínicos y liberan recursos para el banco de renovales y juveniles de especies más tolerantes a la sombra (Oliver y Larson 1996). Sin embargo, bajo uso silvopastoril, la combinación con la actividad ganadera puede generar diferentes trayectorias en el establecimiento y desarrollo de las especies arbóreas nativas, según su capacidad de respuesta al pastoreo.

Los impactos del uso silvopastoril sobre las etapas tempranas de la regeneración pueden ser directos o indirectos (Vázquez 2002, Aschero *et al.* 2016). Los efectos directos suelen ser negativos, mayoritariamente relacionados al daño mecánico generado por el ganado, limitando su crecimiento y supervivencia a través del consumo, pisoteo, quiebre y deformación (Veblen *et al.* 1992b, Relva y Veblen 1998, Vandenberghe *et al.* 2007, Blackhall *et al.* 2008, Echevarría *et al.* 2014, López-Sánchez *et al.* 2014, Amoroso *et al.* 2018). Por su parte existen diversos efectos indirectos (positivos y negativos) sobre la supervivencia y crecimiento de los renovales mediante cambios en la disponibilidad de recursos generados por la apertura del dosel (i.e. luz y agua, Martínez Pastur *et al.* 2011) y mediante cambios en el ensamble de la comunidad vegetal y sus interacciones (Arias

Sepúlveda y Chillo 2017, Chillo *et al.* 2021b). Estos cambios en la relación planta-planta pueden afectar de manera positiva (facilitación) o negativa (competencia) a las plántulas de especies arbóreas (Gill 1992, Scholes y Archer 1997, Vázquez 2002, Quinteros *et al.* 2017). El balance entre los efectos directos e indirectos, sean estos positivos o negativos, dependerá fuertemente de la intensidad de uso y de la historia de vida de las especies arbóreas (ej. características que les confieren diferente capacidad de respuesta a la ganadería y a la apertura de dosel) (Aschero 2011, Mazzini *et al.* 2018, Ollerer *et al.* 2019).

En los bosques mixtos de *Austrocedrus chilensis* – *Nothofagus dombeyi* la dinámica de regeneración está regulada principalmente por la ocurrencia de claros, presentando ambas especies un establecimiento bajo o nulo con dosel cerrado (Gobbi y Schlichter 1998, Veblen 1989, Veblen *et al.* 1995, Amoroso y Larson 2010, Amoroso *et al.* 2012). A su vez, existen algunas diferencias entre las especies. *Nothofagus dombeyi* es una especie pionera, intolerante a la sombra, que requiere de claros grandes y humedad para su establecimiento (Veblen 1989, Veblen *et al.* 1996). En cambio, *Austrocedrus chilensis* es una especie más tolerante a la sombra y a la sequía, que requiere protección de la radiación directa para la germinación y supervivencia de las plántulas, pudiendo más tarde crecer en condiciones de mayor exposición (Gobbi y Schlichter 1998, Kitzberger *et al.* 2000, Rovere *et al.* 2005). Por lo tanto, la respuesta de la regeneración a los cambios biofísicos debidos al manejo del bosque podría diferir entre las especies, modificando la proporción futura de cada una en el dosel. Actualmente, se sabe poco del efecto del uso silvopastoril sobre la regeneración de las especies dominantes del dosel, en general en mediciones únicas (Amoroso *et al.* 2018),

por lo que observaciones de mediano-largo plazo, son necesarias para evaluar los efectos sobre las tasas vitales en etapas tempranas de desarrollo.

Por ello, el objetivo de este capítulo fue evaluar el efecto de distintas intensidades de uso silvopastoril (IUSP) sobre la densidad y el desarrollo de renovales de *A. chilensis* y *N. dombeyi*, y sobre las principales variables biofísicas que modulan el proceso de regeneración. Para alcanzar este objetivo se propusieron los siguientes objetivos específicos: 1) caracterizar variables de uso (indicadores de uso forestal y ganadero) e integrarlas en un índice de IUSP local, 2) analizar los cambios en el ambiente físico (i.e. luz, humedad) y en la estructura de la comunidad del sotobosque en diferentes niveles de IUSP y, 3) analizar el efecto de la IUSP sobre la densidad, crecimiento y supervivencia de los renovales (regeneración inicial y avanzada).

Las hipótesis y predicciones propuestas son:

H1: El aumento de la IUSP, a través de la mayor presión de herbivoría y apertura del dosel, disminuye la complejidad vertical del sotobosque, mientras que aumenta la cobertura horizontal, el ingreso de luz y la disponibilidad de agua.

P1.1: La dinámica estacional de la humedad del suelo presentará un patrón contrastante entre sitios con diferente IUSP. A inicios de la estación de crecimiento (primavera) los sitios con mayor IUSP tendrán mayor contenido de humedad que aquellos con menor IUSP, y sucederá lo contrario avanzada la estación de crecimiento (verano), presentando los sitios de mayor IUSP mayor variación estacional en el contenido de humedad.

P1.2: Sitios con mayor IUSP recibirán mayor ingreso de luz a nivel del sotobosque que sitios con menor IUSP y dosel más cerrado.

P1.3: Sitios con mayor IUSP tendrán mayor porcentaje de la vegetación presente en estratos bajos (herbáceas, gramíneas, helechos y especies leñosas ramoneadas), mientras que en sitios con menor IUSP la vegetación se distribuirá en múltiples estratos (leñosas creciendo con menos ramoneo y herbáceas).

H2: La densidad, supervivencia y crecimiento de los renovales de las especies dominantes del dosel (*A. chilensis* y *N. dombeyi*) difieren con la IUSP según la especie y su grado de desarrollo (regeneración inicial y avanzada).

P2.1: La supervivencia, crecimiento y densidad de la regeneración inicial de *N. dombeyi* aumentará en sitios con mayor IUSP dada la mayor disponibilidad de recursos favorables para su reclutamiento y desarrollo (luz y humedad al comenzar la temporada de crecimiento).

P2.2: La supervivencia, crecimiento y densidad de la regeneración inicial de *A. chilensis* disminuirá en sitios con mayor IUSP por su susceptibilidad a la radiación directa.

P2.3: La mayor presión de ramoneo en sitios con mayor IUSP disminuirá el crecimiento en altura de la regeneración avanzada de ambas especies y generará individuos deformados (menor relación altura:diámetro).

2.2. METODOLOGÍA

2.2.1. *Sitios de estudio*

La descripción general del área de estudio y los sitios seleccionados (tres campos de productores medianos con manejo estacional del ganado) se encuentran en el Capítulo I de esta tesis (sección 1.2).

2.2.2. *Diseño experimental y recolección de datos*

La heterogeneidad espacial de uso, generada en cada campo por la distancia a las pampas y caminos, permite trabajar con distintas intensidades (mayor detalle del diseño general se encuentra en el Capítulo I, sección 1.2.3). Dada la naturaleza de este estudio (observacional, no manipulativo), las intensidades de uso silvopastoril no representan repeticiones idénticas de un tratamiento aplicado (Hurlbert 1984, Perelman *et al.* 2019). Si bien las parcelas asignadas *a priori* a un nivel de uso (alta o baja) se parecen más entre ellas que a las del otro nivel, esta situación de heterogeneidad permite asignar a cada parcela un valor de intensidad de uso y trabajar en este capítulo en un gradiente (con la IUSP como variable cuantitativa continua). Para llevar a cabo los análisis se utilizaron los datos recolectados durante los dos primeros años (2018 - 2020) en las 24 parcelas abiertas al ganado.

Para la caracterización y cuantificación de la IUSP en cada parcela (objetivo específico 1) se midieron tres variables indicadoras del uso silvopastoril: dos relacionadas a la ganadería (bosteo y ramoneo) y una relacionada al uso forestal (apertura del dosel). La

intensidad de uso ganadero se estimó a través de la abundancia de heces y del daño por ramoneo sobre renovales (Relva y Veblen 1998). Para ello, finalizando la invernada (octubre 2018 y 2019) se contabilizó: por un lado, el número de heces vacunas (“bosteo”) presentes en cada parcela y sus alrededores (en 2 fajas de 25×4 m, Fig. 2.1.a), y por otro lado el porcentaje de renovales de *A. chilensis* y *N. dombeyi* dañados (ramoneo o quiebre) y la severidad del daño (en ápices y ramas). Finalmente, se confeccionó un índice de daño (ID) a escala de parcela, otorgando mayor peso al daño sobre ápices que sobre ramas laterales en el término de severidad debido a que la pérdida del ápice puede comprometer fuertemente el crecimiento en altura y generar individuos deformados (Relva y Veblen 1998, Echevarría *et al.* 2014, Kupferschmid *et al.* 2020) (ec. 1).

$$ID(0 - 2) = \left(\frac{n^{\circ} \text{individuos dañados}}{n^{\circ} \text{de individuos total}} \right) + \left(\left(\frac{n^{\circ} \text{ramas dañadas}}{n^{\circ} \text{ramas total}} * 0.4 \right) + \left(\frac{n^{\circ} \text{ápices dañados}}{n^{\circ} \text{de individuos total}} * 0.6 \right) \right) \quad \text{ec. 1}$$

Para estimar la intensidad de uso forestal a través de la apertura de dosel, a principios del verano (diciembre 2018 y 2019) se tomaron 3 fotografías hemisféricas por parcela (180° con lente “ojo de pez”, a 1.3 m de altura) con cámara (modelo Coolpix) y lente (Fisheye Converter FC-E8 0.21x) marca Nikon (Fig 2.1.b). Para caracterizar la estructura de copas (% de apertura del dosel) se utilizó el software libre Gap Light Analyzer (Frazer *et al.* 1999).

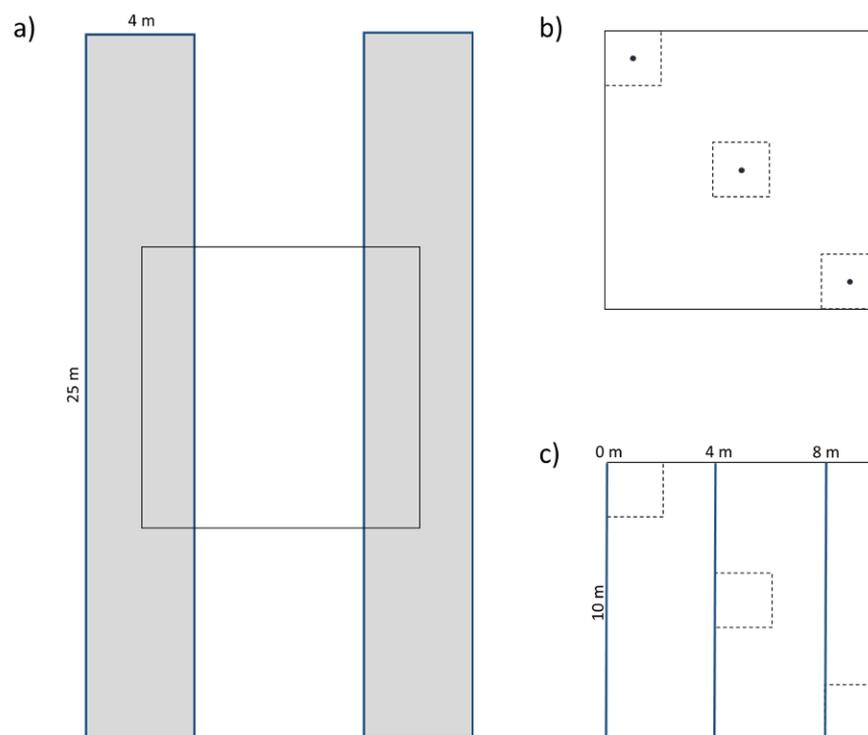


Figura 2.1. Esquemas de diseño de muestreo. a) Fajas para cuantificación de heces (25 m x 4 m) en cada parcela permanente; b) Puntos en los que se tomaron las tres fotos hemisféricas para caracterizar la apertura del dosel y el ingreso de luz al sotobosque y c) Ubicación de las transectas (10 m) para caracterizar la estructura de la vegetación del sotobosque.

Para analizar los cambios en las variables biofísicas (objetivo específico 2) se tomaron datos de humedad del suelo, ingreso de luz y complejidad vertical del sotobosque en cada parcela. Con un higrómetro digital para suelos de 10 cm de profundidad (lector ProCheck y sensor Decagon GS1) se realizaron tres mediciones durante la temporada de crecimiento 2019-2020: una en primavera (octubre) y dos durante el verano (diciembre y febrero). En cada fecha de medición se tomaron 10 datos del contenido de humedad volumétrica (VWC%) por parcela. A partir de las fotografías hemisféricas se estimó la radiación global incidente (suma de la radiación directa y difusa) a nivel del sotobosque

calculada para la temporada de crecimiento (octubre a mayo) (Promis y Cruz 2009, Mauro-Díaz *et al.* 2014). En verano (febrero 2019 y 2020) se caracterizó también la estructura vertical de la comunidad del sotobosque con el método de intersección puntual (Mueller-Dombois y Ellenberg 1974). Para ello, se dispusieron tres transectas de 10 m en cada parcela (Fig 2.1.c), con puntos de muestreo cada 10 cm. En cada punto de muestreo, usando una vara de 2m dividida en 8 intervalos de 25cm, se registraron las especies que tocaban en cada intervalo (“estrato”). A partir de estos datos se calculó la complejidad vertical con el índice de Shannon-Wiener (H') (ec. 2) y la cobertura horizontal por estrato (como el porcentaje de puntos de muestreo de una transecta que tuvieron toques de vegetación en el estrato i).

$$H' = -\sum_{i=1}^S p_i \log_2 p_i \quad \text{ec. 2}$$

Donde: S es el número de estratos y p_i es la proporción de toques en el estrato i respecto al número total de toques en toda la transecta.

La cuantificación de la densidad, supervivencia y crecimiento de renovales (objetivo específico 3) requirió de diversas mediciones. Durante el otoño (mayo) del 2018 se relevaron todos los renovales de *A. chilensis* y *N. dombeyi* dentro de cada subparcela. Cada renewal fue identificado con un precinto numerado, registrándose su altura y diámetro a la base (DAB) (Fig. 2.2 a y b). Los individuos se clasificaron en 2 categorías en función de su altura siguiendo la clasificación utilizada por Amoroso *et al.* (2018) y Soler *et al.* (2013): regeneración inicial (R1, altura < 10 cm) y regeneración avanzada (R2, altura 10-130 cm). Cada otoño posterior (mayo 2019 y 2020) se registró la supervivencia (Fig. 2.2.c) y se repitieron las mediciones de altura y DAB sobre los individuos vivos. Se identificaron

además los nuevos individuos (plántulas establecidas durante la temporada de crecimiento, Fig. 2.2.d), los cuales fueron incorporados al cálculo de densidad del siguiente año. Cada primavera (octubre 2018 y 2019) se repitió la observación de supervivencia con el fin de discriminar entre la mortalidad durante el invierno (estación con frecuentes heladas, nevadas y presencia de ganado) y durante el verano (estación con elevado déficit hídrico pero sin presencia de ganado). Durante los dos años estudiados, se monitorearon un total de 740 individuos, 470 de *A. chilensis* (325 R1 y 145 R2) y 270 de *N. dombeyi* (105 R1 y 165 R2).



Figura 2.2. Imágenes ilustrativas de: a) medición de la altura de renovales, b) medición del diámetro a la base de renovales, c) registro de la mortalidad de renovales y d) registro de nuevos individuos (reclutas). En a) y b) se muestran renovales de *A. chilensis*, mientras que en c) y d) de *N. dombeyi*.

2.2.3. Análisis de datos

Para asignar un valor de intensidad de uso silvopastoril a cada parcela se construyó un índice de IUSP a partir de un análisis de componentes principales (ACP) utilizando las tres variables indicadoras de uso: índice de daño, bosteo (abundancia de heces) y apertura del dosel. El ACP se realizó mediante la función `prcomp()` del software libre R (R Core

Team 2020), programa con el cual se realizaron todos los análisis de este capítulo. Para la construcción del índice de IUSP y la ponderación de cada variable se tomaron los autovectores del primer componente principal (CP1) (ec. 3). Con este índice se calculó un valor de IUSP para cada año y se utilizó el valor promedio de los dos años por parcela.

$$IIUSP = ID * \text{autovector1} + B * \text{autovector2} + AD * \text{autovector3} \quad \text{ec. 3}$$

Donde: ID es el índice de daño sobre los renovales, B es bosteo y AD es apertura del dosel, todas las variables normalizadas (0-1).

Para los objetivos específicos 2 y 3 se trabajó a escala de parcela con cada una de las variables estudiadas y con los valores promedio de los 2 años de mediciones. El efecto de la IUSP sobre las diferentes variables respuesta se evaluó aplicando modelos lineales generalizados mixtos (GLMMs). En todos los modelos se estableció el índice de IUSP como variable de efecto fijo y el predio como variable de efecto aleatorio. En los modelos planteados para el objetivo específico 3 (densidad, supervivencia y crecimiento de renovales), se incorporó además a la especie (SP) y la categoría de regeneración (CAT) como variables de efectos fijos. Se utilizaron las funciones `glmer()` y `lmer()` del paquete `lme4` (Bates *et al.* 2015), considerando distribución binomial negativa para densidad, binomial para supervivencia y normal para crecimiento en altura y DAB de los renovales. Modelos alternativos fueron planteados para cada variable respuesta, seleccionando el modelo con mejor ajuste mediante el Criterio de Información de Akaike (AIC). Para ello, se utilizó la función `AICtab()` del paquete `bbmle` (Bolker y R Development Core Team 2020). Una vez elegidos los modelos globales, se utilizó la función `Anova()` del paquete `car` (Fox y

Weisberg 2019), con el test estadístico Chi Square, para conocer la importancia de cada variable y sus interacciones en los modelos de densidad, supervivencia y crecimiento de renovales. Los modelos se validaron mediante un test de dispersión de residuales del paquete DHARMA (Hartig 2021) con la función `testDispersion()`, y el cálculo de R^2 (“pseudo R^2 ”) para GLMMs con la función `r.squaredGLMM()` del paquete MuMIn (Bartoń 2019). Por último, se realizaron análisis *post-hoc* mediante la función `emtrends()` del paquete `emmeans` (Lenth *et al.* 2020) para comparar las pendientes entre especies y categorías.

2.3. RESULTADOS

2.3.1. Impactos de la intensidad de uso silvopastoril sobre el contexto biofísico

El componente principal 1 (CP1) del ACP explicó el 60% de la variabilidad (Anexo Fig. A.1 y Cuadro A.1). Las tres variables que constituyen el índice de IUSP aumentaron en el mismo sentido y tuvieron pesos similares en el ordenamiento de las parcelas en el CP1 ($IIUSP = ID*0,61 + B*0,55 + AD*0,56$). La apertura del dosel presentó valores entre 5,2-17,4% ($9,38 \pm 2,99\%$). El índice de daño general sobre renovales alcanzó valores entre 0-1,12 ($0,28 \pm 0,29$), mientras que el número de heces varió entre 0-14 en $200m^2$ ($2,25 \pm 3,32$). De esta manera, las parcelas con mayores indicios de uso ganadero (daño y bosteo) fueron también aquellas con mayores indicios de aprovechamiento forestal (apertura del dosel). El índice de daño sobre los renovales de ambas especies fue más elevado a mayor intensidad de uso solo para la regeneración avanzada (R2), mientras que la regeneración inicial (R1)

quedó fuera del alcance del ramoneo (Cuadro 2.1). Dentro de la regeneración avanzada, el porcentaje de individuos dañados varió de manera similar para las dos especies a lo largo del gradiente de IUSP (comparación de pendientes $p=0,742$, Anexo Fig. A.2). Sin embargo, el incremento en la severidad del daño en función de la IUSP fue significativamente mayor para *N. dombeyi* (comparación de pendientes $p=0.049$, Anexo Fig. A.3).

Cuadro 2.1. Análisis *post-hoc*. Comparación de pendientes entre especies y categorías para densidad, supervivencia anual, crecimiento relativo (en altura y DAB) y daño sobre renovales en función de la intensidad de uso silvopastoril (IUSP). Especies: *A. chilensis* (Ac) y *N. dombeyi* (Nd). Categorías: regeneración inicial (R1) y avanzada (R2). En gris se resaltan las diferencias significativas (valor- $p < 0,05$).

Contraste	Densidad		Supervivencia anual		Crecimiento altura		Crecimiento DAB		Índice de daño	
	p. value	z.ratio	p. value	z.ratio	p. value	t.ratio	p. value	t.ratio	p. value	t.ratio
AcR1 - NdR1	0,023	2,832	0,998	-0,18	0,002	-3,75	0,136	-2,20	1,000	-0,04
AcR1 - AcR2	0,941	0,568	0,928	0,612	0,608	-1,23	0,998	-0,18	0,020	-3,00
NdR1 - NdR2	<0,001	-3,966	0,991	0,289	0,020	3,01	0,161	2,11	0,025	-3,72
AcR2 - NdR2	0,296	-1,754	1,000	0,041	0,893	0,71	0,999	0,05	0,796	-0,91

Las variables biofísicas mostraron cambios con la IUSP. La mayor apertura del dosel permitió mayor ingreso de luz al sotobosque ($t=5,611$; $p < 0,001$) (Fig. 2.3.a), pero la humedad del suelo no cambió significativamente entre niveles de IUSP en ninguna fecha de medición (Fig. 2.3.b). La humedad del suelo fue mayor a inicios de la temporada de crecimiento (octubre, media=67,3%) y disminuyó a medida que avanzó el verano en todo el

gradiente de IUSP estudiado (media=55,5% en diciembre y media=48,1% en febrero). De esta manera, la variación en el contenido de humedad del suelo entre octubre y febrero se mantuvo relativamente constante en todo el gradiente (19,1% en promedio). La complejidad vertical del sotobosque disminuyó con el aumento en IUSP ($t=-1,95$, $p=0,06$) (Fig. 2.3.c), aumentando la proporción de toques en los dos primeros estratos (hasta los 50 cm) y disminuyendo en el resto (entre los 50 cm y los 2 m de altura). Esta concentración de la vegetación en estratos bajos estuvo acompañada de una mayor cobertura horizontal del estrato inferior (0-25 cm, $t=3$, $p<0,001$) (Fig. 2.3.d).

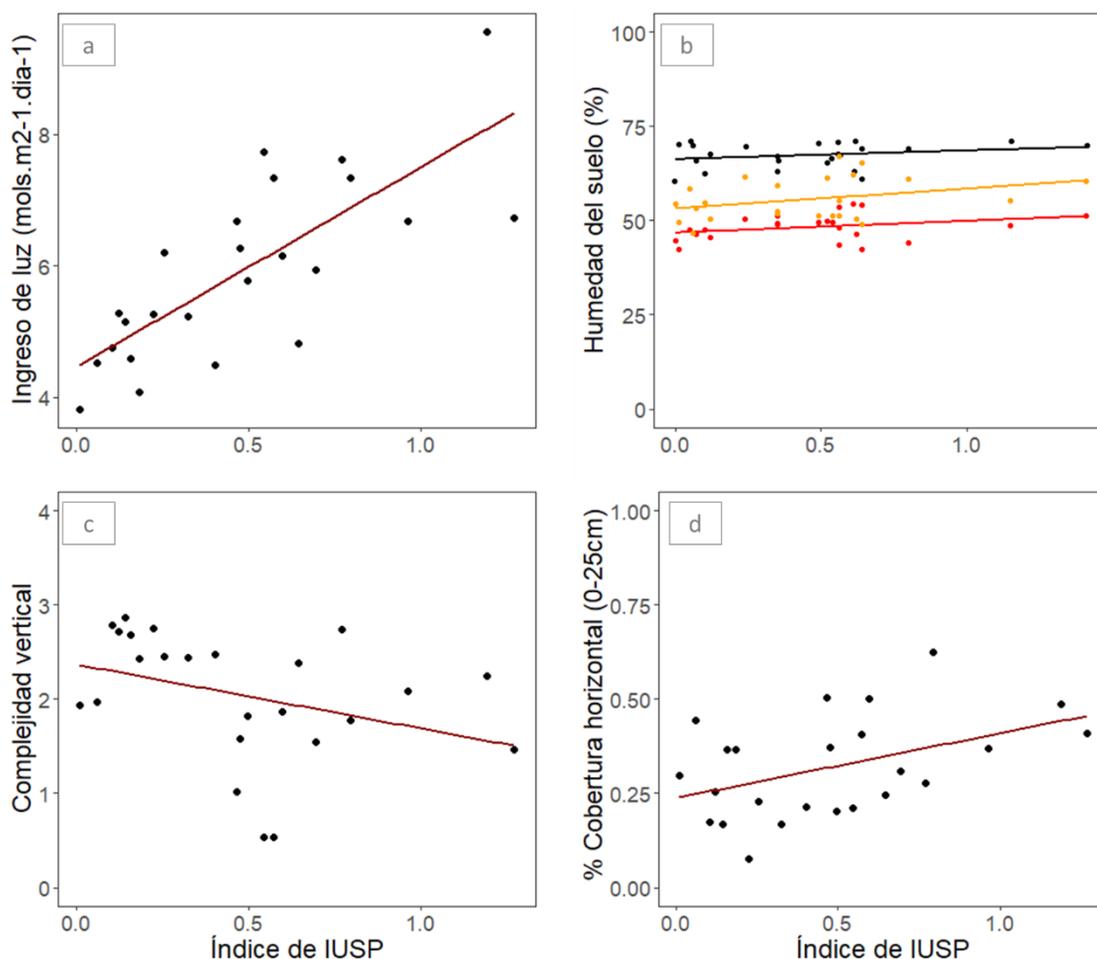


Figura 2.3. Impactos de la intensidad de uso silvopastoril sobre las variables biofísicas: a) Ingreso de luz (mols.m²-1.day⁻¹) al sotobosque; b) Humedad del suelo (% contenido de humedad volumétrica) durante la temporada de crecimiento (Negro=Octubre, Naranja=Diciembre, Rojo=Febrero); c) Complejidad vertical del sotobosque y d) Cobertura horizontal de la vegetación en el estrato inferior (estrato 1, 0-25 cm) del sotobosque.

2.3.2. Densidad, supervivencia y crecimiento de la regeneración inicial y avanzada

Solo la densidad de renovales de *N. dombeyi* mostró cambios significativos con el aumento de la IUSP; mientras que la densidad de la regeneración inicial (R1) disminuyó, la densidad de la regeneración avanzada (R2) mostró una tendencia media positiva (Fig. 2.4, Anexo Cuadro A.2). Esta tendencia media resultó significativa, aunque con una importante

variabilidad entre campos (ajuste general del modelo = 59%; ajuste del componente fijo del modelo = 26%), presentando uno de ellos una elevada densidad de renovales R2 a valores intermedios del índice de IUSP, lo que no permite sacar una conclusión clara de la tendencia general. Por su parte, la densidad de renovales de *A. chilensis* no mostró tendencias significativas. Así, tanto la IUSP como la especie y la categoría fueron variables explicativas significativas en el modelo de densidad de renovales (Cuadro 2.2). El número de renovales, en ambas categorías, fue similar entre especies en el extremo de menor IUSP del gradiente estudiado (ordenada al origen), siendo en ambos casos mayor para *A. chilensis*. Con el aumento de la IUSP esta diferencia a favor de *A. chilensis* se incrementó en la categoría R1, invirtiéndose en R2.

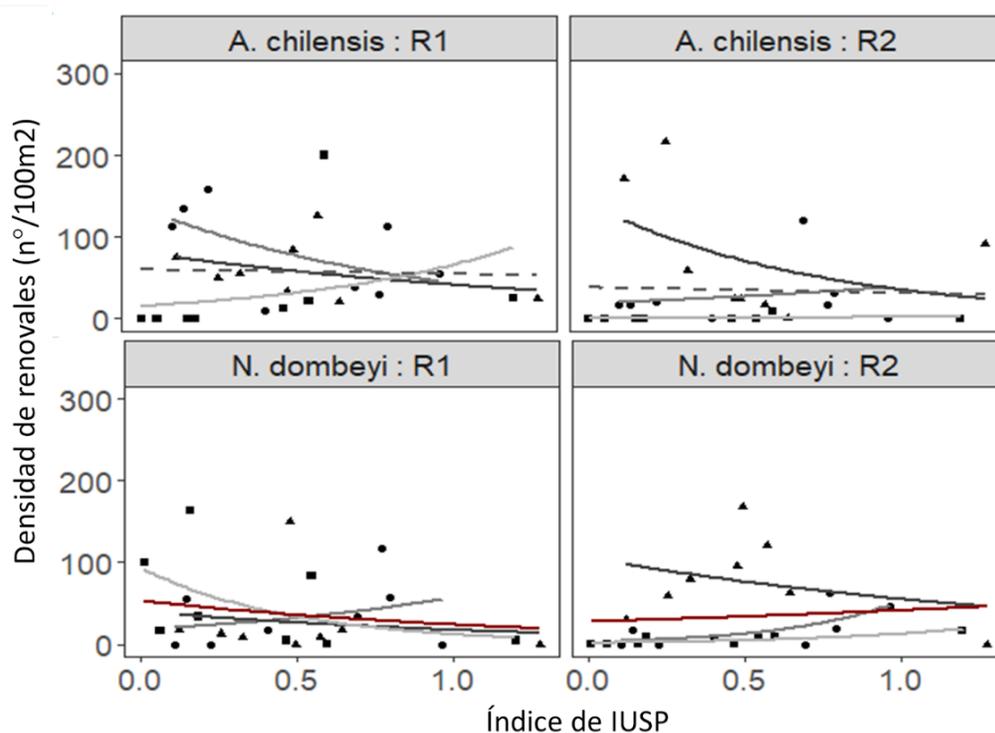


Figura 2.4. Densidad de renovales ($n^{\circ}/100\text{ m}^2$) de *A. chilensis* y *N. dombeyi* por categoría (R1<10 cm de altura; R2 10-130 cm de altura) en función del índice de intensidad de uso silvopastoril (IUSP). En escala de grises se marcan las tendencias de cada predio. En rojo se destacan las tendencias medias significativas ($p<0,05$).

Cuadro 2.2. Importancia de cada variable predictora (SP: especie, CAT: categoría, IUSP: intensidad de uso silvopastoril) y sus interacciones para los modelos globales de densidad, supervivencia anual y crecimiento relativo (en altura y DAB) de renovales de *A. chilensis* y *N. dombeyi*. La importancia fue calculada con la función Anova() del paquete car en R. En gris se resaltan las variables significativas ($p < 0.05$).

Variables explicativas	Densidad		Supervivencia anual		Crecimiento altura		Crecimiento DAB	
	p.value	Chisq	p.value	Chisq	p.value	Chisq	p.value	Chisq
IUSP	0,593	0,285	0,460	0,544	0,002	9,687	0,002	9,809
SP	0,316	1,002	0,715	0,132	0,003	8,566	0,055	3,668
CAT	< 0,001	19,159	0,004	8,229	< 0,001	26,953	< 0,001	13,491
IUSP: SP	0,511	0,430	0,874	0,025	0,016	5,805	0,088	2,894
IUSP: CAT	0,022	5,224	0,502	0,449	0,236	0,403	0,111	2,535
SP: CAT	0,505	0,444	0,658	0,195	0,036	4,374	0,249	1,327
IUSP: SP: CAT	0,001	10,683	0,926	0,008	0,002	9,445	0,154	2,028

La supervivencia anual de los renovales no varió significativamente con la IUSP para ninguna especie (Anexo, Cuadro A.3), siendo la categoría la única variable significativa en el modelo (Cuadro 2.2). La supervivencia anual de R2 de ambas especies fue superior al 75% en todo el rango de IUSP. Por su parte, la supervivencia anual de R1 presentó mayor dispersión, tomando valores en un rango más amplio e inferior al 75%. En ambas especies, los renovales R1 mostraron distinta susceptibilidad al verano y al invierno (Anexo, Fig, A.4) aunque la supervivencia dentro de cada estación no se vio afectada significativamente por la IUSP. En situaciones con menor IUSP los renovales R1 de *A. chilensis* sufrieron

mayor mortalidad en invierno que en verano, invirtiéndose dicha respuesta hacia el otro extremo del gradiente de IUSP. Por su parte, los renovales R1 de *N. dombeyi* sufrieron mayor mortalidad durante el verano en todo el gradiente de IUSP estudiado. El ajuste general del modelo fue del 12,2%.

Las tasas de crecimiento relativo anual en altura (Fig. 2.5) y DAB (Anexo, Fig. A.5) de los renovales de ambas especies mostraron patrones generales de aumento con la IUSP, pero solo *N. dombeyi* mostró cambios significativos (Anexo, Cuadro A.4). Los R1 de *N. dombeyi* tuvieron mayor tasa de crecimiento relativo en altura que los de *A. chilensis*, aumentando la diferencia a mayor IUSP. Es decir, que el efecto de la IUSP fue mayor sobre R1 *N. dombeyi* que sobre *A. chilensis* (Cuadro 2.1). Mientras que para los R2 las tasas de crecimiento fueron similares en todo el gradiente de IUSP. A su vez, la regeneración inicial de *N. dombeyi* tuvo mayores tasas de crecimiento relativo que la regeneración avanzada de la misma especie y una mayor variación con la IUSP (Cuadro 2.1). Si bien la tasa de crecimiento relativo en altura de *A. chilensis* no varió con la IUSP, la relación altura:diámetro de los renovales R2 disminuyó significativamente, indicando cambios en la arquitectura y posibles deformaciones (Fig. 2.6). Así, tanto la IUSP, como la especie y la categoría fueron variables significativas en los modelos de crecimiento en altura (Cuadro 2.2). Los ajustes generales de los modelos fueron del 47,2% y 38,5% para crecimiento en altura y DAB respectivamente.

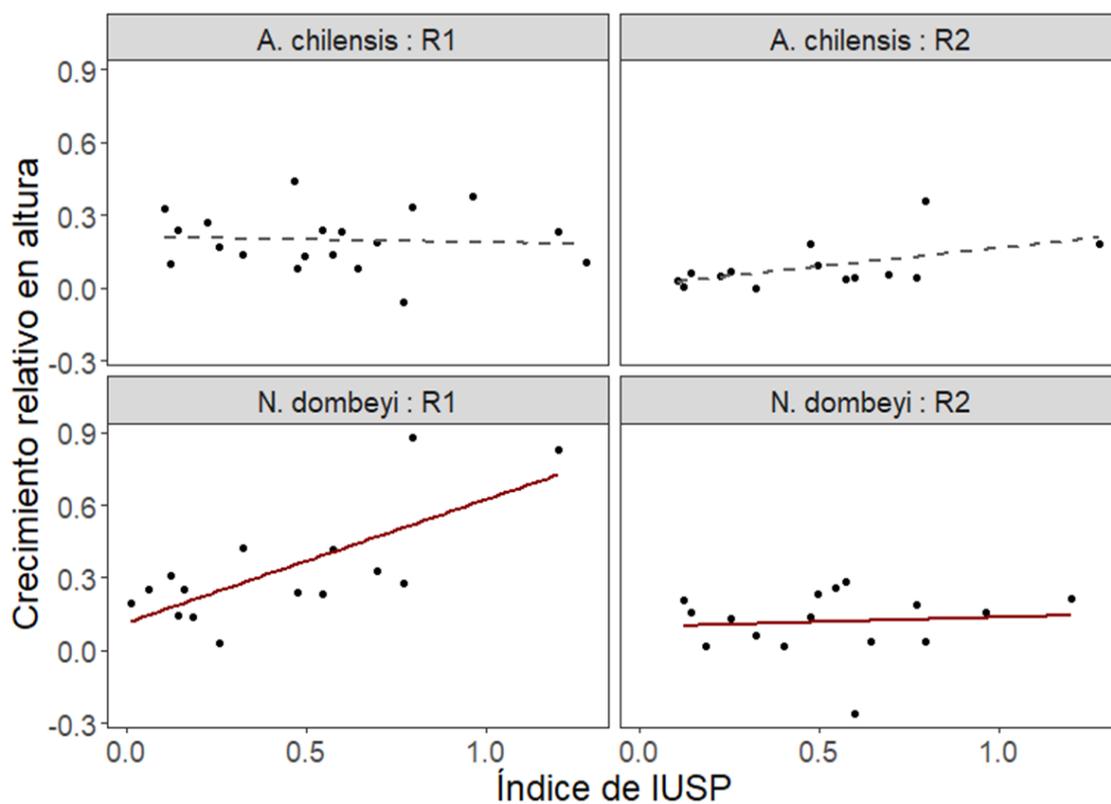


Figura 2.5. Crecimiento relativo en altura de *A. chilensis* y *N. dombeyi* por categoría (R1 < 10 cm de altura; R2 10-130 cm de altura) en función del índice de intensidad de uso silvopastoril (IUSP). En rojo se destacan las tendencias significativas ($p < 0,05$).

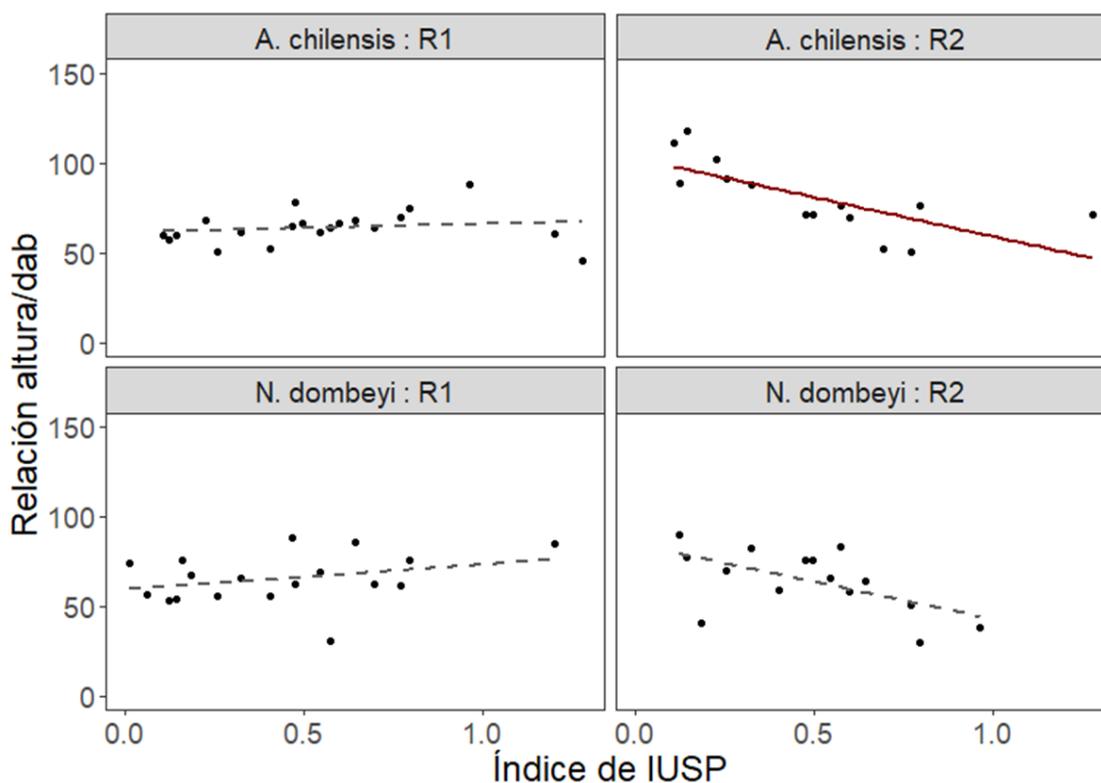


Figura 2.6. Relación altura:diámetro (DAB) de la regeneración de *A. chilensis* y *N. dombeyi* por categoría (R1 < 10 cm de altura; R2 10-130 cm de altura) en función del índice de intensidad de uso silvopastoril (IUSP). En rojo se destacan las tendencias significativas ($p < 0,05$).

2.4. DISCUSIÓN

El impacto del uso silvopastoril sobre la regeneración arbórea es el resultado del balance entre los efectos directos e indirectos (positivos y negativos) de la ganadería y la extracción forestal, mediados por cambios en los factores biofísicos controladores de la regeneración y las características de las especies dominantes del sistema (Vázquez 2002, Promis *et al.* 2010, Martínez Pastur *et al.* 2011, Aschero *et al.* 2016). En este capítulo se evaluó la influencia de esta práctica generalizada en bosques mixtos de *A. chilensis* - *N. dombeyi* de Patagonia norte sobre la densidad y el desarrollo (supervivencia y crecimiento)

de los renovales de las especies dominantes del dosel, describiendo a su vez los cambios en el contexto biofísico bajo un gradiente de intensidades de uso silvopastoril. Los principales resultados encontrados indican que la IUSP modifica algunas condiciones biofísicas del sotobosque, destacándose el aumento del ingreso de luz y de la cobertura horizontal. Respecto de la regeneración, la IUSP afectó de manera diferente la densidad y crecimiento de los renovales de acuerdo con la especie y la categoría, mientras que no modificó la supervivencia en ningún caso.

Vale recordar que el trabajo se centró en la heterogeneidad de intensidades de uso que se genera dentro de los bosques mixtos de cada campo, excluyendo aquellas áreas que han sido deliberadamente transformadas eliminando el componente arbóreo. De esta manera, el gradiente evaluado refleja las intervenciones actuales que realizan los productores medianos en los bosques mixtos fuera de las pampas.

2.4.1. *Cambios en las variables de contexto biofísico*

Dentro del gradiente estudiado, sitios con mayor IUSP registraron un mayor ingreso de luz y un sotobosque con una estructura vertical más simple, concentrándose la vegetación en estratos bajos. Este cambio en la distribución vertical estuvo acompañado de una mayor cobertura horizontal del estrato inferior, posiblemente debido a cambios en la abundancia y/o composición de la comunidad del sotobosque, con mayor presencia de especies herbáceas y de hábito postrado (Arias Sepúlveda y Chillo, 2017). Sin embargo, estas características no modificaron el contenido de humedad del suelo a lo largo del gradiente. De esta manera, se acepta parcialmente la H1 por incumplimiento de la P1.1. Es pertinente

resaltar que las mediciones de humedad del suelo son puntuales y de un solo año y que la descripción precisa de los cambios estacionales y entre niveles de IUSP requiere de sensores permanentes.

2.4.2. Impactos de la IUSP sobre la regeneración

La especie que presentó mayores cambios en su dinámica de regeneración fue *N. dombeyi*, mientras que *A. chilensis* solo presentó tendencias a la deformación por ramoneo. La mayor tasa de crecimiento relativo en altura observada en ambas categorías de regeneración (R1 y R2) de *N. dombeyi* en áreas más abiertas (mayor IUSP) podría estar explicada en gran parte por el carácter pionero de esta especie (Alberdi 1987, Veblen *et al.* 1996, Dezzotti 2008, Losada Palenzuela *et al.* 2018). Este aumento de la tasa de crecimiento con la IUSP es más notorio en la categoría R1 (plántulas) pero también ocurre en R2 (renovales) a pesar de presentar mayor daño por ramoneo. Sumado al mayor ingreso de luz al sotobosque, estos resultados podrían estar influenciados por un crecimiento compensatorio en respuesta al ramoneo leve o moderado (McNaughton 1983, Gill 1992). Pocos estudios han abordado estos efectos en las especies estudiadas en esta tesis; entre ellos, mediante simulación de herbivoría por cortes Puntieri *et al.* (2006) mostraron mayor crecimiento de brotes cercanos a los órganos que fueron cortados en invierno o principios de primavera, sugiriendo crecimiento compensatorio en *N. dombeyi*. Por su parte, Relva y Sancholuz (2000) encontraron crecimiento compensatorio y sobre-compensatorio (en volumen) en tratamientos de corte leves sobre renovales de *A. chilensis* en algunos de los años estudiados, aunque sin efectos significativos generales en el período completo de

seguimiento. Esto podría explicar por qué no se observa mayor crecimiento en altura pero sí una tendencia a la disminución de la relación altura:diámetro en *A. chilensis*.

Por otro lado, la densidad de R1 disminuyó con la IUSP, posiblemente debido a su intolerancia a la sombra y competencia por la luz con la vegetación del sotobosque; mientras que la densidad de R2 mostró una tendencia media positiva, aunque con una importante variabilidad entre predios. Esta variabilidad podría indicar la importancia de pequeñas diferencias en el manejo entre predios en la dinámica de la regeneración del dosel (ej. carga instantánea, duración de la veranada). A su vez, la disminución en la densidad de R1 sin cambios en su supervivencia indica que podrían existir efectos negativos en etapas previas al establecimiento de plántulas (ej. sobre la producción o viabilidad de semillas, germinación o supervivencia inmediata de plántulas). Esto podría estar vinculado a cambios en las condiciones ambientales del sotobosque, así como en las tasas de granivoría o de herbivoría por insectos como sugieren otros estudios en bosques andino-patagónicos (Caccia *et al.* 2006, Soler *et al.* 2013, Nacif *et al.* 2021).

Tras la apertura del dosel, la sombra generada por el aumento de la cobertura horizontal del sotobosque y el desarrollo de la regeneración de las especies de rápido crecimiento, puede proteger la regeneración inicial de *A. chilensis* y competir con la de *N. dombeyi* (Kitzberger *et al.* 2000, Amoroso *et al.* 2012). Las plántulas de *A. chilensis* tienen una alta sensibilidad a la radiación directa cuyo efecto desecante es una de las principales causas de mortalidad (Rovere *et al.* 2005, Pastorino *et al.* 2015). Sin embargo, se encontró que en áreas de dosel más abierto (mayor IUSP) la densidad de plántulas de *A. chilensis* no disminuyó, mientras que la de *N. dombeyi* sí lo hizo. Esto puede deberse a que el aumento

de la radiación no fue suficiente para dañar a *A. chilensis* y beneficiar a *N. dombeyi*; o a que hay interacciones con la vegetación del sotobosque que no fueron consideradas (competencia y/o facilitación). En este sentido, Chillo *et al.* (2022) encontraron que en áreas con mayor IUSP las plántulas de *A. chilensis* colocadas fuera de la influencia de una planta nodriza tuvieron mayor mortalidad por desecación. Además, Caselli *et al.* (2021) hallaron que incluso bajo pequeñas aperturas de dosel, la supervivencia de las plántulas de *A. chilensis* es mayor con "vecinos" que sin ellos, mientras que la de *N. dombeyi* es menor. De manera similar, Chillo *et al.* (2021b) encontraron que en las áreas de alta IUSP hay una mayor frecuencia de co-ocurrencias negativas (competencia potencial) entre *N. dombeyi* y las hierbas que en las áreas de baja IUSP. Así, estos resultados muestran que no solo es importante la radiación que ingresa al sotobosque para el establecimiento de plántulas, sino también el desarrollo de la vegetación y sus interacciones.

De esta manera, no se cumplieron las predicciones realizadas. Por un lado, el daño por herbivoría no redujo la tasa de crecimiento en altura de los renovales de ninguna de las especies (P2.3)-, y por otro lado, la supervivencia y densidad de R1 no se vieron favorecidas por la IUSP en el caso de *N. dombeyi* (P2.1) ni perjudicadas en el caso de *A. chilensis* (P2.2). Por lo tanto, no se acepta la H2, ya que la IUSP efectivamente tuvo efectos diferenciales sobre las especies y sus categorías, pero algunos signos de los efectos fueron opuestos a los predichos y otros no fueron significativos.

En este tipo de bosque mixto templado compuesto por especies con diferentes niveles de tolerancia a la sombra, las especies de crecimiento rápido podrían verse favorecidas por ligeras aperturas del dosel, incluso en presencia de ganado. Los resultados sugieren que el

efecto positivo del aumento de la radiación a nivel del sotobosque (un recurso limitante en los bosques cerrados) es mayor que el efecto negativo del ramoneo sobre la regeneración avanzada. Este balance positivo se observó en ambas especies, pero sólo fue significativo para *N. dombeyi*. Esta especie es altamente sensible a pequeñas aperturas del dosel, aumentando su tasa de crecimiento en altura, la cual es a su vez mayor que la respuesta de *A. chilensis* (Dezzotti 1996, Losada Palenzuela *et al.* 2018, Caselli *et al.* 2019). Por otro lado, si bien *A. chilensis* sufrió menor severidad de ramoneo, es más vulnerable en términos de crecimiento en altura debido a la pérdida de dominancia apical (Hourdequin 1999), promoviendo el crecimiento de ramas laterales y generando individuos deformados (Relva y Veblen 1998). Así, si bien la tasa de crecimiento no es menor en sitios con mayor IUSP como se hipotetizaba, esta podría verse reducida respecto de sitios abiertos sin presencia de ganado (Capítulo IV de esta tesis).

2.4.3. Relevancia para el manejo silvopastoril

Los bosques mixtos de *A. chilensis* - *N. dombeyi* representan uno de los diferentes tipos de vegetación que suelen encontrarse en un campo de productores medianos a lo largo del gradiente altitudinal en el norte de la Patagonia, Argentina. De esta manera, este trabajo contribuye a una mejor comprensión de los efectos del uso silvopastoril en bosques mixtos de invernada, ampliando el conocimiento hasta ahora centrado principalmente en bosques de veranada (i.e. bosques puros de *Nothofagus pumilio* y *Nothofagus antarctica*). Considerando los movimientos estacionales del ganado entre los diferentes tipos de bosque, esta información es fundamental para una gestión integral tanto a escala de predio como de paisaje. Los bosques mixtos de invernada quedan libres de la presión de herbivoría durante

2-3 meses en la temporada de crecimiento por el movimiento del ganado hacia las zonas de bosque de veranada, lo que podría representar un factor de gran relevancia para los resultados observados en este estudio.

Bajo el uso actual, y a la luz de los resultados de este capítulo, sería recomendable centrar los esfuerzos de monitoreo y gestión en la regeneración avanzada de *A. chilensis* dado que las deformaciones observadas podrían comprometer el crecimiento futuro y la probabilidad de transición a juveniles; retrasando el momento de maduración y producción de semillas, y por lo tanto, afectando a los futuros ciclos de regeneración. De esta manera, las protecciones individuales sobre renovales de *A. chilensis* en áreas de mayor intensidad de uso silvopastoril (IUSP) podrían ser útiles para asegurar el crecimiento en altura hasta superar la altura de ramoneo.

2.5. CONCLUSIONES

Este capítulo aporta los primeros avances en el conocimiento de la regeneración natural en bosques mixtos del noroeste de la Patagonia Argentina bajo uso silvopastoril y con seguimiento sistemático. Según los resultados obtenidos, el uso silvopastoril tradicional actual en campos de productores medianos con manejo estacional del ganado parece compatible con la regeneración de las especies arbóreas dominantes de los bosques mixtos. Aspectos importantes a tener en cuenta son la baja carga ganadera (de 0,05 a 0,1 ind./ha en relación a los 0,83 ind./ha promedio de los productores ganaderos de la Comarca Andina, Cardozo 2014) y el período libre de ramoneo durante los meses de verano, cuando el ganado es conducido a los bosques de veranada. Se encontró que los efectos del gradiente de intensidad de uso silvopastoril (IUSP) sobre la densidad, el crecimiento y la

supervivencia de la regeneración natural pueden ser positivos, negativos o neutros dependiendo de la especie y la categoría de tamaño de estas (ej., mayor densidad de plántulas pero menor de renovales de *N. dombeyi*). Así, el efecto en una etapa puede ser contrarrestado por el efecto contrario en otras etapas del ciclo de vida (Ehrlén 2002, Pulido y Díaz 2005). Por lo tanto, determinar si los cambios observados en este estudio sobre la densidad y el crecimiento de los renovales comprometen el proceso completo de regeneración de estas especies a mediano-largo plazo, requiere un análisis demográfico plurianual que considere las transiciones desde plántulas hasta adultos.

CAPÍTULO III

Cambios demográficos y proyección poblacional de *A. chilensis* y *N. dombeyi* bajo diferentes intensidades de uso silvopastoril

3.1. INTRODUCCIÓN

El estudio de la dinámica de los bosques se centra en los procesos demográficos de las especies que los integran, los cuales determinan características forestales como la estructura de edades, de tamaños y su composición (Veblen *et al.* 2004). Para abordar los procesos demográficos suele considerarse el ciclo de vida completo de las especies, los diferentes estadios (ej., clases de edades, tamaños o estado ontogénico) y las transiciones entre ellos. En especies arbóreas este ciclo implica transiciones por una serie de etapas secuenciales desde la semilla hasta el árbol adulto reproductivo (Pulido y Díaz 2005, Jordano *et al.* 2008). Comprender la dinámica de los bosques, es decir, sus cambios en el tiempo y en respuesta a los disturbios (Oliver y Larson 1996), permite planificar estrategias de manejo que eviten cambios significativos en el funcionamiento ecosistémico. Este es actualmente, uno de los mayores desafíos para investigadores y profesionales del ámbito agropecuario, forestal y de la ecología (Aschero *et al.* 2016).

El uso silvopastoril, como toda actividad agropecuaria integrada al bosque nativo, tiene el potencial de alterar la dinámica poblacional de las especies que componen la comunidad vegetal, derivando en cambios en la estructura y el funcionamiento del ecosistema en su conjunto (Jordano *et al.* 2008, Didion *et al.* 2009). La dinámica de una población depende fuertemente de su estructura de tamaños y de las tasas vitales de cada estadio del ciclo de vida (fertilidad, supervivencia y crecimiento) (Harcombe 1987). El uso silvopastoril, mediante la simultaneidad de la actividad ganadera y forestal, puede generar una combinación de impactos directos (consumo, quiebre, extracción) e indirectos (a través de cambios en factores biofísicos). Esto puede resultar en efectos de diferente magnitud y

signo (positivos, negativos o neutros) sobre las tasas vitales de cada estadio, modificando las probabilidades de transición (Bernes *et al.* 2018, Mazzini *et al.* 2018, Ollerer *et al.* 2019). Esta complejidad de efectos destaca la importancia del estudio de la vegetación con un enfoque de ciclo de vida completo que permita evaluar e integrar los efectos observados en cada etapa (Wang y Smith 2002, Ehrlen 2003, Pulido *et al.* 2010, Aschero *et al.* 2016).

Los modelos matriciales (o modelos de proyección poblacional) son herramientas ampliamente utilizadas para evaluar el efecto de variaciones ambientales o de usos antrópicos sobre la dinámica poblacional de especies vegetales (Moloney 1986, Ehrlen 2002, Bruna y Oli 2005, Tomimatsu y Ohara 2010, Crone *et al.* 2011). Estos modelos permiten integrar información demográfica en la estimación de una tasa de crecimiento poblacional, proyectando el tamaño y la estructura poblacional en el futuro. Permiten también identificar las etapas o procesos demográficos clave como objeto de manejo, y a su vez, evaluar el éxito de las estrategias implementadas (Morris y Doak 2002). De esta manera, presentan un gran potencial para guiar decisiones de manejo y/o de conservación ya que combinan, en un marco cuantitativo, el estado actual de las poblaciones y permiten la proyección futura bajo diferentes escenarios (van Groenendael *et al.* 1988, Menges 2000, Crone *et al.* 2011).

Una de las principales ventajas del uso de modelos matriciales en el estudio de especies longevas es que permiten integrar las tasas vitales analizadas en un plazo relativamente corto en estimaciones de crecimiento poblacional a largo plazo (Aschero *et al.* 2016). Esto representa un beneficio cuando es muy difícil cuantificar directamente los cambios en el tamaño de la población. Por su parte, las principales desventajas están

asociadas al elevado costo en tiempo, logística y dinero que representa la identificación y seguimiento anual de individuos de todos los tamaños (Couralet *et al.* 2005), así como algunas dificultades en las estimaciones de las probabilidades de transición entre las etapas más avanzadas del ciclo de vida (Jordano 2008).

En bosques templados de Sudamérica, se han realizado numerosos estudios sobre la dinámica forestal de especies arbóreas nativas, tanto en condiciones naturales como bajo diversos usos antrópicos. Por su vulnerabilidad, gran parte de ellos se han centrado en las etapas iniciales del ciclo de vida (regeneración) (Veblen *et al.* 1989, Veblen *et al.* 1992b, Gobbi y Schlichter 1998, Relva y Veblen 1998, Raffaele *et al.* 2007, Blackhall *et al.* 2008, Suarez y Kitzberger 2008, Amoroso *et al.* 2012, Zamorano-Elgueta *et al.* 2012, Dezzotti 2016), y solo unos pocos han utilizado un enfoque integral abarcando conjuntamente una serie de etapas (Soler *et al.* 2013, Molowny-Horas *et al.* 2017, Aschero *et al.* 2022, Toro-Manríquez *et al.* 2022). Desde una perspectiva demográfica, el enfoque en el ciclo de vida permite analizar la contribución relativa de los cambios en cierta etapa a la tasa de crecimiento poblacional e identificar las transiciones críticas sobre las cuales focalizar los esfuerzos de manejo (Jordano y Herrera 1995, Pulido y Diaz 2005).

El objetivo principal de este capítulo fue evaluar la dinámica poblacional de las especies arbóreas dominantes del bosque mixto *A. chilensis* - *N. dombeyi* de Patagonia norte bajo diferentes intensidades de uso silvopastoril (IUSP), identificando los cambios más importantes en el ciclo de vida y su influencia relativa sobre la tasa de crecimiento poblacional de cada especie. Para ello, se propusieron los siguientes objetivos específicos:

- 1) Analizar el efecto de la IUSP (2 niveles: Alta y Baja) sobre las tasas vitales de los

diferentes estadios del ciclo de vida (regeneración inicial, regeneración avanzada, juveniles y adultos) de *A. chilensis* y *N. dombeyi*, 2) Evaluar el efecto del nivel de IUSP y las fluctuaciones climáticas sobre la tasa de crecimiento poblacional de *A. chilensis* y *N. dombeyi* utilizando modelos matriciales, y 3) Identificar los estadios y transiciones del ciclo de vida con mayor influencia sobre la tasa de crecimiento poblacional de *A. chilensis* y *N. dombeyi*.

La hipótesis y predicciones propuestas son:

H1: Los cambios en las condiciones biofísicas del rodal (mayor ingreso de luz y humedad en primavera), así como la mayor incidencia directa del ganado y la extracción forestal en sitios de alta IUSP afectan negativamente la tasa de crecimiento poblacional de ambas especies a través de la modificación de sus tasas vitales (fertilidad, supervivencia y crecimiento).

P1: La tasa de reclutamiento (nuevos individuos R1 por adulto), y por lo tanto la fertilidad, serán mayores en niveles de alta respecto a baja IUSP.

P2: En sitios de alta IUSP con mayor ramoneo la regeneración avanzada (R2) tendrá menor tasa de crecimiento en altura y menor probabilidad de transición al estadio juvenil.

P3: La tasa de supervivencia de la regeneración inicial y de adultos de *A. chilensis* será menor en alta IUSP.

P4: La tasa de supervivencia de la regeneración (R1 y R2) de *N. dombeyi* será mayor en alta IUSP

3.2. METODOLOGÍA

3.2.1. Sitios de estudio

La descripción general del área de estudio y los sitios seleccionados (tres campos de productores medianos con manejo estacional del ganado) se encuentran en el Capítulo I de esta tesis (sección 1.2).

3.2.2. Diseño experimental y recolección de datos

Dentro de la heterogeneidad espacial de uso silvopastoril presente en el bosque mixto de cada campo, se seleccionaron las áreas con la mayor y menor IUSP encontrada (niveles de “alta” y “baja” IUSP, respectivamente). En cada una de estas áreas se colocaron cuatro parcelas de 10 m x 10 m, dentro de las cuales se delimitaron tres subparcelas de 2 m x 2 m (mayor detalle del diseño general se encuentra en el Capítulo I, sección 1.2.3).

En cada parcela se relevaron todos los árboles (altura ≥ 130 cm) y en cada subparcela todos los renovales (altura < 130 cm) de *A. chilensis* y *N. dombeyi*. Cada individuo fue identificado con un precinto numerado en el primer otoño y monitoreado durante 3 años completos (mayo 2018- mayo 2021). A cada uno se le midió altura y diámetro; el diámetro de los renovales fue medido a la base (DAB) y el de los árboles a la altura del pecho (DAP). Cada otoño posterior se registró la supervivencia y se repitieron las mediciones de altura y diámetro sobre los individuos vivos. Además, se identificaron los nuevos individuos establecidos en las subparcelas durante la última temporada de crecimiento (reclutas). Durante los 3 años se monitorearon un total de 1811 individuos (1301 de *A. chilensis* y 510 de *N. dombeyi*).

Cuatro trampas para semillas fueron colocadas dentro de cada parcela (48 trampas por IUSP, 96 trampas en total) colgadas entre árboles aproximadamente a 1,80 m del suelo (Fig. 3.1.a). Las trampas fueron construidas con baldes plásticos (diámetro de boca de 32 cm, superficie de 0,08 m²) con fondo perforado, forrados con tela tul fina para evitar la acumulación de agua y cerrados con malla “gallinero” para proteger la tela de la caída de ramas y para evitar granivoría (Fig. 3.1.b). La recolección se realizó entre abril y mayo de los años 2019 y 2020. La producción del año 2018 se estimó como el promedio de las recolecciones hechas en 2019 y 2020. Las semillas de *A. chilensis* y *N. dombeyi* se separaron manualmente (Fig. 3.1.c).

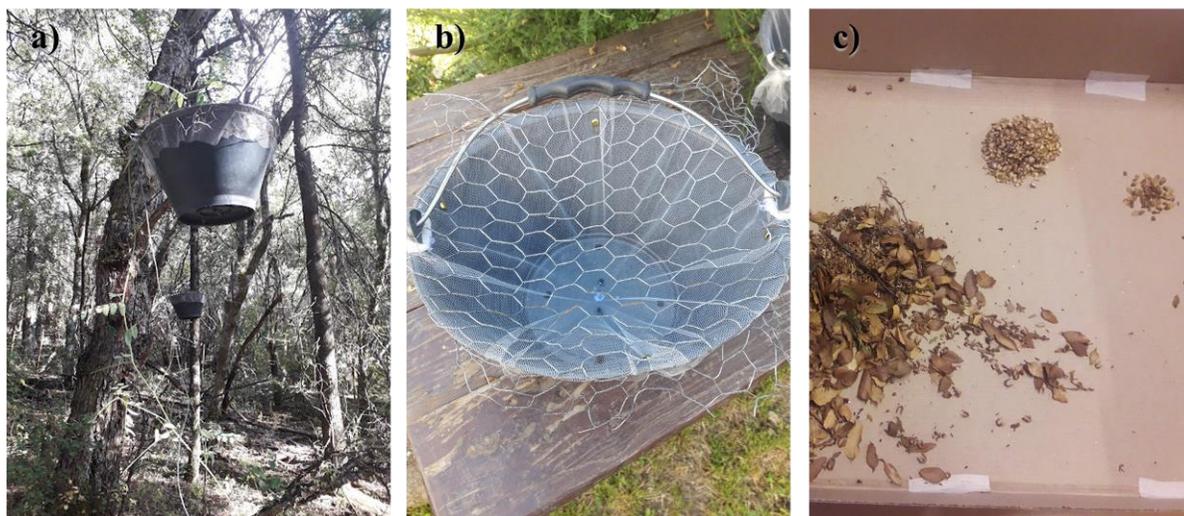


Figura 3.1. Trampas para recolección de semillas: a) A campo, colgadas entre árboles a 1,80 m de altura aprox.; b) Detalle de las trampas, construidas con baldes plásticos, fondo perforado, forrados con tul y cerrados con alambre gallinero y c) Separación manual de semillas de *A. chilensis* y *N. dombeyi* de la hojarasca.

3.2.3. Análisis de datos

Las matrices de proyección poblacional fueron introducidas a la ecología por Leslie (1945, 1948) con un modelo basado en clases de edades homogéneas (van Groenendael *et al.* 1988). Sin embargo, individuos de una misma edad pueden estar en estados demográficos diferentes (Caswell 1982). Por ejemplo, árboles de la misma edad pueden presentarse en etapas de desarrollo diferentes debido a intervalos de supresión o liberación del crecimiento por diversos factores que varían dentro de un rodal por la dinámica natural o como resultado del uso (ej., dosel cerrado vs. claros, individuos sanos vs. ramoneados). En consecuencia, el tamaño puede ser ecológicamente más significativo que la edad (Enright y Ogden 1979).

En este trabajo, los individuos de cada especie fueron agrupados en cuatro clases en función de su tamaño (Fig 3.2). Los renovales ($\text{altura} < 130$ cm) se dividieron en dos clases: regeneración inicial (R1, $\text{altura} < 10$ cm) y regeneración avanzada (R2, $\text{altura} 10\text{-}130$ cm). Por su parte, los árboles ($\text{altura} \geq 130$ cm) se dividieron en: juveniles (J, $\text{DAP} < 5$ cm) y adultos (A, $\text{DAP} > 5$ cm). Con estas clases se elaboraron las matrices de transición para los modelos demográficos.

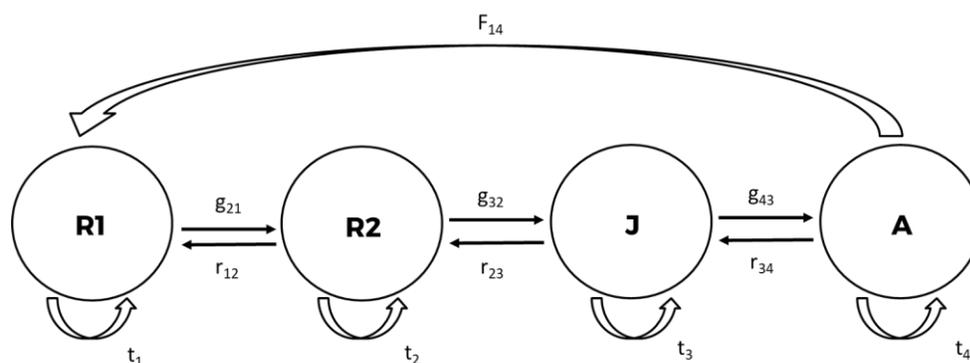


Figura 3.2. Esquema del ciclo de vida de especies arbóreas estructurado en 4 clases por tamaño (R1: regeneración inicial; R2: regeneración avanzada; J: juveniles; A: adultos) y sus transiciones (g.: crecimiento; r.: reversión; t: permanencia; F: reproducción).

3.2.3.1. Tasas vitales

Con el objetivo de comparar la demografía de *A. chilensis* y *N. dombeyi* entre niveles de IUSP (alta y baja), se agruparon los datos de todas las parcelas del mismo nivel aumentando el tamaño de la muestra para la estimación de las tasas vitales de cada especie (Aschero 2011). Así, para la construcción de los modelos matriciales se calcularon, para cada clase (R1, R2, J y A) y cada año (2018-2019, 2019-2020, 2020-2021), las tasas vitales de fertilidad, supervivencia y crecimiento (explicadas a continuación). Las comparaciones entre niveles de IUSP se realizaron aplicando pruebas t.

3.2.3.1.a. Tasa de fertilidad

Debido a que los muestreos de individuos fueron realizados luego del pulso de producción de semillas, se los define como “post-breeding census” (Morris y Doak 2002). El pulso de producción de semillas de las especies estudiadas ocurre entre fines del verano-comienzo del otoño, constituyendo un banco de semillas transitorio que pierde un importante porcentaje de viabilidad durante el primer invierno (Urretavizcaya y Defossé

2004, Dezzotti *et al.* 2016). Por ello, se consideró que los nuevos individuos registrados en cada muestreo (reclutas) corresponden a las semillas producidas en el verano del año anterior. La estimación de la producción de semillas a escala de parcela se realizó a través del peso de las semillas. Por cada nivel de IUSP de cada campo, se tomaron 10 trampas al azar y por cada una de ellas se registró el peso de 30 semillas de cada especie. Luego, se estimó el número total de semillas en cada trampa a partir del peso total de semillas recolectadas, extrapolando luego la producción de semillas a los 100 m² de la parcela. El dato de capacidad germinativa de las semillas fue tomado de la bibliografía (57.2% para *A. chilensis* y 1.5% para *N. dombeyi*, Urretavizcaya *et al.* 2016). A su vez, se asumió que sólo los adultos contribuyen a la clase R1 a través de las semillas, estimando la producción de semillas por adulto como la división del número de semillas total por el número de adultos presentes en la parcela. Por lo que la fertilidad (f) fue estimada como el número medio de descendencia que produce cada adulto durante el intervalo entre censos en base al esfuerzo reproductivo ($f = n^\circ \text{ de reclutas} / n^\circ \text{ semillas con capacidad germinativa. adulto}^{-1}$).

3.2.3.1.b. Tasa de supervivencia

La probabilidad de supervivencia de cada clase (s_i) fue estimada a partir de regresiones logísticas de la supervivencia en función del tamaño individual. Para cada año, se calculó el tamaño promedio de los individuos en cada clase y se sustituyó en la ecuación del modelo logístico para obtener la tasa de supervivencia estimada en cada clase (Morris y Doak 2002). Para ello, se construyó un modelo lineal generalizado mixto (GLMM) para cada especie, IUSP y año, con la supervivencia como variable respuesta, el tamaño como variable de efectos fijos (altura para renovales y DAP para árboles) y el campo como variable de efectos aleatorios. Todos los análisis de este capítulo se realizaron en el

software libre R (R Core Team 2020). En este caso, se utilizó la función `glmer()` del paquete `lme4` (Bates *et al.* 2015) con distribución binomial.

3.2.3.1.c. *Transiciones (o tasas de crecimiento)*

Los sobrevivientes de una clase pueden, o no, pasar a otra clase en el siguiente año (Morris y Doak 2002). Los individuos que realizan una transición pueden avanzar o retroceder. Por ejemplo, un renoval puede ser más pequeño por el efecto del pisoteo o por herbivoría. Para estimar la probabilidad de crecimiento en cada clase (g), se calculó la proporción de individuos sobrevivientes que avanzaron a una clase superior (Aschero *et al.* 2016). La reversión (r), se calculó como el porcentaje de individuos sobrevivientes que retrocedió a una clase menor. La probabilidad de permanecer en la misma clase (t) fue calculada como la proporción de los sobrevivientes que no cambiaron de clase.

En aquellos casos en los que ningún individuo de un estadio avanzó de categoría de un censo a otro, se asignó una probabilidad de transición a través de simulaciones en base a las tasas de crecimiento individual. Para ello, se aplicaron modelos de regresión lineal entre el tamaño de los individuos en el muestreo de un año y en el del siguiente año. Se ajustó un modelo para cada intervalo entre muestreos (año), nivel de IUSP y especie. Al igual que para la supervivencia, se aplicaron 2 modelos por especie según cómo fue registrado el tamaño: altura para los renovales (R1 y R2) y DAP para los árboles (J y A). En ambas especies y niveles de IUSP fue necesario simular transiciones entre las categorías R2 y J. En estos casos, se asignaron al azar tamaños entre 10 y 130 cm a 1000 individuos hipotéticos y utilizando el modelo de crecimiento de renovales se simuló qué proporción de esos individuos superaría los 130 cm al año siguiente.

3.2.3.2. *Matrices de proyección*

Las tasas vitales fueron utilizadas para calcular los elementos de las matrices de proyección “A” (Fig. 3.3). En estas matrices estructuradas por clases de tamaños, cada elemento representa diferentes combinaciones de las tasas vitales (van Groenendael *et al.* 1988, Morris y Doak 2002). Para cada especie y nivel de IUSP se calculó una matriz de proyección por año estudiado (2018-2019, 2019-2020, 2020-2021) y una matriz promedio, arrojando un total de 16 matrices. Las tasas vitales se combinaron para construir los elementos de las matrices: F (reproducción) y a_{ij} (probabilidades de transición entre clases). Por ejemplo, el elemento F_4 combina la tasa de supervivencia (s_4) y la tasa de fertilidad (f_{14}) de la clase 4 (adultos), mientras que los elementos a_{ij} combinan la probabilidad de supervivencia de la clase j (s_j) y la probabilidad de que un sobreviviente de esa clase haga una transición hacia la clase i (Morris y Doak 2002). Así, para calcular cada a_{ij} , se multiplicaron dos tasas vitales.

3.2.3.3. *Tasa de crecimiento poblacional (λ)*

El efecto poblacional del uso silvopastoril sobre cada especie se evaluó mediante la comparación de la tasa de crecimiento poblacional (λ) entre los niveles de IUSP. La matriz de proyección resume la contribución per-cápita de los individuos censados el año 1 en cada clase hacia todas las clases en el año siguiente. Así, conociendo el número de individuos en cada clase y utilizando la “ecuación de proyección” (eq. 1) se puede proyectar el número de individuos en cada clase, y el tamaño total de la población, un intervalo censal en el futuro (Caswell 1982, 2001, Morris y Doak 2002). Multiplicando reiteradamente la matriz de proyección por el vector poblacional más reciente (Fig. 3.3), se

puede calcular el vector poblacional en cualquier momento futuro (Morris y Doak 2002). La población crece (o decrece) a una tasa constante λ (Harcombe 1987, van Groenendael *et al.* 1988): cuando $\lambda = 1$ la población está estable, cuando $\lambda > 1$ la población está creciendo, y cuando $\lambda < 1$ la población está declinando (Enright y Ogden 1979). Así, λ representa el cambio proporcional del tamaño poblacional de un censo a otro.

$$n_{(t+1)} = A_{(t)} \cdot n_{(t)} \quad \text{eq (1)}$$

Donde: A es la matriz de proyección y $n_{(t)}$ es el vector poblacional con la densidad de individuos en cada clase.

$$n_{(t+1)} = \begin{matrix} \text{Matriz de proyección "A"} & \text{Vector poblacional} \\ \left[\begin{array}{cccc} a_{11} & a_{12} & 0 & F_4 \\ a_{21} & a_{22} & a_{23} & 0 \\ 0 & a_{32} & a_{33} & a_{34} \\ 0 & 0 & a_{43} & a_{44} \end{array} \right] & \left[\begin{array}{c} n_{1(t)} \\ n_{2(t)} \\ n_{3(t)} \\ n_{4(t)} \end{array} \right] \end{matrix}$$

Figura 3.3. Detalle de una ecuación de proyección. El tamaño poblacional futuro ($n_{(t+1)}$) será el producto de la matriz de proyección ("A") y el vector poblacional inicial ($n_{(t)}$). Donde: a_{ji} y F representan los elementos de la matriz de proyección (probabilidades de transición entre clases) y n_i es el número de individuos en cada categoría. Las categorías son: 1-R1, 2-R2, 3-J y 4-A. Adaptado de Harcombe (1987) y Morris y Doak (2002).

Dado que ningún ambiente es realmente constante, la matriz de proyección puede cambiar en cada intervalo censal debido a variaciones ambientales que impulsan cambios en las tasas vitales (Morris y Doak 2002). Por ello, en este trabajo se calcularon tanto tasas de crecimiento poblacional determinísticas (con los datos de cada año por separado y con la matriz promedio de los 3 años), como tasas de crecimiento estocásticas bajo el supuesto de

que las condiciones ambientales sucedidas durante los años de medición son independientes. Se exploraron 3 escenarios estocásticos, asignando: 1) misma probabilidad de ocurrencia a la matriz de cada año (“clásico”); 2) mayor probabilidad de ocurrencia a las matrices del primer y del tercer año (“extrema variabilidad climática”); y 3) mayor probabilidad de ocurrencia a la matriz del tercer año (“sequía recurrente”). Todas las simulaciones de los modelos estocásticos se realizaron a 100 años. En total, para cada especie en cada nivel de IUSP se calcularon 7 tasas de crecimiento poblacional: cuatro determinísticas y tres estocásticas. Las tasas de crecimiento determinísticas se obtuvieron utilizando la función `lambda()` y las estocásticas mediante la función `stoch.growth.rate()`, ambas del paquete `popbio` (Stubben y Milligan 2007) en el software libre R (R Core Team 2020).

3.2.3.4. Análisis de perturbación prospectivo (*sensibilidad y elasticidad*)

Una evaluación de la importancia relativa de cada elemento de la matriz sobre λ aumenta la comprensión de las diferencias demográficas entre especies o poblaciones de la misma especie en diferentes ambientes o tipo de uso (Harcombe 1987, Silvertown *et al.* 1996). Los análisis prospectivos abordan los efectos de posibles cambios futuros, es decir, analizan de todos los posibles cambios en las tasas vitales o elementos de la matriz, cuáles podrían producir los mayores efectos sobre λ (Horvitz *et al.* 1997). El análisis de sensibilidad mide la relación entre λ y los elementos de la matriz de proyección, analizando el cambio en λ que resultaría de pequeños cambios hipotéticos en a_{ij} mientras se mantienen fijos todos los otros elementos (Morris y Doak 2002). La elasticidad (sensibilidad proporcional) cuantifica los potenciales cambios relativos en λ resultado de cambios relativos en los elementos de la matriz de proyección (de Kroon *et al.* 2000). Esto permite

comparar el efecto que tendría sobre la tasa de crecimiento de una población la alteración de una transición del ciclo de vida (ej. el crecimiento de la clase i a la clase j) con el efecto de la modificación de otra (ej. la reproducción). En este trabajo se realizaron los análisis de sensibilidad y elasticidad utilizando la función `eigen.analysis ()` del paquete `popbio` (Stubben y Milligan 2007).

3.2.3.5. Análisis de perturbación retrospectivo (LTRE)

Los efectos de un disturbio son diversos (afectando la supervivencia, crecimiento y/o fertilidad) y específicos de la etapa (afectando algunas partes del ciclo de vida más que a otras) (Caswell 1996). La tasa de crecimiento poblacional (λ) sintetiza todos los efectos en una medida de respuesta poblacional. El objetivo de un análisis retrospectivo es cuantificar la contribución de cada uno de los elementos de las matrices a la variabilidad observada en λ entre diferentes tratamientos o situaciones. Las contribuciones de cada elemento dependen no solo del efecto que tuvo el tratamiento sobre el elemento sino también de la sensibilidad de λ a los cambios en dicho elemento (Caswell 1996, Horvitz *et al.* 1997). Así, el efecto más grande sobre un elemento de la matriz no será necesariamente el más importante. Un gran efecto en un elemento al cual λ es insensible puede contribuir menos a la variación en λ entre tratamientos que un efecto pequeño sobre elementos a los cuales λ es más sensible (Caswell 1996). Por ejemplo, en especies arbóreas longevas es frecuente encontrar mayor sensibilidad de λ a la supervivencia que al crecimiento (Silvertown *et al.* 1993). Así mismo, a lo largo del ciclo de vida la contribución de la tasa de supervivencia cambia, siendo más influyente sobre λ la tasa de supervivencia de las clases intermedias que la de las clases iniciales o las post-reproductivas (Batista *et al.* 1998). Mediante la aplicación de experimentos de respuesta de la tabla de vida (LTREs, por sus siglas en

inglés) se estimó la contribución específica del cambio en cada elemento de la matriz a las diferencias observadas en λ entre niveles de IUSP para cada especie (Caswell 1989, 1996, Aschero *et al.* 2016). Estos análisis se realizaron utilizando la función LTRE() del paquete popbio (Stubben y Milligan 2007) sobre las matrices promedio de cada especie.

3.3. RESULTADOS

3.3.1. Estructura forestal

La densidad total media (promedio de los 3 años de medición) varió entre 13650 y 14608 individuos por hectárea para *A. chilensis*, y entre 7142 y 7967 para *N. dombeyi* (en baja y alta IUSP, respectivamente). Los individuos se distribuyeron en las 4 clases siguiendo una forma de J-invertida, es decir, con mayor densidad de individuos en las categorías de menor tamaño disminuyendo hacia las categorías de mayor tamaño (Fig. 3.4). Esta forma de J-invertida se observa claramente en niveles de baja IUSP mientras que se ve ligeramente modificada en niveles de alta IUSP: para *A. chilensis* debido a una importante disminución en la densidad de juveniles (J), mientras que para *N. dombeyi* debido a un aumento en la densidad de la regeneración avanzada (R2). Se observa también, en ambas especies, una tendencia al aumento en la densidad de la regeneración inicial (R1) y una disminución en la densidad de árboles (J y A) en niveles de alta respecto a baja IUSP. Esta disminución de la densidad de adultos está acompañada por un aumento en el tamaño medio (DAP) de los individuos de esa clase (Anexo, Cuadro A.5).

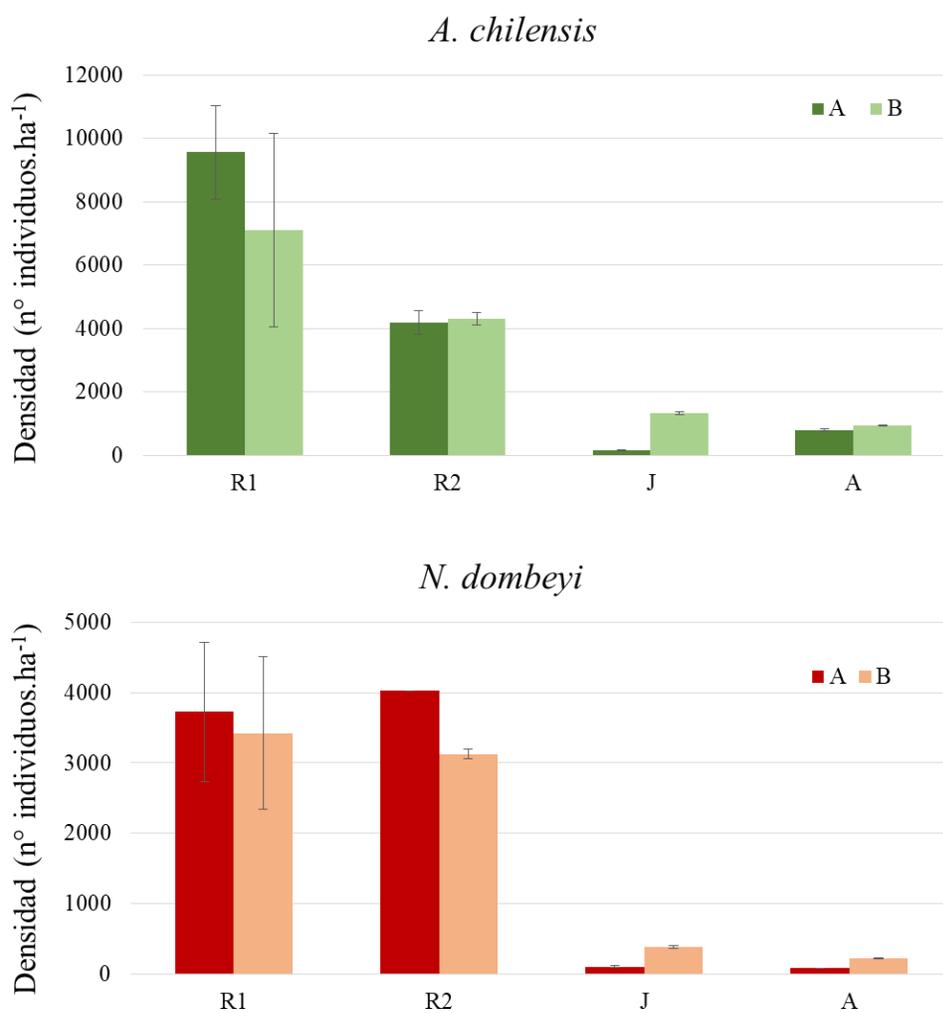


Figura 3.4. Densidad media de individuos por categoría (R1= regeneración inicial; R2= regeneración avanzada; J= juveniles; A= adultos) para *A. chilensis* y *N. dombeyi* en los diferentes niveles de intensidad de uso silvopastoril (IUSP, A=alta y B=baja).

3.3.2. Tasas vitales

A nivel general, para ambas especies, las probabilidades de supervivencia y permanencia en la misma clase mostraron los valores más elevados, cercanos a 1, presentando la supervivencia de la regeneración inicial (R1) los valores más bajos (Cuadro 3.1 y Cuadro 3.2). Por su parte, las transiciones entre clases presentaron los valores más bajos, cercanos a 0. Las tasas vitales de ambas especies tuvieron variaciones inter-anales, sin embargo, se pueden destacar algunas tendencias generales. Por un lado, *N. dombeyi* presentó principalmente aumentos en las tasas de supervivencia (s) y crecimiento (g) en niveles de alta IUSP respecto de baja IUSP y disminuciones en las tasas de permanencia (t) y fertilidad (f). Por otro lado, *A. chilensis* presentó principalmente disminuciones en las tasas de supervivencia, así como en las de permanencia y reversión (r), mientras que presentó aumentos en las tasas de crecimiento y fertilidad.

Cuadro 3.1. Tasas vitales de *A. chilensis* (*s*: supervivencia; *g*: crecimiento; *r*: reversión; *t*: permanencia; *f*: fertilidad) anuales y promedio en cada categoría (1: regeneración inicial “R1”; 2: regeneración avanzada “R2”; 3: juveniles “J”; 4: adultos “A”) bajo diferentes intensidades de uso silvopastoril (A: Alta; B: Baja).

Tasa vital	2018-2019		2019-2020		2020-2021		Media	
	A	B	A	B	A	B	A	B
s_1	0,547	0,664	0,833	0,899	0,480	0,498	0,620	0,687
s_2	0,984	0,969	0,909	0,969	1,000	0,990	0,964	0,976
s_3	0,940	0,968	0,840	0,999	1,000	0,988	0,927	0,985
s_4	0,980	1,000	0,980	1,000	1,000	1,000	0,987	1,000
t_{11}	0,951	0,960	0,910	0,980	0,888	0,971	0,916	0,970
g_{21}	0,049	0,040	0,090	0,020	0,112	0,029	0,084	0,030
r_{12}	0,040	0,050	0,000	0,017	0,000	0,000	0,013	0,022
t_{22}	0,956	0,944	0,936	0,966	0,942	0,998	0,945	0,969
g_{32}	0,004	0,006	0,024	0,017	0,018	0,002	0,015	0,008
r_{23}	0,000	0,000	0,000	0,010	0,000	0,000	0,000	0,003
t_{33}	0,990	0,990	0,980	0,970	0,993	0,993	0,988	0,984
g_{43}	0,010	0,010	0,020	0,020	0,007	0,007	0,012	0,012
r_{34}	0,010	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,003	0,000
t_{44}	0,990	1,000	1,000	1,000	1,000	1,000	0,997	1,000
f_{14}	0,030	0,005	0,077	0,075	0,124	0,070	0,077	0,050

Cuadro 3.2. Tasas vitales de *N. dombeyi* (*s*: supervivencia; *g*: crecimiento; *r*: reversión; *t*: permanencia; *f*: fertilidad) anuales y promedio en cada categoría (1: regeneración inicial “R1”; 2: regeneración avanzada “R2”; 3: juveniles “J”; 4: adultos “A”) bajo diferentes intensidades de uso silvopastoril (A: Alta; B: Baja).

Tasa vital	2018-2019		2019-2020		2020-2021		Media	
	A	B	A	B	A	B	A	B
s_1	0,543	0,516	0,808	0,504	0,461	0,362	0,604	0,461
s_2	0,988	1,000	1,000	1,000	0,979	0,908	0,989	0,969
s_3	1,000	1,000	1,000	1,000	1,000	0,982	1,000	0,994
s_4	1,000	1,000	1,000	1,000	1,000	1,000	1,000	1,000
t_{11}	0,861	0,944	0,972	0,971	0,957	0,971	0,930	0,962
g_{21}	0,139	0,056	0,028	0,029	0,043	0,029	0,070	0,038
r_{12}	0,000	0,000	0,017	0,000	0,000	0,000	0,006	0,000
t_{22}	0,946	0,995	0,966	0,993	0,969	0,969	0,960	0,986
g_{32}	0,054	0,005	0,017	0,007	0,031	0,031	0,034	0,014
r_{23}	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000
t_{33}	0,959	0,959	0,979	0,936	0,976	0,976	0,971	0,957
g_{43}	0,041	0,041	0,021	0,021	0,024	0,024	0,029	0,029
r_{34}	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000	0,000
t_{44}	1,000	1,000	1,000	1,000	1,000	1,000	1,000	1,000
f_{14}	0,001	0,007	0,001	0,003	0,000	0,001	0,001	0,004

De todas las diferencias descriptas entre los niveles de IUSP, sólo el crecimiento de R1 a R2 (g_{21}) de *A. chilensis* fue significativo ($t= 2,79$, $p=0,049$). Por su parte, si bien la fertilidad no presentó diferencias estadísticamente significativas, sí lo hizo la producción promedio de semillas con capacidad germinativa por adulto (negativamente para *A.*

chilensis y positivamente para *N. dombeyi*) (Anexo, Cuadro A.6). Sin embargo, estos cambios en la producción de semillas no se reflejaron en cambios significativos en el número de reclutas.

3.3.3. Matrices de proyección y tasa de crecimiento poblacional

A partir de las tasas vitales se calcularon los elementos de las matrices para cada año (Anexo, Cuadro A.7 a A.10) y de las matrices promedio de los tres años (Fig. 3.5). Las respuestas demográficas al aumento de la IUSP fueron diferentes entre especies y entre escenarios simulados (Cuadro 3.3). Por un lado, en todas las simulaciones las tasas de crecimiento poblacional (λ) de *N. dombeyi* fueron >1 . Por su parte, *A. chilensis* presentó leves disminuciones de λ en niveles de alta respecto a baja IUSP (en promedio 1,7%), lo que en la mayoría de los escenarios representó un $\lambda < 1$ en alta IUSP.

$$\begin{array}{cc}
 \mathbf{A}_{Ac-A} = \begin{bmatrix} 0,577 & 0,013 & 0 & 0,076 \\ 0,053 & 0,911 & 0 & 0 \\ 0 & 0,015 & 0,916 & 0,003 \\ 0 & 0 & 0,011 & 0,983 \end{bmatrix} & \mathbf{A}_{Nd-A} = \begin{bmatrix} 0,565 & 0,006 & 0 & 0,001 \\ 0,039 & 0,950 & 0 & 0 \\ 0 & 0,034 & 0,971 & 0 \\ 0 & 0 & 0,029 & 1 \end{bmatrix} \\
 \\
 \mathbf{A}_{Ac-B} = \begin{bmatrix} 0,668 & 0,022 & 0 & 0,05 \\ 0,020 & 0,946 & 0,003 & 0 \\ 0 & 0,008 & 0,970 & 0 \\ 0 & 0 & 0,012 & 1 \end{bmatrix} & \mathbf{A}_{Nd-B} = \begin{bmatrix} 0,443 & 0 & 0 & 0,004 \\ 0,018 & 0,956 & 0 & 0 \\ 0 & 0,013 & 0,951 & 0 \\ 0 & 0 & 0,028 & 1 \end{bmatrix}
 \end{array}$$

Figura 3.5. Matrices medias para *A. chilensis* (Ac) y *N. dombeyi* (Nd) bajo dos niveles de IUSP (A=Alta y B=Baja).

Mientras el mayor valor de la tasa de crecimiento poblacional de *A. chilensis* ocurrió bajo la proyección del tercer año (2020-2021, año más seco y caluroso), la de *N. dombeyi* ocurrió bajo la proyección del primer año (2018-2019, año más frío y húmedo), ambas en situaciones de alta IUSP (Cuadro 3.3). De esta manera, el escenario donde el año 2021 tuvo mayores probabilidades de ocurrencia (“sequía recurrente”) resultó el único modelo estocástico bajo el cual el intervalo de confianza (IC 95%) de λ de *A. chilensis* incluyó al valor 1 en niveles de alta IUSP (Anexo, Cuadro A.11) y bajo el que menor crecimiento poblacional de *N. dombeyi* se simuló en ambas IUSP. Así, la IUSP generó cambios en λ de ambas especies: mayoritariamente negativos para *A. chilensis*, con superposición parcial de los IC en todos los modelos; y levemente positivos para *N. dombeyi* con superposición total de los IC de los dos niveles de IUSP en todos los modelos estocásticos.

Cuadro 3.3. Tasas de crecimiento poblacional (λ) de *A. chilensis* y *N. dombeyi* bajo dos niveles de IUSP (A= Alta y B=Baja), para 7 escenarios: 4 determinísticos (1 por cada año y uno con matriz media) y 3 estocásticos (con diferentes probabilidades de ocurrencia de los valores de los elementos de la matriz de cada año). En negrita se resaltan los casos en que el λ del nivel de alta es menor al de baja IUSP (diferencia con valores negativos), así como los $\lambda < 1$.

Matriz	<i>A. chilensis</i>			<i>N. dombeyi</i>		
	λ_A	λ_B	Dif ($\lambda_A - \lambda_B$)	λ_A	λ_B	Dif ($\lambda_A - \lambda_B$)
2018-2019	0,972	1,0000	-0,028	1,0001	1,0003	-0,0002
2019-2020	0,980	1,0001	-0,020	1,0001	1,0000	0,0000
2020-2021	1,003	1,0001	0,003	1,0000	1,0000	0,0000
Media	0,984	1,0001	-0,016	1,0004	1,0000	0,0003
Clásico	0,984	1,0001	-0,016	1,0004	1,0000	0,0003
Extrema variabilidad (0,4;0,2;0,4)	0,985	1,0001	-0,015	1,0004	1,0000	0,0004
Sequía recurrente (0,2;0,2;0,6)	0,991	1,0001	-0,009	1,0003	1,0000	0,0003

3.3.4. Análisis de perturbación prospectivo (sensibilidad y elasticidad)

Los valores de sensibilidad fueron similares entre especies en cuanto al orden de influencia de cada elemento de la matriz sobre la tasa de crecimiento poblacional (λ) (Fig. 3.6). Los valores más altos correspondieron al elemento a_{44} , es decir, a la probabilidad de permanencia en la misma clase de los adultos (A), seguida por las transiciones entre adultos y juveniles, tanto el crecimiento (a_{43}) como la reversión (a_{34}). Por otro lado, las especies estudiadas presentaron distinta sensibilidad a otros elementos: mientras que *A. chilensis* fue más sensible al crecimiento de R2 a juveniles (a_{32}), *N. dombeyi* fue más sensible a la reproducción (F4).

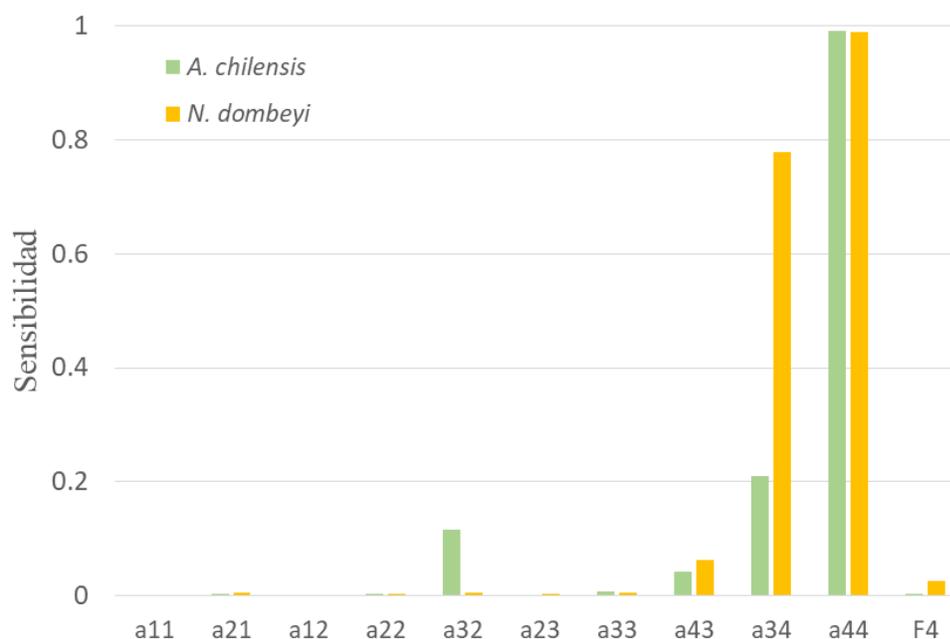


Figura 3.6. Sensibilidad media de la tasa de crecimiento poblacional (λ) de *A. chilensis* y *N. dombeyi* a cambios en los elementos de la matriz. Donde: 1- 4 son las categorías en función del tamaño (1=regeneración inicial (R1); 2= regeneración avanzada (R2); 3= juveniles (J); 4= adultos (A)), a_{ij} es la probabilidad de transición entre la categoría i y la j (siendo j la categoría inicial e i la categoría en el siguiente año).

Los valores más altos de elasticidad correspondieron también al elemento a_{44} , seguidos por una influencia mucho menor de los elementos a_{33} y a_{22} (Anexo, Cuadro A.12). Esto sugiere que la supervivencia es la tasa vital con mayor influencia proporcional sobre λ , especialmente de las categorías de mayor tamaño. Por su parte, los valores más bajos de elasticidad correspondieron a la reproducción (F_4), la permanencia de la regeneración inicial (R1) y el crecimiento de todas las categorías (probabilidad de transición hacia categorías más grandes).

3.3.5. Análisis de perturbación retrospectivo (LTRE)

Tomando como referencia las matrices promedio correspondientes a los niveles de baja IUSP, se registró que los cambios en los elementos de las matrices de proyección para *A. chilensis* fueron mayoritariamente negativos, es decir, disminuyeron en alta IUSP (Fig. 3.7.a), mientras que la mayoría de los cambios en los elementos para *N. dombeyi* fueron positivos (Fig. 3.7.b). De esta manera, la mayor IUSP afectó diferencialmente los procesos demográficos de las especies, con efectos de diferente magnitud y/o signo sobre las distintas etapas del ciclo de vida. Por ejemplo, los cambios en la probabilidad de permanencia de la regeneración inicial fueron similares en magnitud entre especies, pero opuestos en signo, mientras que la probabilidad de crecimiento de la regeneración inicial a la avanzada tuvo el mismo signo, pero diferente magnitud de cambio (Fig. 3.7.a y b).

Sin embargo, las contribuciones de cada uno de estos cambios fueron diferentes de acuerdo con la sensibilidad de λ a cada elemento. Así, los análisis LTRE indican que para *A. chilensis* la disminución en λ al aumentar la IUSP se debió principalmente a cambios negativos en la supervivencia de árboles adultos (Fig. 3.7.c), mientras que para *N. dombeyi* el aumento en λ en alta IUSP estuvo asociado principalmente al cambio positivo sobre el crecimiento de renovales y la supervivencia de juveniles (Fig. 3.7.d). El aumento de λ de *N. dombeyi* en alta IUSP se dio a pesar de que una pequeña disminución en la reproducción (F_4) representó una importante contribución negativa, la cual fue contrarrestada por la contribución de los cambios positivos en otros elementos.

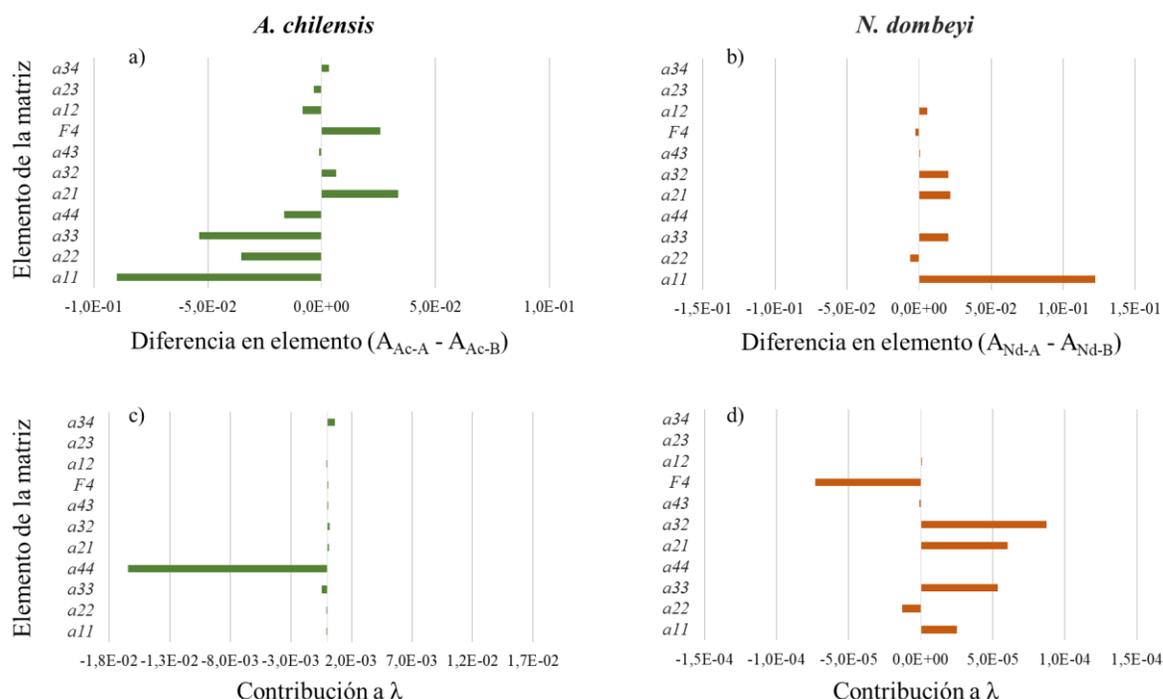


Figura 3.7. a-b) Diferencias en los elementos de las matrices medias de los tres años de medición de cada especie tomando como referencia la matriz de baja IUSP; c-d) Contribuciones de los cambios en cada elemento a la diferencia en la tasa de crecimiento poblacional (λ) entre intensidades de uso silvopastoril (IUSP) calculadas para *A. chilensis* y *N. dombeyi*. Donde: 1- 4 son las categorías en función del tamaño (1=regeneración inicial (R1); 2= regeneración avanzada (R2); 3= juveniles (J); 4= adultos (A)), a_{ij} es la probabilidad de transición entre la categoría i y la j (siendo j la categoría inicial e i la categoría en el siguiente año).

3.4. DISCUSIÓN

En este capítulo se evaluó la influencia de diferentes intensidades de uso silvopastoril (IUSP) en bosques mixtos de Patagonia norte sobre la dinámica poblacional de las especies dominantes del dosel (*A. chilensis* y *N. dombeyi*) con un enfoque de ciclo de vida completo. Se buscó identificar las etapas y transiciones más influyentes sobre las tasas de crecimiento poblacional de cada especie y proyectar la trayectoria poblacional en base a las condiciones actuales. Los principales resultados muestran que las respuestas demográficas al aumento de la IUSP fueron diferentes entre especies. Los cambios en los

procesos demográficos (i.e. supervivencia, crecimiento y fertilidad), aunque en su mayoría no significativos, difirieron en magnitud y/o signo entre especies según la etapa del ciclo de vida, resultando en tendencias de disminución de la tasa de crecimiento poblacional para *A. chilensis* y de aumentos para *N. dombeyi* en niveles de alta respecto a baja IUSP.

3.4.1. Procesos demográficos

Dada la elevada sensibilidad de *A. chilensis* a la supervivencia de las categorías de mayor tamaño, cambios leves en la mortalidad de adultos representaron la mayor influencia sobre la tasa de crecimiento poblacional. La mayor tasa de mortalidad de adultos en alta IUSP ocurrió por causas naturales, siendo la madera posteriormente aprovechada por los productores. Aunque durante la selección de los sitios de estudio se puso atención en evitar rodales con síntomas de decaimiento forestal, no se descarta la posibilidad de que hayan sido incorporados individuos adultos que ya se encontraban transitando este proceso conocido como “mal del ciprés” al momento de la instalación de las parcelas. Este complejo proceso resulta de la interacción de diferentes factores como las condiciones edáficas, la variabilidad climática y patógenos (Amoroso y Larson 2010, Amoroso *et al.* 2015, 2017). En este sentido, La Manna *et al.* (2013) y Vélez *et al.* (2020) registraron una relación positiva entre el uso forestal antrópico y la distribución del patógeno a través del movimiento del ganado, la actividad silvícola y el tránsito humano. Asimismo, el desarrollo y progresión del decaimiento genera mayor susceptibilidad a otros disturbios en sitios con dosel más abierto (ej. volteos por viento, Veblen *et al.* 2004).

Por su parte, *N. dombeyi* presentó cambios positivos en la mayoría de los procesos demográficos. Así, la mayor IUSP parece beneficiar a esta especie principalmente a través de aumentos en las probabilidades de transición de los renovales (R1-R2 y R2-J).

Contrariamente, cambios en la tasa de reproducción tuvieron una importante influencia negativa sobre λ . Esta sensibilidad de λ al elemento de reproducción es un resultado sorprendente dado que diversos autores señalan un patrón característico de poblaciones de especies longevas, en el cual son mayormente sensibles a la supervivencia, en menor medida al crecimiento y prácticamente insensibles a la fertilidad (Batista *et al.* 1998, Franco y Silvertown 2004). Posiblemente esta diferencia se asocie a la característica de las especies del género *Nothofagus* de presentar una elevada producción de semillas, pero con un gran porcentaje de semillas vanas (vacías) y una baja viabilidad (Ledgard y Cath 1983, Veblen *et al.* 1996, Toro-Manríquez *et al.* 2016). Particularmente, *N. dombeyi* presenta uno de los valores más bajos de viabilidad de las especies del género *Nothofagus* presentes en Sudamérica (Urretavizcaya *et al.* 2016), lo cual le otorga una tasa de fertilidad muy baja cuyos cambios tienen una gran influencia en la dinámica poblacional. Dado que la fecundidad resultó una transición importante para explicar las diferencias entre IUSP de *N. dombeyi*, sería importante desglosar y estudiar con mayor profundidad qué sucede en los diversos pasos entre la producción de semillas y el reclutamiento para esta especie.

3.4.2. Proyección poblacional

La sumatoria de los cambios en las tasas vitales, afectados por la sensibilidad de λ a dichos cambios, resultaron en tendencias de disminución de la tasa de crecimiento poblacional para *A. chilensis* y de aumentos para *N. dombeyi* en niveles de alta respecto a baja IUSP (Cuadro 3.3). De esta manera, bajo las recientes condiciones climáticas y de uso, en un escenario de proyección estocástica clásica (donde los parámetros demográficos de cada año relevado tienen la misma probabilidad de ocurrencia), la mayor IUSP favoreció el crecimiento poblacional de *N. dombeyi* pero no así el de *A. chilensis*. De esta forma, para *A.*

chilensis se cumplió la hipótesis (disminución de λ en alta IUSP) pero no todas las predicciones: el leve aumento en la fertilidad no estuvo asociado a un aumento en el número de reclutas, sino a un mantenimiento de estos respecto a la disminución en la producción de semillas (P1), y la probabilidad de transición de R2 a J no se vio limitada en sitios con mayor IUSP (P2). Por su parte, para *N. dombeyi* no se cumplió esta hipótesis, solo la predicción de aumento de la tasa de supervivencia de ambas categorías de regeneración (P4).

Esta divergencia en la respuesta a la IUSP, parece relacionarse principalmente con las diferencias que presentan las especies en aspectos de su historia de vida. De esta manera, *N. dombeyi* al ser una especie intolerante a la sombra y de rápido crecimiento, se ve beneficiada por el mayor ingreso de luz en mayor IUSP, tanto en su tasa de supervivencia como de crecimiento, aumentando las probabilidades de transición a categorías de mayor tamaño. Esto sucede a pesar de la mayor presión de ramoneo que sufren los individuos R2 (Capítulo II), posiblemente debido a su crecimiento simpodial y su capacidad de reemplazar rápidamente con ramas laterales la pérdida del ápice. Además es una especie que puede presentar crecimiento compensatorio en respuesta a la herbivoría (Puntieri *et al.* 2006). Por su parte, *A. chilensis* es una especie de crecimiento más lento que no presenta la misma capacidad de respuesta al aumento de luz que *N. dombeyi* y cuya pérdida del ápice limita fuertemente su crecimiento en altura (Relva y Veblen 1998). Por sobre esto, la característica más influyente sobre λ de *A. chilensis* está relacionada a la mortalidad de adultos y la consecuente reducción en la producción de semillas. A diferencia de *N. dombeyi*, la producción de semillas por adulto no incrementó en rodales menos densos (produce 5 veces menos semillas que *N. dombeyi* en baja y 15 veces menos en alta IUSP).

Todo esto podría modificar la proporción de cada especie en el dosel a largo plazo y la estructura del componente arbóreo como se ha registrado en diversos bosques mixtos del mundo bajo diferentes combinaciones de uso ganadero y forestal (Belsky y Blumenthal 1997, Stern *et al.* 2002, Urbietta *et al.* 2008, Pourbabaei *et al.* 2014).

Proyecciones climáticas globales indican que los bosques andino-patagónicos sufrirán fuertes reducciones en las precipitaciones anuales, así como olas de calor más frecuentes y de mayor duración (Barros *et al.* 2015, Olmo *et al.* 2020). Con relación a esto, Molowny-Horas *et al.* (2017) proyectan que los cambios provocados por sequías severas inducirán una drástica disminución en el λ (<1) de *N. dombeyi* en bosques puros. En este capítulo, bajo el escenario de “sequías recurrentes”, *N. dombeyi* efectivamente presentó su menor λ , aunque permaneció con valores mayores a 1. Esta diferencia en las proyecciones puede deberse a la severidad y estacionalidad de las sequías evaluadas y a las condiciones medias de humedad de los sitios donde se desarrollan bosques puros y bosques mixtos. En ambos casos, las proyecciones muestran λ menores en escenarios de sequías que de años promedio. Por su parte, *A. chilensis* presentó siempre $\lambda < 1$ en alta IUSP. Así, la combinación de alta IUSP y cambio climático (con variaciones climáticas que podrían desencadenar o profundizar procesos de decaimiento forestal, Amoroso *et al.* 2015, 2017), no solo podría cambiar la proporción de las especies dominantes en el dosel, sino también disminuir sus tamaños poblacionales dando lugar a un cambio en la composición.

3.4.3. Relevancia para el manejo silvopastoril

Bajo condiciones naturales, en bosques mixtos con mayor dominancia de *A. chilensis* en el dosel, disturbios que generan mortalidad de árboles dispersos o en pequeños grupos

no solo promueven la regeneración de *A. chilensis* sino también el establecimiento de *N. dombeyi* (Amoroso *et al.* 2012, Losada Palenzuela *et al.* 2018). En este capítulo se encontró un patrón similar, donde el mayor uso silvopastoril (dosel más abierto) resulta en aumentos del establecimiento y crecimiento de *N. dombeyi*, pero simultáneamente en reducciones de la tasa de crecimiento poblacional de *A. chilensis*. Así, en ausencia de otros disturbios, estos resultados proyectan un cambio en la abundancia relativa de cada especie en los sectores de alta IUSP. Sin embargo, teniendo en cuenta la heterogeneidad de IUSP, esta diferencia entre especies podría cambiar el grado de mixtura a escala de rodal/parche pero sostenerla a escala de paisaje al beneficiar a *N. dombeyi* en los parches de alta y a *A. chilensis* en los de baja IUSP.

Los resultados obtenidos muestran que los procesos demográficos que presentan mayores cambios entre niveles de uso o mayor variabilidad interanual (i.e. primeras etapas de la regeneración) no son necesariamente los más importantes en la dinámica poblacional. En ambas especies, la supervivencia de los estadios más avanzados fueron las tasas vitales menos variables, pero con contribuciones muy importantes en el desempeño poblacional. En el caso de *A. chilensis*, la elevada influencia de la supervivencia de adultos a los cambios de λ entre niveles de IUSP sugiere que, al igual que en otras poblaciones de especies arbóreas, es una tasa vital clave para la persistencia de la población (Silvertown *et al.* 1993, Batista *et al.* 1998). De esta manera, mientras el éxito de la regeneración es fundamental, la habilidad de las etapas iniciales para incrementar la tasa de crecimiento poblacional de especies longevas es limitada (Kwit *et al.* 2004) y dependerá del éxito de las etapas más avanzadas (Urza y Sibold 2017). Por ello, en un manejo silvopastoril orientado a mantener el tamaño poblacional de *A. chilensis*, las prácticas enfocadas en reducir el daño

en etapas avanzadas del ciclo de vida podrían ser las más efectivas. Por ejemplo, garantizando la integridad de juveniles durante las prácticas de extracción de adultos, mantenimiento o aperturas de caminos y/o durante el movimiento del ganado entre las áreas de invernada y veranada. De igual manera, los intervalos y tasas de extracción de árboles adultos deberían contemplar la abundancia y el tamaño de los juveniles para asegurar su reemplazo en el dosel en el corto plazo.

3.4.4. Consideraciones sobre los modelos matriciales

Los modelos de proyección poblacional utilizados aquí presentan algunas limitaciones. Por ejemplo, ignoran la heterogeneidad entre individuos dentro de una misma clase, así como las diferencias en duración de cada clase (de Valpine *et al.* 2014). Además, asumen independencia de la densidad y entre las condiciones de cada año evaluado (Morris y Doak 2002, Ellner y Rees 2006). Adicionalmente, a pesar del enorme esfuerzo de 3 años completos de mediciones, estos representan muy poco tiempo en la dinámica de un bosque, por lo que la interacción con otros eventos y/o disturbios de gran magnitud pero baja frecuencia no ha sido considerada (ej. fuegos o mastings). De esta manera, un mayor grado de realismo podría ser aportado por la ampliación de la ventana temporal contemplada en el modelo, por ejemplo, a través de instalación de parcelas permanentes que continúen el seguimiento a futuro y/o mediante análisis retrospectivos (dendrocronológicos) que permitan explorar tasas vitales en el pasado (Couralet *et al.* 2005, Kyncl *et al.* 2006, Molowny-Horas *et al.* 2017).

No obstante, estas limitaciones no representan problemas severos dado que el objetivo principal de este trabajo no fue realizar predicciones precisas sobre el futuro poblacional de las especies estudiadas, sino explorar las consecuencias futuras del estado

actual (van Groenendael *et al.* 1988), y por sobre esto, comparar la demografía de las especies bajo diferentes IUSP para detectar los procesos demográficos críticos. Asimismo, a pesar de sus limitaciones, este trabajo es el primero en abordar la influencia del uso silvopastoril sobre la demografía de especies nativas en bosques templados de Sudamérica, y uno de los pocos en evaluar los efectos del uso antrópico en especies leñosas con un enfoque de ciclo completo en bosques de Argentina. Esto pone de manifiesto la necesidad de ampliar este tipo de enfoque de ciclo completo hacia un mayor rango de IUSP, incorporando otro tipo de productores y de ganado, así como hacia otros tipos forestales.

3.5. CONCLUSIONES

Efectos contrastantes del uso silvopastoril se han observado sobre los procesos demográficos de las distintas etapas del ciclo de vida de *A. chilensis* y *N. dombeyi*, sugiriendo que efectos sobre una etapa (positivos o negativos) pueden ser compensados por efectos contrarios en otra etapa. A su vez, se ha destacado que la magnitud del efecto sobre un proceso demográfico no es directamente proporcional a su contribución en la variabilidad de la tasa de crecimiento poblacional. Todo esto resalta la importancia de considerar el ciclo de vida completo de las especies forestales al evaluar los efectos del uso silvopastoril en la dinámica poblacional y advierte sobre la necesidad de concluir con cautela sobre los impactos poblacionales en base a estudios focalizados una sola etapa del ciclo de vida. El efecto general del uso silvopastoril sobre el desempeño poblacional de las especies forestales dominantes del bosque mixto en predios de productores medianos de Patagonia norte, sintetizado en el valor de λ , resultó en proyecciones de disminución del tamaño poblacional para *A. chilensis* y de aumentos para *N. dombeyi*. En ambas especies, la

supervivencia de los estadios más avanzados fueron las tasas vitales con mayores contribuciones sobre el desempeño poblacional, indicando que la actividad forestal tendría mayor potencial de cambio sobre la dinámica poblacional que la ganadería.

CAPÍTULO IV

Exclusión al uso silvopastoril como estrategia de manejo: respuestas estructurales y funcionales de la comunidad del sotobosque

4.1. INTRODUCCIÓN

Los grandes herbívoros tienen un rol clave en los bosques nativos debido a su influencia de largo plazo y gran escala (Vera 2000, Ollerer *et al.* 2019). Los herbívoros introducidos pueden generar grandes impactos que se extienden desde la alteración de la composición y la estructura de la vegetación hasta la alteración del funcionamiento ecosistémico a través de procesos fundamentales como el ciclado de nutrientes, la regeneración de especies forestales, la productividad primaria o el régimen de disturbios (Hobbs 1996, Vázquez 2002, Piazza *et al.* 2016). De esta manera, influyen sobre la heterogeneidad espacial a escala de paisaje generando diferentes estados alternativos del bosque (Hobbs 1996, Vera 2000, Rusch *et al.* 2017). Debido a esto, la ganadería ha sido frecuentemente considerada por parte de la comunidad científico-académica como una actividad en conflicto con la conservación del bosque, e incluso, con otras actividades productivas como la silvicultura (Graham *et al.* 2010, Bernes *et al.* 2018).

Si bien la visión negativa de la ganadería en bosques ha ido cambiando en base a evidencias sobre los potenciales beneficios del manejo de sistemas multi-funcionales (ej. sistemas silvopastoriles) (Jose 2009, Ollerer *et al.* 2019, Peri *et al.* 2021), es incipiente aún el conocimiento sobre herramientas de manejo adecuadas o efectivas para una integración exitosa. En este sentido, la clausura o exclusión temporal al uso ganadero ha sido ampliamente utilizada tanto para evaluar los efectos del ganado como con objetivos de conservación/restauración, pero han sido poco estudiadas como herramientas de manejo dentro de un esquema de uso sustentable del bosque a escala predial (Etchebarne y Brazeiro 2016). La exclusión al ganado es comúnmente considerada un método simple y efectivo de restauración, sin embargo, se han encontrado efectos muy variables sobre la comunidad

vegetal (Bernes *et al.* 2018), por lo que las trayectorias de la vegetación tras las clausuras son difíciles de predecir.

La dirección y la magnitud de la respuesta de la vegetación a la exclusión dependen en gran medida del contexto socio-ambiental. Es decir, estas respuestas son influidas no sólo por el tipo forestal y su estructura, sino también por su historia de uso (ej. tipo y carga ganadera, disponibilidad de forraje alternativo, temporada de uso y combinación con el uso del recurso forestal) (Ollerer *et al.* 2019). Diversos experimentos con clausuras han reportado aumentos en la densidad y diversidad de renovales de especies arbóreas, así como mayor cobertura y diversidad florística de la vegetación del sotobosque y mejoras de las condiciones edáficas (ej. compactación y erosión del suelo) (Cabin *et al.* 2000, Spooner *et al.* 2002, Michels *et al.* 2012, Soler *et al.* 2022). Sin embargo, otros estudios de exclusión no detectaron tales beneficios (Yates y Hobbs 1997, Aschero y García 2012), más aún, algunos reportaron efectos negativos sobre la regeneración de las especies del dosel por competencia con vegetación exótica (Cabin *et al.* 2000, Soler *et al.* 2022).

La diversidad de respuestas de la comunidad vegetal a la exclusión dificulta la generalización de propuestas de manejo. En bosques templados se han desarrollado un gran número de estudios manipulativos para evaluar los impactos de herbívoros introducidos sobre la vegetación, pero éstos se encuentran distribuidos de forma desigual concentrándose en Norteamérica, Europa y Australia/Nueva Zelanda (Bernes *et al.* 2018). Este tipo de estudios son escasos en bosques templados de Sudamérica y focalizados principalmente en áreas protegidas con objetivos de conservación y/o en estudios de la interacción de herbivoría e incendios (Blackhall *et al.* 2008, Relva *et al.* 2010, Raffaele *et al.* 2011, de Paz

y Raffaele 2013, Huertas Herrera *et al.* 2022). Por ello, un abordaje local de los efectos de la ganadería y su manipulación sobre la composición y funcionamiento de la comunidad vegetal en sistemas productivos es esencial para la planificación de un manejo efectivo de la actividad silvopastoril tanto desde el punto de vista ecológico como económico (eficiente asignación de recursos humanos y monetarios).

Por ello, el objetivo principal de este capítulo fue analizar la respuesta de la comunidad vegetal a la exclusión temporal del uso silvopastoril (USP) a través de los cambios en la estructura, composición y funcionamiento de la vegetación del sotobosque, así como en la dinámica de la regeneración de las especies dominantes del dosel.

La hipótesis y predicciones propuestas son:

H: Al suprimir el consumo directo de biomasa vegetal con la exclusión del ganado, la estructura vertical y horizontal del sotobosque responde en menor tiempo y mayor magnitud que la composición y funcionamiento del mismo (diversidad y regeneración).

P1: En parcelas con exclusión del ganado se encontrará mayor complejidad vertical y mayor cobertura horizontal, principalmente de las especies palatables.

P2: La diversidad y la divergencia funcional no se verán modificadas en el corto plazo, pero los cambios de abundancia de las especies modificarán también la equitatividad.

P3: La tasa de crecimiento en altura será la única tasa vital de los renovales de *A. chilensis* y *N. dombeyi* con respuesta inmediata a la exclusión, a diferencia del reclutamiento y la supervivencia de renovales.

4.2. METODOLOGÍA

4.2.1. *Sitios de estudio*

La descripción general del área de estudio (bosques mixtos templados de Patagonia norte) y los sitios seleccionados (tres campos de productores medianos con manejo del ganado “invernada-veranada”) se encuentran en el Capítulo I (sección 1.2. Metodología general).

4.2.2. *Diseño experimental y recolección de datos*

La heterogeneidad espacial de uso, generada en cada campo por la distancia a las pampas y caminos, permite trabajar con distintas intensidades de uso silvopastoril (ver mayor detalle en Capítulo I, sección 1.2.3. Diseño general). En este capítulo se trabajó con las 3 parcelas de los sitios de alta IUSP de cada campo que presentan clausuras asociadas (pareadas). De esta manera, se trabajó con un total de 9 clausuras y 9 parcelas abiertas y con datos de 3 años completos de seguimiento (mayo 2018-mayo 2021).

Las clausuras se construyeron con seis hilos de alambre galvanizado, postes cada 5 m y varillas cada 1 m a fin de garantizar su estabilidad y durabilidad en la exclusión al ganado (Fig. 4.1). Estas clausuras excluyeron únicamente al ganado bovino, permitiendo el paso de fauna silvestre. El tamaño de las clausuras fue de 11 m × 11 m, dejando así un buffer de 0,5 m en todo el perímetro desde el alambrado hasta el comienzo del área donde se realizaron las mediciones (parcela efectiva de 10 m × 10 m). Las clausuras se instalaron en el año 2018 y las mediciones se realizaron durante el mes de febrero de los 3 primeros años post-exclusión (2019- 2021).



Figura 4.1. Imagen de una clausura recién instalada de 11 m x 11 m, construida con seis hilos de alambre galvanizado, postes cada 5 m y varillas cada 1 m.

4.2.2.1. Estructura, composición y funcionamiento del sotobosque

Para analizar los cambios en la estructura y composición de la comunidad del sotobosque se utilizó el método de intersección puntual (Mueller-Dombois y Ellenberg 1974). Para ello, se dispusieron 3 transectas de 10 m en cada parcela (Fig. 2.1.c), con puntos de muestreo cada 10 cm. En cada punto de muestreo, usando una vara vertical con intervalos de 25 cm, se registraron las especies con toque en cada intervalo (“estrato”). Para el análisis de la vegetación del sotobosque en este capítulo se consideraron los datos hasta el 1,25 m. A partir de estos datos, se calculó la complejidad vertical con el índice de Shannon-Wiener (H') (ver ec. 2, Capítulo II) y la cobertura horizontal por estrato (como el

porcentaje de puntos de muestreo de una transecta que tuvieron toques de vegetación en el estrato i).

Las especies identificadas fueron caracterizadas en base a 5 atributos funcionales relacionados a la respuesta a la herbivoría y a la oferta de forraje (Díaz *et al.* 2007, Chillo *et al.* 2018) (Cuadro 4.1). Debido a que no se logró identificar todas las especies dentro del grupo de las gramíneas, estas fueron consideradas solo para el cálculo de cobertura general, y en la comparación de la cobertura en 2 grandes grupos: gramíneas vs. otras formas de vida (hierbas, helechos, arbustos y árboles) y palatables vs. no palatables. Dado que aproximadamente el 92% de las gramíneas identificadas por Chillo *et al.* (2018) en bosques mixtos de *A. chilensis* - *N. dombeyi* fueron caracterizadas como palatables, todas las gramíneas no identificadas en este estudio se asumieron palatables. Por su parte, el análisis de diversidad funcional se realizó excluyendo a las gramíneas (excepto *Chusquea culeou*).

Cuadro 4.1. Atributos funcionales de cada especie utilizados para el cálculo de los índices de diversidad funcional.

Atributo	Descripción
Ciclo de vida	Perenne Anual Decidua
Forma de vida	Gramínea Hierba Helecho Arbusto Árbol
Arquitectura	Estolón Roseta Tallo único Varias ramas
Hábito	Erecto Postrado Trepadora
Palatabilidad	Si No

4.2.2.2. Dinámica de regeneración

Durante el otoño (mayo) del 2018 se relevaron todos los renovales (altura < 130 cm) de *A. chilensis* y *N. dombeyi* presentes en las subparcelas (Fig. 1.2, Capítulo I). Cada renoval fue identificado con un precinto numerado, registrándose su tamaño. Al igual que en los capítulos anteriores (Capítulo II y III), los individuos se clasificaron en 2 categorías en función de su altura: regeneración inicial (R1, altura < 10 cm) y regeneración avanzada (R2, altura 10-130 cm). Cada otoño posterior (mayo 2019, 2020 y 2021) se registró la supervivencia y se repitieron las mediciones de altura y diámetro a la base (DAB) sobre los individuos vivos. En cada otoño se identificaron además los nuevos individuos (plántulas)

establecidos durante la temporada de crecimiento y a partir de esta información se realizó el cálculo de la tasa de reclutamiento anual.

4.2.3. Análisis de datos

Con las especies identificadas se calculó la riqueza específica de cada situación (Alta IUSP y Clausura) y un índice de variación en la composición de especies de la comunidad vegetal (diversidad beta). Este último índice fue calculado con la función `beta.temp()` del paquete `betapart` (Baselga y Orme 2012). Los atributos funcionales de cada especie fueron asignados en base al trabajo previo realizado por Chillo *et al.* (2018) en bosques mixtos *A. chilensis* - *N. dombeyi* y a los resultados de Vila y Borrelli (2011) sobre la composición de la dieta del ganado vacuno en bosques de Patagonia norte. Dos matrices fueron utilizadas para calcular la diversidad funcional: abundancia de las especies por sitio (parcela) y rasgos funcionales por especie. Los índices de diversidad funcional (riqueza, equitatividad, divergencia y CWM) se obtuvieron con la función `dbFD()` del paquete `FD` (Laliberte y Legendre 2010) en R. La riqueza funcional representa la cantidad del espacio funcional multidimensional ocupado por el ensamble de especies de la comunidad; la equitatividad funcional mide la uniformidad en la distribución de la abundancia de especies en el espacio funcional; por último, la divergencia funcional define el grado en que la distribución de las abundancias de especies en el espacio funcional maximiza la divergencia en las características funcionales de la comunidad (Mason *et al.* 2005, Mouchet *et al.* 2010). El índice CMW (community-weighted mean value) arroja el valor dominante de cada rasgo funcional en la comunidad de cada sitio (Ricotta y Moretti 2011).

Para el análisis de los datos se aplicaron modelos aditivos generalizados mixtos (GAMMs por sus siglas en inglés), los cuales permiten incluir correlaciones temporales (medidas repetidas en el tiempo), así como datos anidados (parcelas dentro de campos) y diversos patrones de heterogeneidad (Zuur 2009). Para ello, se utilizó la función `gamm()` del paquete `mgcv` (Wood 2004) con la IUSP (Alta vs Clausura) y el Año (1: 2018-2019, 2: 2019-2020, 3: 2020-2021) como variables de efectos fijos. Además, se definieron los Campos como variable de efectos aleatorios, una estructura de correlación temporal entre los datos de diferentes años de una misma parcela y, en los casos donde el AIC del modelo disminuyera, se incorporó un componente de modelado de varianza con la función `varIdent()`. Se utilizó distribución binomial negativa para el reclutamiento, poisson para la riqueza específica y normal para el resto de las variables respuesta (complejidad vertical, cobertura, crecimiento, supervivencia e índices de diversidad funcional). La importancia de cada variable predictora del modelo fue calculada con la función `Anova()` del paquete `car` (Fox y Weisberg 2019). Por último, se utilizó la función `emmeans()` del paquete `emmeans` (Lenth *et al.* 2020) para la comparación de medias.

4.3. RESULTADOS

4.3.1. Estructura, composición y funcionamiento del sotobosque

En total, a lo largo de las 3 estaciones de crecimiento, se identificaron 50 especies vegetales (Anexo, Cuadro A.13). La riqueza taxonómica total fue de 47 especies en 2019 y de 46 especies en 2021, de las cuales el 83% fueron compartidas entre parcelas de alta IUSP y clausuras y 17% fueron especies únicas. Siete especies cambiaron entre los años

2019 y 2021: 4 fueron registradas en el 2019 y no en el 2021, mientras que 3 nuevas especies fueron registradas en el 2021. La diversidad beta entre parcelas de alta IUSP y clausuras fue similar en el primer y en el último año (Anexo, Cuadro A.14). De igual manera, la diversidad beta fue similar entre el primer y el último año dentro de las parcelas de alta y dentro de las clausuras. Por lo tanto, no se observaron efectos significativos de las clausuras sobre la riqueza (Anexo, Cuadro A.18) ni sobre la composición de especies.

La estructura vertical fue muy variable, y aunque el índice de complejidad vertical presentó medias levemente mayores en las clausuras durante los 3 años de seguimiento, no se encontraron cambios significativos en el tiempo (Anexo, Cuadro A.15). Tampoco se encontraron efectos de las clausuras sobre la cobertura horizontal general en el estrato más bajo del sotobosque (0-25 cm). Dentro de la cobertura general, la cobertura de gramíneas fue similar entre IUSP y entre años (Anexo, Cuadro A.15 y A.16), presentando una cobertura máxima del 25% y una media cercana al 5% (Fig. 4.2.a), mientras que la cobertura de otras formas de vida presentó mayores cambios interanuales y una leve (pero no significativa) tendencia al aumento en la diferencia de las medias a favor de las clausuras (Fig. 4.2.b). Los valores de cobertura de otras formas de vida variaron entre 15 y 95%, con medias entre 33 y 50%. El cambio observado en la cobertura de otras formas de vida acompaña el patrón de cambios en la cobertura de especies no palatables (medias entre 15 y 30%) (Fig 4.2.d), las cuales presentan medias levemente mayores en las clausuras y tendencias de aumentos en el tiempo (no significativas). Las especies palatables no presentaron cambios significativos entre años ni entre IUSP, tomando valores medios de cobertura entre 17 y 22% (Fig. 4.2.c).

En función del CWM (Cuadro 4.2) se observó que en todas las parcelas de alta IUSP predominaron (en número) especies de ciclo perenne, tallo único y hábito erecto, y en la mayoría de ellas, especies palatables. La forma de vida fue el rasgo funcional más variable en cuanto a predominancia (primando parcelas con mayor número de especies de árboles y arbustos). Por su parte, al igual que en las parcelas de alta IUSP, en todas las clausuras predominaron especies de ciclo perenne y hábito erecto, sin embargo, se registraron parcelas con predominancia de especies estoloníferas y mayor cantidad de parcelas con predominancia de herbáceas. Asimismo, en la mayoría de las clausuras predominaron especies palatables, lo cual no se tradujo en una predominancia en abundancia o cobertura (Fig 4.2. c y d).

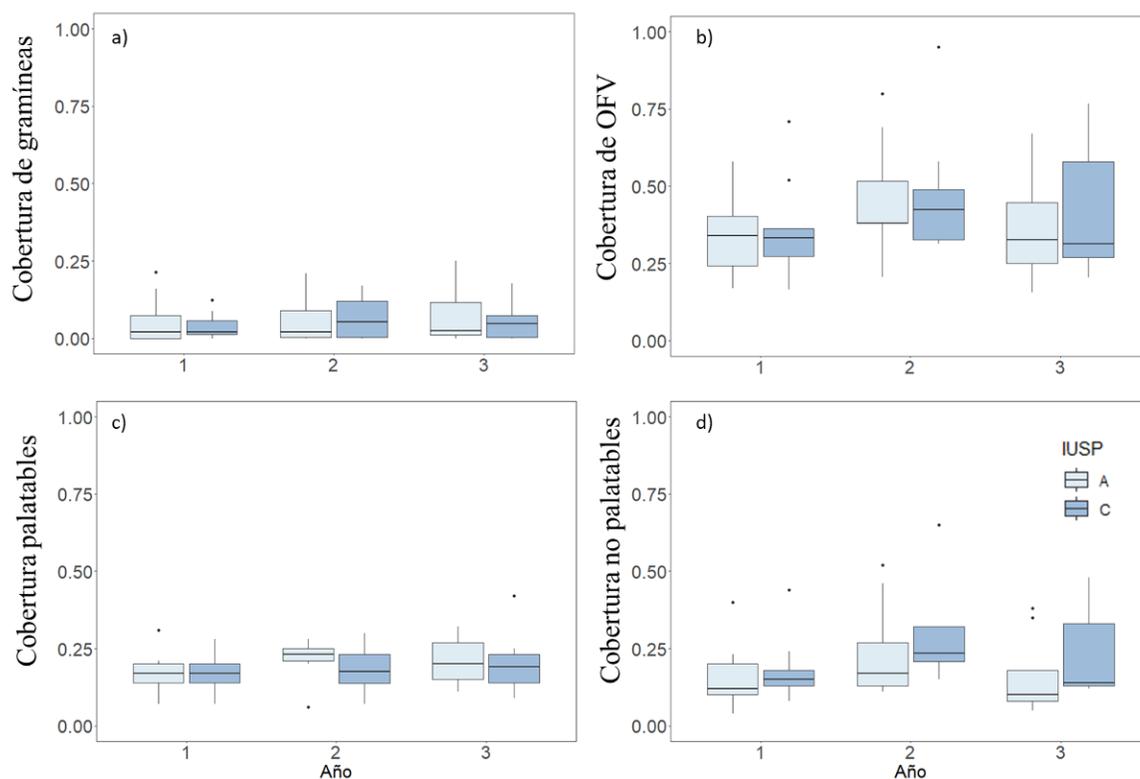


Figura 4.2. Cobertura horizontal (estrato 1, entre 0-25 cm de altura) de la vegetación del sotobosque en parcelas de alta IUSP (A) y en clausuras (C), agrupada en: a) gramíneas; b) otras formas de vida (OFV, distintas de gramíneas); c) especies palatables y d) especies no palatables.

Cuadro 4.2. Rasgos funcionales predominantes en parcelas de alta intensidad de uso silvopastoril (IUSP=A) y clausuras (IUSP=C) en el primer y último año de mediciones (2019 y 2021, respectivamente). Entre paréntesis se indica el número de parcelas en las que predomina cada rasgo funcional.

IUSP	Año	Ciclo de vida	Arquitectura	Hábito	Forma de vida	Palatabilidad
A	2019	Perenne (9)	Tallo único (9)	Erecto (9)	Hierba (2) Arbusto (4) Árbol (3)	Si (7) No (2)
A	2021	Perenne (9)	Tallo único (9)	Erecto (9)	Arbusto (4) Árbol (5)	Si (8) No (1)
C	2019	Perenne (9)	Tallo único (8) Estolón (1)	Erecto (9)	Hierba (3) Arbusto (3) Árbol (3)	Si (9)
C	2021	Perenne (9)	Tallo único (8) Estolón (1)	Erecto (9)	Hierba (2) Arbusto (3) Árbol (4)	Si (8) No (1)

En los análisis de diversidad funcional, los cuales no incluyeron a las gramíneas, tanto la riqueza (FDRic) como la equitatividad funcional (FDEve) permanecieron similares entre años y entre IUSP (Fig. 4.3.a y b, Anexo Cuadro A.18). De manera no significativa, la media del índice FDRic fue siempre ligeramente mayor en las clausuras que en las parcelas de alta IUSP, mientras el índice FDEve fue siempre ligeramente menor (Anexo, Cuadro A.17). El único índice de diversidad funcional que presentó cambios significativos relacionados a la clausura fue el de divergencia funcional (FDDiv, Fig. 4.3.c). Estos índices de diversidad funcional pueden tomar valores entre 0 y 1, por lo que los resultados muestran que la riqueza funcional de estos bosques es baja (valores medios entre 0,013-0,016 en Alta y 0,016-0,017 en Clausura), mientras que la divergencia funcional es alta (valores medios entre 0,83-0,85 en Alta y 0,88-0,89 en Clausura). Es decir, que el rango de valores de los atributos funcionales evaluados ocupado por todas las especies presentes es

reducido, pero las especies dominantes de la comunidad presentan un alto grado de diferenciación en sus atributos.

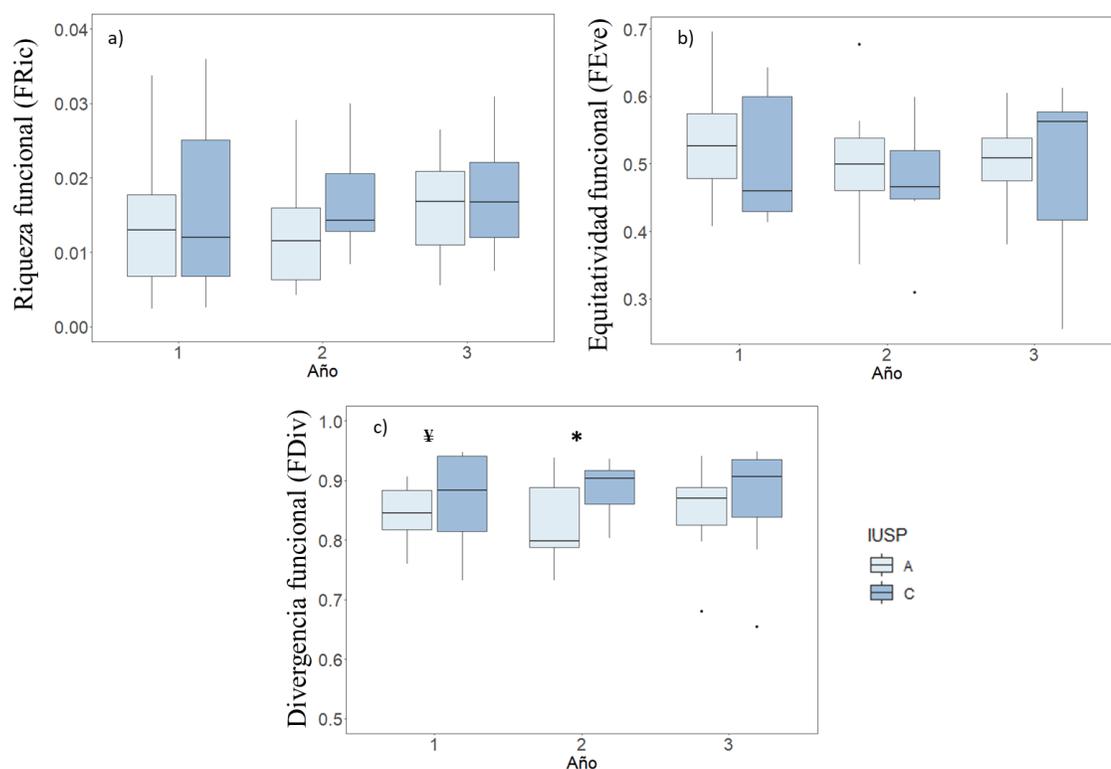


Figura 4.3. Índices de diversidad funcional de la vegetación del sotobosque en parcelas de alta intensidad de uso silvopastoril (IUSP=A) y en clausuras (IUSP=C): a) Riqueza funcional (FDRic); b) Equitatividad funcional (FDEve) y c) Divergencia funcional (FDDiv). Se identifican aquellas diferencias significativas entre IUSP (con ¥ valor- $p < 0.1$ y con * valor- $p < 0.05$).

4.3.2. Dinámica de regeneración

En cuanto a la dinámica de regeneración, la única tasa vital que mostró cambios significativos fue el crecimiento en altura de los renovales de *N. dombeyi*. Por un lado, los cambios en el crecimiento de la regeneración inicial (R1) de *N. dombeyi* estuvieron principalmente influenciados por el año, presentando patrones similares de cambios

interanuales dentro y fuera de las clausuras (Fig. 4.4.a, Anexo Cuadro A.19). El crecimiento de la categoría R1 disminuyó con los años, pasando de una tasa media de crecimiento relativo anual de 53% y 66% el primer año (en Alta y Clausura, respectivamente), a medias de 21% y 13% el tercer año (Anexo, Cuadro A.20). La regeneración avanzada (R2) presentó un patrón similar a R1 de disminución del crecimiento con los años dentro de las clausuras, pasando de medias de crecimiento relativo del 39% al 12% (en el primer y tercer año respectivamente) (Fig. 4.4.c). Por su parte, en parcelas de alta IUSP la tasa de crecimiento relativo de los R2 de *N. dombeyi* permaneció similar entre años, observándose un efecto significativo de la clausura en los dos primeros años. La tasa de crecimiento de la regeneración avanzada de *A. chilensis* presentó un leve (pero no significativo) aumento en las clausuras respecto a las parcelas abiertas en los 2 últimos años de seguimiento (Fig. 4.4.d).

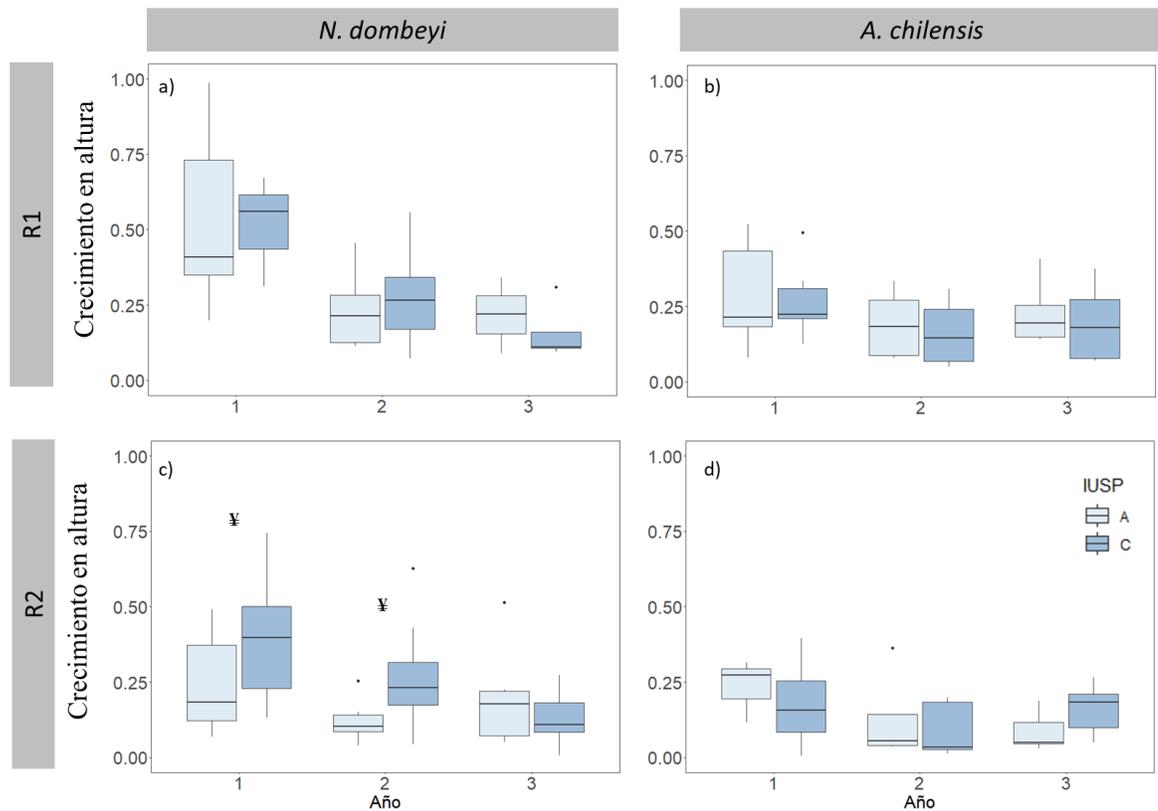


Figura 4.4. Crecimiento relativo anual en altura de renovales en parcelas de alta intensidad de uso silvopastoril (IUSP=A) y en clausuras (IUSP=C): a) Crecimiento de la regeneración inicial (R1) de *N. dombeyi*; b) Crecimiento de la regeneración inicial (R1) de *A. chilensis*; c) Crecimiento de la regeneración avanzada (R2) de *N. dombeyi* y d) Crecimiento de la regeneración avanzada (R2) de *A. chilensis*. Se identifican con ¥ aquellas diferencias significativas entre IUSP (valor- $p < 0.1$).

La supervivencia fue menor y más variable para la categoría R1 que para la R2 de ambas especies (Fig. 4.5a y b). De manera no significativa, la categoría R1 de *N. dombeyi* presentó una tendencia a disminuir la supervivencia con los años dentro de las clausuras. Por su parte, en el último año, la tasa de supervivencia de la categoría R1 de *A. chilensis* fue significativamente mayor dentro de las clausuras que fuera. Por último, el reclutamiento no presentó tendencias claras entre años ni entre IUSP.

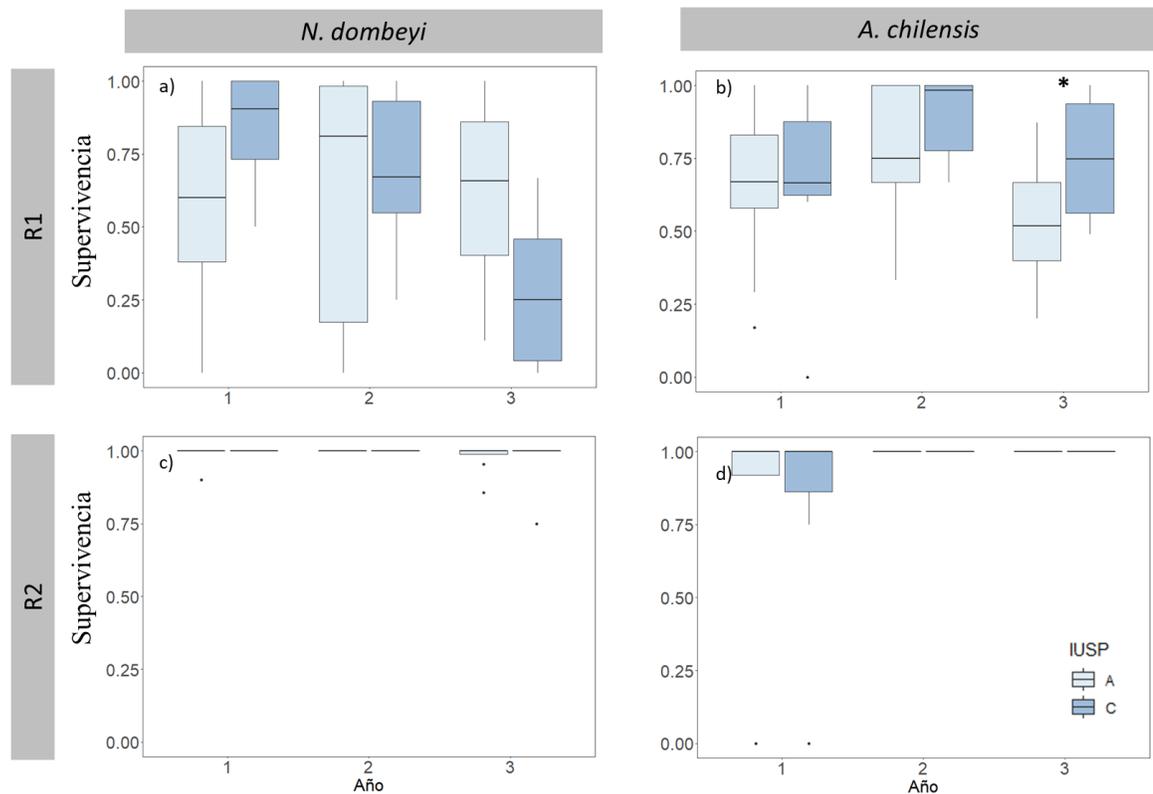


Figura 4.5. Supervivencia anual de renovales en parcelas de alta intensidad de uso silvopastoril (IUSP=A) y en clausuras (IUSP=C): a) Supervivencia de la regeneración inicial (R1) de *N. dombeyi*; b) Supervivencia de la regeneración inicial (R1) de *A. chilensis*; c) Supervivencia de la regeneración avanzada (R2) de *N. dombeyi* y d) Supervivencia de la regeneración avanzada (R2) de *A. chilensis*. Se identifican con * aquellas diferencias significativas entre IUSP (valor- $p < 0.05$).

4.4. DISCUSIÓN

En este capítulo, se analizó la respuesta de la comunidad vegetal a la exclusión temporal del uso silvopastoril (clausuras) a través de los cambios en la estructura, composición y funcionamiento de la vegetación del sotobosque, así como en la dinámica de la regeneración de las especies dominantes del dosel. A nivel general, las clausuras solo tuvieron efectos claros sobre el crecimiento en altura de los renovales de *N. dombeyi*, pero no tuvieron efectos significativos sobre el crecimiento de *A. chilensis* ni sobre la riqueza y abundancia de especies del sotobosque.

4.4.1. Efectos sobre la comunidad del sotobosque

Con el transcurso del tiempo desde la instalación de las clausuras, se observó una ligera tendencia al aumento en la cobertura de la vegetación del sotobosque, aunque no precisamente de aquella preferida por el ganado. La ausencia de efecto sobre la cobertura de especies palatables podría deberse, en concordancia con lo propuesto por Mazzini (2018) para las Yungas, a que la intensidad de uso ganadero no fue lo suficientemente alta para ejercer un consumo selectivo que limite o perjudique el desarrollo de su biomasa aérea. En esta línea, Chillo *et al.* (2018, 2022) sugieren que, en estos bosques mixtos, el desarrollo de la vegetación del sotobosque se encuentra en mayor medida limitado por la apertura de dosel y el consecuente ingreso de luz, que por la herbivoría doméstica.

Así mismo, la falta de efectos de las clausuras sobre la riqueza y composición de especies se encuentra en concordancia con los resultados generales observados en clausuras al ganado en bosques templados del mundo. En su trabajo de revisión global, Bernes *et al.* (2018) no encontraron efectos significativos de los experimentos con clausuras de corto plazo (< 5 años) sobre la riqueza de especies del sotobosque. Sin embargo, encontraron diferencias en aquellos estudios que evaluaron la respuesta de la vegetación luego de varios años de exclusión (18 años en promedio), permitiendo capturar los cambios en el ensamble de la comunidad que tienden a ser lentos. Así, la ausencia general de efectos significativos de las clausuras utilizadas en este trabajo podría estar relacionada con el corto tiempo transcurrido desde su instalación. No obstante, los cambios en la riqueza, cobertura y complejidad del sotobosque observados en diversos tipos forestales del mundo con clausuras al ganado de mediano-largo plazo no siempre estuvieron asociados a beneficios

para la regeneración de las especies del dosel (Cabin *et al.* 2000, Michels *et al.* 2012, Aschero y García 2012).

La cobertura de las especies de rápido crecimiento y generalmente preferidas por el ganado (i.e. gramíneas) fue baja en este estudio comparada con la cobertura de otras formas de vida (ej., árboles y arbustos). La dominancia inicial de rasgos funcionales en los sitios de alta IUSP no fue la esperada en base a los estudios previos de Arias Sepúlveda y Chillo (2017) y Chillo *et al.* (2018). Es decir, no se encontró dominancia de especies anuales y de hábito postrado, en contraposición a la dominancia de especies perennes y de hábito erecto en sitios con menor intensidad de uso. Posiblemente esto se deba a que, en dichos trabajos, el rango de intensidad de uso estudiado fue más amplio, incluyendo sectores donde el estrato arbóreo fue intencionalmente removido. Por lo tanto, es razonable que las especies más abundantes, típicas de sotobosque (tolerantes a la sombra) y de crecimiento lento, no respondan rápidamente a la exclusión del ganado como lo harían herbáceas o gramíneas (intolerantes a la sombra y más palatables). Asimismo, en estos sistemas no es una práctica frecuente la introducción de especies forrajeras para enriquecer el sotobosque natural, que rápidamente aumentarían su biomasa al excluir el ganado, como suele suceder en sistemas silvopastoriles de otros tipos forestales de Patagonia, principalmente ñirantales y lengales (Peri *et al.* 2016b, Quinteros *et al.* 2017, Rusch *et al.* 2017).

4.4.2. Efectos sobre la dinámica de regeneración de *A. chilensis* y *N. dombeyi*

En relación con la dinámica de regeneración de las especies dominantes del dosel, la implementación de las clausuras resultó en beneficios claros únicamente sobre el crecimiento en altura de *N. dombeyi*. A pesar de que el ganado consume esta especie a lo

largo de todo el año y con un alto nivel de selección durante la temporada de crecimiento (Vila y Borrelli 2011), ésta presentó una elevada capacidad de respuesta ante la exclusión de la herbivoría. Efectos inmediatos similares sobre el crecimiento de renovales se han registrado en otras especies del género *Nothofagus* en Patagonia (Martínez Pastur *et al.* 2016, Soler *et al.* 2020). Por su parte, no se registraron respuestas positivas sobre el crecimiento de *A. chilensis*, especie cuya dinámica poblacional se vio más afectada por el rango de intensidad de uso silvopastoril analizado (Capítulo III de esta tesis). Este comportamiento de *A. chilensis* puede deberse a que es una especie de crecimiento lento y con baja variabilidad ante cambios en los factores biofísicos (Losada Palenzuela *et al.* 2018) por lo que no presenta una rápida respuesta. Además, individuos con el ápice ramoneado tenderán a ramificarse y crecer en diámetro (Relva y Veblen 1998).

Nothofagus dombeyi presentó una gran sensibilidad no solo a la exclusión sino también a los cambios en los factores climáticos inter-anales. Tanto el crecimiento en altura como la supervivencia disminuyeron progresivamente en los años estudiados, posiblemente debido a una combinación de la secuencia de años favorables a desfavorables para esta especie (de húmedo-frío a seco-cálido) y una tendencia al aumento de la cobertura horizontal de la vegetación del sotobosque. En este sentido, Soler *et al.* (2022) registraron una fuerte disminución en la supervivencia y densidad de *N. antarctica* a partir del tercer año de clausura producto de la competencia con la vegetación vecina. Por su parte, *A. chilensis* presentó cambios más moderados entre años e intensidades de uso. El último año de medición, esta especie también registró la menor tasa de supervivencia para los renovales R1 pero en este caso fue significativamente mayor dentro de las clausuras, posiblemente por un efecto de protección de la vegetación vecina, generando un efecto

nodriza ante la desecación (Kitzberger *et al.* 2000, Letourneau *et al.* 2004, Chillo *et al.* 2022).

4.4.3. Relevancia para el manejo silvopastoril

Las clausuras de pequeña escala utilizadas en este trabajo representan, según nuestro conocimiento, las primeras exclusiones destinadas al estudio de la respuesta comunitaria y de la dinámica de regeneración natural a la exclusión del uso silvopastoril con seguimiento sistemático en bosques de Patagonia norte. La ausencia de cambios inmediatos indica que probablemente se requiera mayor tiempo de exclusión para detectar cambios significativos en estos sistemas templados. Sin embargo, estas clausuras representan una buena prueba piloto para evaluar la conveniencia de la exclusión al ganado como herramienta a mayor escala en el marco del manejo predial para aumentar la oferta de forraje e incentivar la regeneración del componente arbóreo.

En el marco de un manejo silvopastoril que garantice la regeneración de las especies arbóreas del dosel, sería más conveniente tanto desde el punto de vista de la practicidad (instalación, mantenimiento y manejo del ganado) como de costos económicos, el uso de exclusiones individuales sobre renovales de *A. chilensis* (especie más afectada por el uso silvopastoril). A conclusiones similares llegaron Soler *et al.* (2022) para sistemas silvopastoriles en bosques de *N. antarctica* de Tierra del Fuego tras 7 años de clausuras. Allí proponen que exclusiones comunitarias de corto plazo en pequeños sectores podrían servir para incentivar la producción de biomasa vegetal como alimento para el ganado. En los casos analizados en esta tesis, para que la exclusión sirva con ese fin, posiblemente deba acompañarse con una mayor apertura del dosel que permita mayor ingreso de luz al

sotobosque. De ser así, estos sectores deberían incorporarse a un esquema de manejo rotativo que considere el acceso del ganado con una frecuencia tal que alivie la competencia de la vegetación vecina sobre los renovales de *N. dombeyi*, permitiendo el reclutamiento y supervivencia de sus plántulas (especie intolerante a la sombra).

4.5. CONCLUSIONES

A la luz de los resultados, la exclusión comunitaria de corto plazo a la actividad silvopastoril en bosques mixtos de Patagonia norte no se muestra (bajo las condiciones estudiadas) como una herramienta conveniente en un esquema de manejo predial con el objetivo de beneficiar la producción de forraje o la regeneración de las principales especies forestales. Aunque se vieron tendencias de cambios en la estructura del sotobosque en el sentido predicho (aumentos), estos no fueron significativos. En cuanto a la diversidad, no fue la equitatividad (por cambios en las abundancias de las especies) sino el índice de divergencia funcional el que mostró cambios. Por último, la predicción de aumentos en el crecimiento en altura de la regeneración avanzada sólo se cumplió para *N. dombeyi*. Por lo tanto, los resultados obtenidos no concuerdan plenamente con los esperados, al menos en su magnitud, pero concuerdan con las tendencias globales en bosques templados donde los cambios comienzan a detectarse en clausuras de mediano-largo plazo (> 5 años).

CAPÍTULO V

Discusión general

El uso silvopastoril, es decir, la obtención simultánea de bienes y servicios resultantes de la actividad ganadera y forestal, produce una combinación de impactos directos e indirectos en distintas etapas del ciclo de vida de las especies arbóreas (Vázquez 2002, Quinteros *et al.* 2017). Los efectos directos suelen ser negativos sobre la supervivencia y crecimiento de los individuos, mayoritariamente relacionados al daño mecánico ejercido por el ganado y la cosecha forestal (i.e. consumo, quiebre, extracción). Por su parte, los efectos indirectos pueden ser positivos o negativos mediante cambios en la disponibilidad de factores ecológicos generados por la apertura del dosel (i.e. luz y agua, Martínez Pastur *et al.* 2011) y mediante cambios en el ensamble de la comunidad vegetal y sus interacciones (Arias Sepúlveda y Chillo 2017, Chillo *et al.* 2021b). En suma, esto puede resultar en efectos de diferente magnitud y signo (positivos, negativos o neutros) sobre cada etapa del ciclo de vida de las especies arbóreas, modificando las probabilidades de transición y de reemplazo de los individuos adultos en el dosel (Bernes *et al.* 2018, Mazzini *et al.* 2018, Ollerer *et al.* 2019).

Mientras que los efectos de la ganadería y la extracción forestal sobre la vegetación han sido ampliamente documentados por separado, sus efectos combinados en bosques nativos permanecen poco claros aún (Bernes *et al.* 2018, Ollerer *et al.* 2019, Shakeri *et al.* 2021). Algunos estudios sugieren que, bajo una integración planificada, la ganadería y el uso forestal en sistemas silvopastoriles pueden ser actividades complementarias y sustentables (Varga *et al.* 2020). No obstante, definir formas y niveles apropiados de uso sigue siendo un desafío que requiere avances profundos en la comprensión de la dinámica y funcionamiento de los bosques bajo uso antrópico (Ghazoul *et al.* 2015, Peri *et al.* 2018).

Desde finales del s. XIX la ganadería, acompañada de grandes incendios y fuerte aprovechamiento forestal, se convirtió en una actividad tradicional y ampliamente distribuida en los bosques andino-patagónicos. Incluso en áreas protegidas de Patagonia norte, el uso silvopastoril fue común hasta la década de 1970 y, aunque con regulaciones, todavía está presente en muchas de ellas (Veblen *et al.* 1996) debido a la presencia de pobladores internos e influencia de vecinos. Esta omnipresencia histórica (actual y/o pasada) dificulta el establecimiento de estados de referencia a campo y advierte sobre posibles subestimaciones de los impactos estudiados sobre la vegetación (Mazzini 2019).

En esta tesis se analizaron los efectos de distintas intensidades de uso silvopastoril (IUSP) sobre la dinámica poblacional de las especies dominantes del dosel en bosques mixtos de *A. chilensis* - *N. dombeyi* de Patagonia norte, así como los cambios en la estructura y composición de la comunidad del sotobosque, tomando como referencia las áreas con la menor intensidad de uso actual encontrada en cada campo. En el Capítulo II el estudio se focalizó en las primeras etapas del ciclo de vida de *A. chilensis* y *N. dombeyi*, evaluando la influencia de esta práctica tradicional sobre los renovales y el ambiente biofísico. En el Capítulo III se evaluó la influencia de dos IUSP sobre la dinámica poblacional de estas especies con un enfoque de ciclo de vida completo, identificando las etapas y transiciones más influyentes y proyectando la trayectoria poblacional bajo diferentes escenarios. Por último, en el Capítulo IV se analizó la respuesta de la comunidad vegetal y la dinámica de la regeneración de las especies dominantes del dosel a la exclusión temporal del uso silvopastoril (clausuras).

5.1. Síntesis y relevancia de los resultados principales

La IUSP modificó algunas condiciones biofísicas del sotobosque. Entre ellas se destacan el aumento en el ingreso de luz y los cambios en la estructura del sotobosque, disminuyendo la complejidad vertical (vegetación concentrada en estratos bajos) e incrementando la cobertura horizontal del estrato inferior en sitios de alta respecto a baja IUSP, posiblemente debido a cambios en la abundancia y/o composición de la comunidad del sotobosque, con mayor presencia de especies herbáceas y de hábito postrado (Arias Sepúlveda y Chillo, 2017). Sin embargo, ante la exclusión del ganado, la comunidad del sotobosque no mostró cambios significativos en estructura (complejidad vertical y cobertura horizontal) ni composición (taxonómica y funcional). Estos resultados inducen al menos dos interpretaciones diferentes. Por un lado, la ausencia de respuesta a la clausura podría indicar que la vegetación en estos niveles de IUSP no se encuentra limitada por los efectos directos del ganado sino por el ingreso de luz (Chillo *et al.* 2018, 2022). Por otro lado, podría estar relacionada a los efectos de largo plazo de la herbivoría, los cuales persisten incluso tras el cese de la actividad, ya sea por efecto legado (respuestas condicionadas por el uso histórico a través de efectos indirectos) o simplemente por una lenta tasa de recuperación de la vegetación directamente afectada (Cuddington 2011). En este sentido, Zweifel y Sterck (2018) proponen que el tiempo de vida útil de los órganos funcionales de los árboles determina el tiempo durante el cual el crecimiento se encontrará influenciado por eventos pasados, y en consecuencia, el desacople con las condiciones actuales. Por lo tanto, es posible que el tiempo de respuesta de la vegetación en bosques templados exceda el tiempo de seguimiento de este estudio (Bernes *et al.* 2018).

En cuanto a las especies dominantes del dosel, *N. dombeyi* fue la que presentó mayores cambios en su dinámica de regeneración dentro del rango de IUSP estudiado. Por un lado, la tasa de crecimiento en altura de los renovales fue mayor en alta IUSP, relacionado al carácter pionero de esta especie y su alta capacidad de respuesta ante pequeñas aperturas del dosel (Dezzotti 1996, Losada Palenzuela *et al.* 2018, Veblen *et al.* 1996). Este aumento fue mayor en la categoría R1 (plántulas), pero también ocurrió en la R2 (renovales) a pesar de presentar mayor daño por ramoneo (contrariamente a las predicciones realizadas para esta especie en los capítulos II y III). Estos resultados sugieren que el efecto positivo del aumento de la radiación a nivel del sotobosque es mayor que el efecto negativo del ramoneo sobre el crecimiento de los renovales. Por otro lado, la densidad de R1 disminuyó con la IUSP, posiblemente debido a su intolerancia a la sombra y competencia por la luz con la vegetación del sotobosque; mientras que la densidad de R2 mostró una tendencia media positiva. Estos cambios se reflejaron en la proyección del crecimiento poblacional, con aumentos de λ principalmente influenciados por el aumento del crecimiento de renovales y la supervivencia de plántulas (R1) y juveniles (J). Asimismo, la exclusión de la actividad silvopastoril resultó beneficiosa para *N. dombeyi*, presentando cambios significativos inmediatos en su crecimiento en altura.

Por su parte, en las etapas iniciales del ciclo de vida, *A. chilensis* no mostró cambios significativos en la densidad ni en el desarrollo de los renovales con el aumento en la IUSP, pero sí una tendencia a la deformación (menor relación altura:diámetro). Si bien *A. chilensis* presentó menor severidad de ramoneo que *N. dombeyi*, fue más vulnerable en términos de crecimiento en altura. Relva y Veblen (1998) obtuvieron resultados similares en sitios con influencia de ganado doméstico y ciervos exóticos, relacionando dicha

tendencia a la “arbustización” con la pérdida de dominancia apical de esta especie con crecimiento monopodial, promoviendo así el crecimiento de ramas laterales y generando individuos deformados. Este resultado alerta sobre un posible compromiso en la transición hacia etapas más avanzadas del ciclo de vida y el consecuente reemplazo de individuos adultos en el dosel. Al integrar estas etapas al análisis demográfico, contemplando todo el ciclo de vida, efectivamente se encontró que en sitios de alta IUSP la tasa de crecimiento poblacional fue menor que en baja. Sin embargo, no fue el crecimiento de los renovales la tasa más influyente sobre los cambios observados en λ sino la supervivencia de juveniles y adultos. En relación a esto, las clausuras no tuvieron el efecto beneficioso esperado sobre el crecimiento de los renovales que incentive esta transición y equilibre la mayor tasa de mortalidad de juveniles.

De esta manera, se han observado respuestas contrastantes al uso silvopastoril de los procesos demográficos en las distintas etapas del ciclo de vida de *A. chilensis* y *N. dombeyi*, sugiriendo que efectos sobre una etapa (positivos o negativos) pueden ser compensados por efectos contrarios en otra. A su vez, se ha destacado que la magnitud del efecto sobre un proceso demográfico no es directamente proporcional a su influencia sobre la tasa de crecimiento poblacional. Es decir, que las etapas con mayores cambios entre tratamientos o entre años no son necesariamente las más críticas para el futuro poblacional, y viceversa. Por ejemplo, para *A. chilensis* la supervivencia de los estadios más avanzados fueron las tasas vitales menos variables entre IUSP pero con las mayores contribuciones en el desempeño poblacional. Todo esto resalta la importancia de considerar el ciclo de vida completo de las especies y la necesidad de concluir con cautela sobre los impactos poblacionales de una práctica o disturbio en base a estudios focalizados en la magnitud del

efecto sobre en una sola etapa del ciclo de vida. El efecto general del uso silvopastoril sobre el desempeño poblacional, sintetizado en el valor de λ , resultó en proyecciones de disminución del tamaño poblacional para *A. chilensis* (generalmente $\lambda < 1$) y de aumentos para *N. dombeyi* (siempre $\lambda > 1$) en alta respecto a baja IUSP. Esta diferencia en la respuesta a la IUSP podría modificar lentamente la proporción de cada especie en el dosel y la estructura del componente arbóreo en los sitios de alta IUSP.

Estos resultados aportan los primeros avances en el conocimiento de la dinámica poblacional de las especies dominantes en bosques mixtos de Patagonia norte bajo uso silvopastoril basados en seguimiento sistemático dentro de sistemas productivos. Este, representa a su vez, el primer estudio demográfico de ciclo de vida completo en especies arbóreas de bosques templados de Sudamérica y uno de los pocos en utilizar clausuras permanentes para evaluar cambios a escala comunitaria. De esta manera, a escala global, este trabajo contribuye a ampliar la incipiente información de los efectos del uso silvopastoril tradicional sobre la dinámica y el potencial de continuidad del componente forestal en bosques nativos, especialmente en bosques templados del hemisferio sur. Por su parte, a escala local, contribuye a una mejor comprensión de los efectos del uso silvopastoril en bosques mixtos de invernada, ampliando el conocimiento hasta ahora centrado principalmente en las etapas tempranas del ciclo de vida de bosques monoespecíficos de veranada (i.e. lengales y ñirantales). De esta manera, considerando el movimiento estacional del ganado entre los diferentes tipos de bosque, esta información es fundamental para una gestión integral tanto a escala de predio como de paisaje.

5.2. Implicancias para la toma de decisiones en el manejo silvopastoril

Los resultados de este trabajo sugieren que en bosques mixtos de *A. chilensis* - *N. dombeyi* de Patagonia norte bajo el uso silvopastoril actual, y en ausencia de otros disturbios de mayor magnitud, *N. dombeyi* es favorecida en sitios con mayor IUSP mientras que la población de *A. chilensis* podría verse comprometida a largo plazo, requiriendo un mayor esfuerzo de monitoreo en el tiempo y probablemente de protección. En base a los resultados del Capítulo II, estos esfuerzos deberían centrarse en la regeneración avanzada de *A. chilensis* debido a la tendencia observada a la deformación. De esta manera, protecciones individuales sobre renovales de *A. chilensis* en áreas de mayor intensidad de uso silvopastoril podrían ser útiles para asegurar su crecimiento en altura hasta superar la altura de ramoneo; en este sentido Echevarría *et al.* (2014) sugieren protección para *N. antarctica* hasta alcanzar una altura mínima de 1,6 m, mientras que Peri *et al.* (2021) sugieren protecciones hasta los 2,5 m. Asimismo, en base a los resultados del capítulo IV, estas protecciones deberían priorizar a los individuos menos ramoneados con el ápice sano, y en lo posible, que se encuentren fuera de la influencia de arbustos (Chillo *et al.* 2022) ya que probablemente respondan más rápido a la clausura.

El análisis demográfico del Capítulo III muestra que, si bien el éxito de la regeneración es necesario, la habilidad de las etapas iniciales del ciclo de vida para incrementar la tasa de crecimiento poblacional de especies longevas es limitada (Kwit *et al.* 2004). Los resultados de dicho capítulo muestran que, al igual que en otras poblaciones de especies arbóreas, la supervivencia de adultos es una tasa vital crítica para la persistencia de la población (Silvertown *et al.* 1993, Batista *et al.* 1998) y que pequeños cambios en esta tasa vital tienen una gran influencia sobre λ . Por ello, un manejo silvopastoril orientado a

mantener el tamaño poblacional de *A. chilensis*, debería concentrar esfuerzos en reducir el daño en etapas avanzadas del ciclo de vida. Por ejemplo, garantizando la integridad de juveniles durante las prácticas de extracción de adultos, así como durante el mantenimiento o aperturas de caminos y/o durante el movimiento del ganado entre las áreas de invernada y veranada. De igual manera, los intervalos y tasas de extracción de árboles adultos deberían contemplar la densidad y el tamaño de los juveniles para asegurar su reemplazo en el dosel en el corto plazo.

La ausencia de cambios inmediatos en la estructura y dinámica del sotobosque tras la exclusión del uso silvopastoril indica que probablemente se requiera mayor tiempo de monitoreo en estos sistemas. Sin embargo, a los fines del manejo predial, los resultados del Capítulo IV sugieren que las clausuras comunitarias de corto plazo no representan una herramienta conveniente para aumentar la oferta de forraje o incentivar la regeneración del componente arbóreo. Por lo tanto, en lo referente a la regeneración, sería más conveniente tanto desde el punto de vista práctico como económico, el uso de exclusiones individuales. A conclusiones similares llegaron Soler *et al.* (2022) en bosques de *N. antarctica* donde proponen protecciones individuales para el cuidado de la regeneración; sin embargo, en ese tipo de bosque exclusiones comunitarias de corto plazo fueron útiles para incentivar la producción de forraje. En los casos analizados en esta tesis, para que la exclusión comunitaria sirva a tal fin, debería acompañarse de una mayor apertura del dosel que aumente el ingreso de luz al sotobosque y/o con un enriquecimiento del sotobosque con especies forrajeras, lo que implicaría importantes modificaciones de la estructura del bosque con potenciales efectos negativos asociados (ej. competencia del componente herbáceo con la regeneración de especies arbóreas, Quinteros *et al.* 2017).

De esta manera, para proponer estrategias de manejo más concretas, sería de suma importancia avanzar en experimentos de manipulación progresiva y conjunta de la extracción forestal, la vegetación del sotobosque y la carga ganadera, de manera de poder aproximar la combinación de intensidades de uso óptimas que garanticen la regeneración natural del bosque mixto. Sería conveniente además realizar ensayos que evalúen los efectos directos (ej., sombreo) de las protecciones individuales al ramoneo sobre el crecimiento y arquitectura de la regeneración avanzada de *A. chilensis* para considerar el potencial beneficio de quitarlas durante el verano cuando el ganado se encuentra en bosques de altura. Por su parte, aperturas del dosel podrían generar un importante desarrollo y competencia de la vegetación del sotobosque, haciendo necesaria la promoción periódica del establecimiento de plántulas (especialmente de *N. dombeyi*, especie más intolerante a la sombra) mediante el alivio de la competencia (ej., manipulando la carga ganadera o mediante corte manual de la vegetación). De ser así, estos sectores deberían incorporarse a un esquema de manejo rotativo que considere el acceso del ganado con una frecuencia tal que alivie, mediante el consumo de biomasa aérea, la competencia de la vegetación vecina sobre las plántulas, permitiendo el reclutamiento y supervivencia temprana de ambas especies. Asimismo, tal como proponen Letourneau *et al.* (2004), y en línea con la variabilidad inter-anual observada en la supervivencia de los renovales (valores más bajos en el año seco y caluroso 2020-2021), el momento de manipulación de la vegetación debería coordinarse con los pronósticos climáticos.

Por último, una potencial aplicación concreta derivada de esta tesis (particularmente del Capítulo III), se presenta en el marco del programa nacional de Manejo de Bosques con Ganadería Integrada (MBGI), donde se propone a la regeneración de las especies arbóreas

como indicador Productivo-Ambiental para la evaluación de los planes implementados. En este programa se sugiere una escala de desempeño de la regeneración (mala, aceptable, buena y muy buena) en base a la situación inicial y a un valor óptimo de referencia. Sin embargo, hasta el momento solo se han propuesto valores de referencia para bosques de ñire (Peri *et al.* 2021). Vinculado a esto, y según los resultados de esta tesis, la estructura poblacional actual de *N. dombeyi* en estos sistemas podría utilizarse como valor de referencia para mantener una población estable, y de manera inversa, se cuenta con la información necesaria para estimar la estructura ideal que eleve la tasa de crecimiento poblacional (λ) de *A. chilensis* a valores iguales o superiores a 1.

5.4. Consideraciones finales y nuevos interrogantes

Aun cuando la tendencia a la disminución de la tasa de crecimiento poblacional de *A. chilensis* en sectores con mayor IUSP debe ser atendida, los resultados de este estudio no alertan sobre una pérdida progresiva del componente forestal a largo plazo fuera de los sectores donde deliberadamente se ha removido la mayor parte del dosel y sotobosque (ej. pampas), sino sobre una posible modificación en las proporciones de las especies en el dosel. No obstante, un aspecto importante a tener en cuenta que podría estar ejerciendo una gran influencia sobre los resultados observados, es el periodo libre de ramoneo durante los meses de verano cuando el ganado es conducido a los bosques de veranada. En relación a esto, en el marco de la Ley Nacional de Ordenamiento de Bosques Nativos (N° 26.331), gran parte de los bosques utilizados para la veranada han sido categorizados como áreas de conservación (Categoría I). Por lo tanto, con la potencial implementación de pastoreo continuo en las áreas de invernada, será necesario evaluar los efectos sobre la regeneración natural sin el período libre de herbivoría durante la temporada de crecimiento.

Los análisis realizados en esta tesis permiten evaluar el efecto general de la IUSP sobre la dinámica poblacional y detectar las etapas críticas donde enfocar la atención tanto desde la investigación como desde el manejo, aun así, es necesario continuar indagando en los mecanismos principales detrás de los resultados observados. Por ejemplo, en las interacciones de competencia/facilitación entre la vegetación vecina y la regeneración de las especies del dosel, en un rango más amplio de aperturas de dosel, cargas ganaderas y variabilidad climática. Las hipótesis y predicciones de esta tesis se plantearon principalmente en base a modelos demográficos y la autoecología de las especies estudiadas. Sin embargo, los resultados sugieren, así como bibliografía recientemente publicada (Chillo *et al.* 2022, Caselli *et al.* 2021), que aunque escasa, la vegetación del sotobosque tiene un rol importante en la dinámica de regeneración de las especies arbóreas en bosques mixtos. Así, el aumento observado de la cobertura horizontal del sotobosque en sectores con mayor IUSP habría amortiguado el beneficio del mayor ingreso de luz sobre el establecimiento y supervivencia de plántulas de *N. dombeyi*, así como el perjuicio sobre la supervivencia de plántulas de *A. chilensis* (contrariamente a las predicciones realizadas en el Capítulo I).

Finalmente, en futuras investigaciones sería importante ampliar la diversidad de productores incluidos en el análisis principalmente en términos de escala, para así abordar un mayor rango de intensidades de uso y las diferentes estrategias de manejo que existen en el territorio. Asimismo, dado el carácter longevo de las especies estudiadas, ampliar la ventana temporal de estudio es fundamental para ofrecer un mayor grado de realismo sobre su dinámica poblacional. Para ello, es altamente recomendable la continuidad del seguimiento a futuro de las parcelas permanentes y la utilización de análisis retrospectivos

(dendrocronológicos) que permitan explorar una mayor variabilidad de las tasas vitales (Couralet *et al.* 2005, Kyncl *et al.* 2006, Molowny-Horas *et al.* 2017). En esta región, es aún incipiente la información sobre la dinámica de la vegetación en sistemas productivos que permita el diseño e implementación de sistemas silvopastoriles en bosques nativos sobre una línea de base ecológica. En este sentido, aunque limitado dada la complejidad de los socioecosistemas de la zona (Chillo *et al.* 2021a), esta tesis presenta los primeros avances en los efectos del uso ganadero y forestal combinado sobre la dinámica poblacional de las especies arbóreas de los bosques mixtos de Patagonia norte.

BIBLIOGRAFÍA

- Alberdi, L. (1987). Ecofisiología de especies chilenas del género *Nothofagus*. *Bosque*, 8(2), 77–84. <https://doi.org/10.4206/bosque.1987.v8n2-02>
- Amoroso, M. M., Chillo, M. V., Alcalá, V., Rezzano, C. A., Arpigliani, D., & Villacide, E. M. (2018). ¿Cómo modifica el uso silvopastoril la estructura y la dinámica poblacional de los bosques mixtos de ciprés de la cordillera y coihue? *Ecosistemas*, 27(3), 33–40. <https://doi.org/10.7818/ECOS.1502>
- Amoroso, M. M., Daniels, L. D., Villalba, R., & Cherubini, P. (2015). Does drought incite tree decline and death in *Austrocedrus chilensis* forests? *Journal of Vegetation Science*, 26(6), 1171–1183. <https://doi.org/10.1111/jvs.12320>
- Amoroso, M. M., & Larson, B. C. (2010). Stand development patterns as a consequence of the mortality in *Austrocedrus chilensis* forests. *Forest Ecology and Management*, 259(10), 1981–1992. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2010.02.009>
- Amoroso, M. M., Peri, P. L., Lencinas, M. V., Soler, R., Rovere, A. E., & et al. (2021). Región Patagónica (Bosques Andino Patagónicos). In P.L. Peri, G. Martínez Pastur, & T. Schlichter (Eds.), *Uso sostenible del bosque: Aportes desde la silvicultura argentina* (1°). Ministro de Ambiente y Desarrollo Sostenible de la Nación (MAyDS).
- Amoroso, M. M., Rodríguez-Catón, M., Villalba, R., & Daniels, L. D. (2017). Forest Decline in Northern Patagonia: The Role of Climatic Variability. In M. M. Amoroso, L. D. Daniels, P. J. Baker, & J. J. Camarero (Eds.), *Dendroecology. Tree-Ring analyses applied to ecological studies*. (pp. 325–342). Springer. https://doi.org/10.1007/978-3-319-61669-8_14
- Amoroso, M. M., Suarez, M. L., & Daniels, L. D. (2012). *Nothofagus dombeyi* regeneration in declining *Austrocedrus chilensis* forests: Effects of overstory mortality and climatic events. *Dendrochronologia*, 30(2), 105–112. <https://doi.org/10.1016/j.dendro.2010.12.005>
- Arias Sepúlveda, J. E., & Chillo, M. V. (2017). Cambios en la diversidad funcional del sotobosque y la tasa de descomposición frente a diferentes intensidades de uso silvopastoril en el noroeste de la Patagonia, Argentina. *Ecología Austral*, 27(1), 29–38. <https://doi.org/10.25260/ea.17.27.1.0.297>
- Aschero, V. (2011). *Demographic consequences of habitat protection and cattle grazing for Prosopis flexuosa in the Central Monte*. UNCuyo.
- Aschero, V., & García, D. (2012). The fencing paradigm in woodland conservation: consequences for recruitment of a semi-arid tree. *Applied Vegetation Science*, 15(3), 307–317. <https://doi.org/10.1111/j.1654-109X.2011.01180.x>
- Aschero, V., Morris, W. F., Vázquez, D. P., Alvarez, J. A., & Villagra, P. E. (2016). Demography and population growth rate of the tree *Prosopis flexuosa* with contrasting grazing regimes in the Central Monte Desert. *Forest Ecology and Management*, 369, 184–190. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2016.03.028>

- Aschero, V., Srur, A. M., Guerrido, C., & Villalba, R. (2022). Contrasting climate influences on *Nothofagus pumilio* establishment along elevational gradients. *Plant Ecology*, 223(4), 369–380. <https://doi.org/10.1007/s11258-021-01211-8>
- Barros, V. R., Boninsegna, J. A., Camilloni, I. A., Chidiak, M., Magrín, G. O., & Rusticucci, M. (2015). Climate change in Argentina: Trends, projections, impacts and adaptation. *Wiley Interdisciplinary Reviews: Climate Change*, 6, 151–169. <https://doi.org/10.1002/wcc.316>
- Bartoń, K. (2019). MuMIn: Multi-model inference. In *R package version 1.43.6*.
- Baselga, A., & Orme, C. (2012). Betapart: An R package for the study of beta diversity. *Methods in Ecology and Evolution*, 3(5), 808–812. <https://doi.org/10.1111/j.2041-210X.2012.00224.x>
- Bates, D., Mächler, M., Bolker, B. M., & Walker, S. C. (2015). Fitting linear mixed-effects models using lme4. *Journal of Statistical Software*, 67(1), 1–48. <https://doi.org/10.18637/jss.v067.i01>
- Batista, W. B., Platt, W. J., & Macchiavelli, R. E. (1998). Demography of a shade-tolerant tree (*Fagus grandifolia*) in a hurricane-disturbed forest. *Ecology*, 79(1), 38–53. [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(1998\)079\[0038:doastt\]2.0.co;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(1998)079[0038:doastt]2.0.co;2)
- Belsky, J. A., & Blumenthal, D. M. (1997). Effects of livestock grazing on stand dynamics and soils in upland forests of the interior West. *Conservation Biology*, 11(2), 315–327. <https://doi.org/10.1046/j.1523-1739.1997.95405.x>
- Bernes, C., Macura, B., Jonsson, B. G., Junninen, K., Müller, J., Sandström, J., Löhmus, A., & Macdonald, E. (2018). Manipulating ungulate herbivory in temperate and boreal forests: Effects on vegetation and invertebrates. A systematic review. *Environmental Evidence*, 7(1), 1–32. <https://doi.org/10.1186/s13750-018-0125-3>
- Bertness, M. D., & Callaway, R. (1994). Positive interactions in communities. *Trends in Ecology and Evolution*, 9(5), 191–193.
- Blackhall, M., Raffaele, E., & Veblen, T. T. (2008). Cattle affect early post-fire regeneration in a *Nothofagus dombeyi*-*Austrocedrus chilensis* mixed forest in northern Patagonia, Argentina. *Biological Conservation*, 141(9), 2251–2261. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2008.06.016>
- Bolker, B., & R Development Core Team. (2020). *bbmle: Tools for general maximum likelihood estimation*. R Package Version 1.0.23.1. <https://cran.r-project.org/package=bbmle>
- Bondel, C. S. (2008). *Transformaciones territoriales y análisis geográfico en ámbitos patagónicos de montaña. La Comarca Andina del Paralelo 42*. Universidad Nacional de La Plata.
- Bruna, E. M., & Oli, M. K. (2005). Demographic effects of habitat fragmentation on a tropical herb: life-table response experiments. *Ecology*, 86(7), 1816–1824. <https://doi.org/10.1890/04-1716>
- Burschel N., P., Gallegos G., C., Martínez M., O., & Moll, W. (1976). Composición y dinámica regenerativa de un bosque virgen mixto de Raulí y Coigue. *Bosque*, 1(2), 55–74. <https://doi.org/10.4206/bosque.1976.v1n2-02>
- Cabin, R. J., Weller, S. G., Lorence, D. H., Flynn, T. W., Sakai, A. K., Sandquist, D., & Hadway, L. J. (2000). Effects of long-term ungulate exclusion and recent alien species control on the preservation and restoration of a Hawaiian tropical dry forest. *Conservation Biology*, 14(2), 439–453. <https://doi.org/10.1046/j.1523-1739.2000.99006.x>

- Caccia, F. D., Chaneton, E. J., & Kitzberger, T. (2006). Trophic and non-trophic pathways mediate apparent competition through post-dispersal seed predation in a Patagonian mixed forest. *Oikos*, *113*(3), 469–480. <https://doi.org/10.1111/j.2006.0030-1299.14390.x>
- Caldentey, J., Promis, A., Schmidt, H., & Ibarra, M. (1999). Variación microclimática causada por una corta de protección en un bosque de lenga (*Nothofagus pumilio*). *Ciencias Forestales*, *14*, 51–59.
- Canham, C. D. (1988). Growth and canopy architecture of shade-tolerant trees: response to canopy gaps. *Ecology*, *69*(3), 786–795. <https://doi.org/10.2307/1941027>
- Cardozo, A. G. (2014). *Estrategias socio-productivas de establecimientos ganaderos del sudoeste de la provincia de Río Negro, Argentina*. Universidad de Buenos Aires.
- Cardozo, A. G., & Reuque, R. (2012). *Caracterización de la producción ganadera correspondiente al sector rionegrino de la Comarca Andina del Paralelo 42°*. INTA Ediciones.
- Caselli, M., Urretavizcaya, M. F., Loguercio, G. Á., Contardi, L., Gianolini, S., & Defossé, G. E. (2021). Effects of canopy cover and neighboring vegetation on the early development of planted *Austrocedrus chilensis* and *Nothofagus dombeyi* in north Patagonian degraded forests. *Forest Ecology and Management*, *479*, 118543. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2020.118543>
- Caselli, M., Urretavizcaya, M. F., Loguercio, G. Á., & Defossé, G. E. (2019). Light and moisture conditions suitable for establishing Andean Cypress and Coihue Beech seedlings in Patagonia: a nursery approach. *Forest Science*, *65*(1), 27–39. <https://doi.org/10.1093/forsci/fxy032>
- Caswell, H. (1982). Stable Population Structure and Reproductive Value for Populations with Complex Life Cycles. *Ecology*, *63*(5), 1223–1231. <https://doi.org/10.2307/1938847>
- Chillo, M. V., Ladio, A., Salinas Sanhueza, J., Soler, R., Arpigiani, D., Rezzano, C. A., Cardozo, A. G., Peri, P. L., & Amoroso, M. M. (2021). Silvopastoral Systems in Northern Argentine-Chilean Andean Patagonia: Ecosystem Services Provision in a Complex Territory. In P.L. Peri, G. Martínez Pastur, & L. Nahuelhual (Eds.), *Ecosystem Services in Patagonia* (pp. 115–137). Springer, Cham. https://doi.org/10.1007/978-3-030-69166-0_6
- Chillo, M. V., Vázquez, D. P., Amoroso, M. M., & Bennett, E. M. (2018). Land-use intensity indirectly affects ecosystem services mainly through plant functional identity in a temperate forest. *Functional Ecology*, *32*(5), 1390–1399. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.13064>
- Chillo, M. V., Vázquez, D. P., Tavella, J., & Cagnolo, L. (2021). Plant–plant co-occurrences under a complex land-use gradient in a temperate forest. *Oecologia*, *196*, 815–824. <https://doi.org/10.1007/s00442-021-04953-4>
- Chillo, V., Amoroso, M., Arpigiani, D., & Rezzano, C. (2022). Forest active restoration for silvopastoral use in Northwestern Patagonia: relative importance of the nurse effect. *New Forests*, 1–15. <https://doi.org/10.1007/s11056-022-09914-0>
- Churski, M., Bubnicki, J. W., Jędrzejewska, B., Kuijper, D. P. J., & Cromsigt, J. P. G. M. (2016). Brown world forests: increased ungulate browsing keeps temperate trees in recruitment bottlenecks in resource hotspots. *New Phytologist*, *214*(1), 158–168. <https://doi.org/10.1111/nph.14345>
- Clark, D. A., & Clark, D. B. (1999). Assessing the Growth of Tropical Rain Forest Trees: Issues for

- Forest Modeling and Management. *Ecological Applications*, 9(3), 981.
<https://doi.org/10.2307/2641344>
- Clark, J. S., Beckage, B., Camill, P., Cleveland, B., HilleRisLambers, J., Lichter, J., McLachlan, J., Mohan, J., & Wyckoff, P. (1999). Interpreting recruitment limitation in forests. *American Journal of Botany*, 86, 1–16. <https://doi.org/10.2307/2656950>
- Couralet, C., Sass-Klaassen, U., Sterck, F., Bekele, T., & Zuidema, P. A. (2005). Combining dendrochronology and matrix modelling in demographic studies: An evaluation for *Juniperus procera* in Ethiopia. *Forest Ecology and Management*, 216(1–3), 317–330.
<https://doi.org/10.1016/j.foreco.2005.05.065>
- Crone, E. E., Ellis, M. M., Morris, W. F., Stanley, A., Bell, T., Bierzychudek, P., Ehrlén, J., Kaye, T. N., Knight, T. M., Lesica, P., Oostermeijer, G., Quintana-Ascencio, P. F., Ticktin, T., Valverde, T., Williams, J. L., Doak, D. F., Ganesan, R., Mceachern, K., Thorpe, A. S., & Menges, E. S. (2013). Ability of Matrix Models to Explain the Past and Predict the Future of Plant Populations. *Conservation Biology*, 27(5), 968–978. <https://doi.org/10.1111/cobi.12049>
- Crone, Elizabeth E., Menges, E. S., Ellis, M. M., Bell, T., Bierzychudek, P., Ehrlén, J., Kaye, T. N., Knight, T. M., Lesica, P., Morris, W. F., Oostermeijer, G., Quintana-Ascencio, P. F., Stanley, A., Ticktin, T., Valverde, T., & Williams, J. L. (2011). How do plant ecologists use matrix population models? *Ecology Letters*, 14, 1–8. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2010.01540.x>
- Cuddington, K. (2011). Legacy Effects: The Persistent Impact of Ecological Interactions. *Biological Theory*, 6(3), 203–210. <https://doi.org/10.1007/s13752-012-0027-5>
- De Kroon, H., Van Groenendael, J., & Ehrlén, J. (2000). Elasticities: A review of methods and model limitations. In *Ecology*. [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(2000\)081\[0607:EAROMA\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(2000)081[0607:EAROMA]2.0.CO;2)
- de Paz, M., & Raffaele, E. (2013). Cattle change plant reproductive phenology, promoting community changes in a post-fire *Nothofagus* forest in northern Patagonia, Argentina. *Journal of Plant Ecology*, 6(6), 459–467. <https://doi.org/10.1093/jpe/rtt004>
- de Valpine, P., Scranton, K., Knap, J., Ram, K., & Mills, N. J. (2014). The importance of individual developmental variation in stage-structured population models. *Ecology Letters*, 17(8), 1026–1038. <https://doi.org/10.1111/ele.12290>
- Dezzotti, A. (1996). *Austrocedrus chilensis* and *Nothofagus dombeyi* stand development during secondary succession, in northwestern Patagonia, Argentina. *Forest Ecology and Management*, 89, 125–137. [https://doi.org/10.1016/S0378-1127\(96\)03860-1](https://doi.org/10.1016/S0378-1127(96)03860-1)
- Dezzotti, A. (2008). Acumulación y asignación de biomasa en renovales de tres especies de *Nothofagus* en los extremos de un gradiente de luz en claros de un bosque subantártico. *Investigación Agraria Sistemas y Recursos Forestales*, 17(1), 18–30.
<https://doi.org/10.5424/srf/2008171-01020>
- Dezzotti, A., Manzoni, M., & Sbrancia, R. (2016). Producción, almacenamiento en el suelo y viabilidad de las semillas de *Nothofagus dombeyi*, *N. obliqua* y *N. alpina* (Nothofagaceae) en un bosque templado del noroeste de la Patagonia argentina. *Revista de La Facultad de Agronomía*, 115(2), 143–160.

- Dezzotti, A., & Sancholuz, L. (1991). Los bosques de *Austrocedrus chilensis* en Argentina: ubicación, estructura y crecimiento. *Bosque*, 12(2), 43–52. <https://doi.org/10.4206/bosque.1991.v12n2-04>
- Díaz-Vaz, J. E. (1985). *Austrocedrus chilensis*, descripción anatómica. *Bosque*, 6(1), 49–50. <https://doi.org/10.4206/bosque.1985.v6n1-06>
- Díaz, S., Lavorel, S., McIntyre, S., Falczuk, V., Casanoves, F., Milchunas, D. G., Skarpe, C., Rusch, G., Sternberg, M., Noy-Meir, I., Landsberg, J., Zhang, W., Clark, H., & Campbell, B. D. (2007). Plant trait responses to grazing - A global synthesis. *Global Change Biology*, 13(2), 313–341. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2006.01288.x>
- Didion, M., Kupferschmid, A. D., & Bugmann, H. (2009). Long-term effects of ungulate browsing on forest composition and structure. *Forest Ecology and Management*, 258, S44–S55. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2009.06.006>
- Dimitri, M. J. (1972). *La región de los bosques Andino-Patagónicos. Sinopsis general*. INTA.
- Donoso, C. (1993). Bosques templados de Chile y Argentina : variación, estructura y dinámica. In *Editorial Universitaria*.
- Donoso, C. (2006). Las especies arbóreas de los bosques templados de Chile y Argentina. Autoecología. In *Las especies arbóreas de los bosques templados de Chile y Argentina. Autoecología*.
- Donoso, P. J., Promis, Á., Loguercio, G. A., Attis Beltrán, H., Caselli, M., Chauchard, L. M., Cruz, G., González Peñalba, M., Martínez Pastur, G., Navarro, C., Núñez, P., Salas-Eljatib, C., Soto, D. P., & Vásquez-Grandón, A. (2022). Silviculture of South American temperate native forests. *New Zealand Journal of Forestry Science*, 52(2). <https://doi.org/10.33494/nzjfs522022x173x>
- Easdale, M. (2007). Los sistemas agropecuarios en los valles cordilleranos de Patagonia Norte y su posible evolución. *Cuadernos de Desarrollo Rural*, 58, 11–35.
- Echevarría, D. C., Von Müller, A. R., Hansen, N. E., & Bava, J. O. (2014). Efecto del ramoneo bovino en renovales de *Nothofagus antarctica* en Chubut, Argentina, en relación con la carga ganadera y la altura de la plantas. *Bosque*, 35(3), 357–368. <https://doi.org/10.4067/S0717-92002014000300010>
- Ehrlén, J. (2002). Assessing the lifetime consequences of plant-animal interactions for the perennial herb *Lathyrus vernus* (Fabaceae). *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 5, 145–163. <https://doi.org/10.1078/1433-8319-00031>
- Ehrlén, J. (2003). Fitness Components versus Total Demographic Effects: Evaluating Herbivore Impacts on a Perennial Herb. *The American Naturalist*, 162(6), 796–810. <https://doi.org/10.1086/379350>
- Ellner, S. P., & Rees, M. (2006). Integral projection models for species with complex demography. *American Naturalist*, 167(3), 410–428. <https://doi.org/10.1086/499438>
- Enright, N., & Ogden, J. (1979). Applications of transition matrix models in forest dynamics: *Araucaria* in Papua New Guinea and *Nothofagus* in New Zealand. *Australian Journal of Ecology*, 4, 3–23. <https://doi.org/10.1111/j.1442-9993.1979.tb01195.x>

- Etchebarne, V., & Brazeiro, A. (2016). Effects of livestock exclusion in forests of Uruguay: Soil condition and tree regeneration. *Forest Ecology and Management*, *362*, 120–129. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2015.11.042>
- Fischer, A., Marshall, P., & Camp, A. (2013). Disturbances in deciduous temperate forest ecosystems of the northern hemisphere: Their effects on both recent and future forest development. *Biodiversity and Conservation*, *22*, 1863–1893. <https://doi.org/10.1007/s10531-013-0525-1>
- Foster, D. R., Knight, D. H., & Franklin, J. F. (1998). Landscape patterns and legacies resulting from large, infrequent forest disturbances. *Ecosystems*, *1*, 497–510. <https://doi.org/10.1007/s100219900046>
- Fox, J., & Weisberg, S. (2019). An R Companion to Applied Regression. In *Thousand Oaks CA: Sage*. Sage publications.
- Franco, M., & Silvertown, J. (2004). A comparative demography of plants based upon elasticities of vital rates. *Ecology*, *85*(2), 531–538. <https://doi.org/10.1890/02-0651>
- Frazer, G., Canham, C., & Lertzman, K. (1999). Gap Light Analyzer (GLA), Version 2.0: Imaging software to extract canopy structure and gap light transmission indices from true-colour fisheye photographs, users manual and program documentation. *Program*.
- Ghazoul, J., Burivalova, Z., Garcia-Ulloa, J., & King, L. A. (2015). Conceptualizing Forest Degradation. *Trends in Ecology and Evolution*, *30*(10), 622–632. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2015.08.001>
- Gill, R. M. A. (1992). A review of damage by mammals in north temperate forests: 3. Impact on trees and forests. *Forestry*, *65*(4), 363–388. <https://doi.org/10.1093/forestry/65.4.363-a>
- Gobbi, M., & Schlichter, T. (1998). Survival of Austrocedrus chilensis seedlings in relation to microsite conditions and forest thinning. *Forest Ecology and Management*, *111*, 137–146. [https://doi.org/10.1016/S0378-1127\(98\)00314-4](https://doi.org/10.1016/S0378-1127(98)00314-4)
- González, M. E., Amoroso, M., Lara, A., Veblen, T. T., Donoso, C., Kitzberger, T., Mundo, I. A., Holz, A., Casteller, A., Paritsis, J., Muñoz, A., Suarez, M. L., & Promis, A. (2014). Ecología de Disturbios y su Influencia en los Bosques Templados de Chile y Argentina. In C. Donoso, M. E. González, & A. Lara (Eds.), *Disturbios y Dinámica de Bosques* (pp. 411–502). UACH.
- Gowda, J. H., Kitzberger, T., & Premoli, A. C. (2012). Landscape responses to a century of land use along the northern Patagonian forest-steppe transition. *Plant Ecology*, *213*, 259–272. <https://doi.org/10.1007/s11258-011-9972-5>
- Graham, R. T., Jain, T. B., & Kingery, J. L. (2010). Ameliorating conflicts among deer, elk, cattle and/or other ungulates and other forest uses: a synthesis. *Forestry*, *83*(3), 245–255. <https://doi.org/10.1093/forestry/cpq003>
- Harcombe, P. A. (1987). Tree Life Tables. *BioScience*. <https://doi.org/10.2307/1310666>
- Hartig, F. (2021). *DHARMA: Residual Diagnostics for Hierarchical ## (Multi-Level / Mixed) Regression Models. R package version 0.4.3.*
- Hechenleitner, P., Gardner, M., Thomas, P., Echeverria, C., Escobar, B., Brownless, P., & Martinez,

- C. (2005). Plantas Amenazadas del Centro-Sur de Chile. Distribución, Conservación y Propagación. In *Darwin*.
- Heinemann, K., Kitzberger, T., & Veblen, T. T. (2000). Influences of gap microheterogeneity on the regeneration of *Nothofagus pumilio* in a xeric old-growth forest of northwestern Patagonia, Argentina. *Canadian Journal of Forest Research*, *30*(1), 25–31. <https://doi.org/10.1139/cjfr-30-1-25>
- Hobbs, N. T. (1996). Modification of Ecosystems by Ungulates. *The Journal of Wildlife Management*, *60*(4), 695–713. <https://doi.org/10.2307/3802368>
- Holmgren, M., Scheffer, M., & Huston, M. A. (1997). The interplay of facilitation and competition in plant communities. *Ecology*, *78*(7), 1966–1975. [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(1997\)078\[1966:TIOFAC\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(1997)078[1966:TIOFAC]2.0.CO;2)
- Hourdequin, M. (1999). *Ecological restoration after removal of exotic conifer plantations in Argentine Patagonia's Nahuel Huapi National Park*. University of Montana.
- Huertas Herrera, A., Promis, Á., Toro-Manríquez, M., Lencinas, M. V., Martínez Pastur, G., & Río, M. (2022). Rehabilitation of *Nothofagus pumilio* forests in Chilean Patagonia: can fencing and planting season effectively protect against exotic European hare browsing? *New Forests*, *53*(3), 469–485. <https://doi.org/10.1007/s11056-021-09867-w>
- Hurlbert, S. H. (1984). Pseudoreplication and the design of ecological field experiments. *Ecological Monographs*, *54*(2), 187–211. <https://doi.org/10.2307/1942661>
- Jobbágy, E. G., Paruelo, J. M., & León, R. J. (1995). Estimación del régimen de precipitación a partir de la distancia a la cordillera en el noroeste de la Patagonia. *Ecología Austral*, *5*(1), 47–53.
- Johnstone, J. F., Allen, C. D., Franklin, J. F., Frelich, L. E., Harvey, B. J., Higuera, P. E., Mack, M. C., Meentemeyer, R. K., Metz, M. R., Perry, G. L. W., Schoennagel, T., & Turner, M. G. (2016). Changing disturbance regimes, ecological memory, and forest resilience. *Frontiers in Ecology and the Environment*, *14*(7), 369–378. <https://doi.org/10.1002/fee.1311>
- Jordano, P. D., Pulido, F., Arroyo Marín, J., García Castaño, J. L., & García Fayos, P. (2008). Procesos de limitación demográfica. In F. Valladares (Ed.), *Ecología del bosque mediterráneo en un mundo cambiante* (2da ed., pp. 231–250). Ministerio de Medio Ambiente.
- Jordano, P., & Herrera, C. M. (1995). Shuffling the offspring: Uncoupling and spatial discordance of multiple stages in vertebrate seed dispersal. *Ecoscience*, *2*(3), 230–237. <https://doi.org/10.1080/11956860.1995.11682288>
- Jose, S. (2009). Agroforestry for ecosystem services and environmental benefits: an overview. *Agroforestry Systems*, *76*(1), 1–10. <https://doi.org/10.1007/s10457-009-9229-7>
- Jose, S., Gillespie, A. R., & Pallardy, S. G. (2004). Interspecific interactions in temperate agroforestry. *Agroforestry Systems*, *61–62*(1–3), 237–255. <https://doi.org/10.1023/B:AGFO.0000029002.85273.9b>
- Kitzberger, T., Steinaker, D. F., & Veblen, T. T. (2000). Effects of climatic variability on facilitation of tree establishment in northern Patagonia. *Ecology*, *81*(7), 1914–1924. [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(2000\)081\[1914:EOCVOF\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(2000)081[1914:EOCVOF]2.0.CO;2)

- Kitzberger, T., & Veblen, T. T. (1999). Fire-induced changes in northern Patagonian landscapes. *Landscape Ecology*, *14*(1), 1–15. <https://doi.org/10.1023/A:1008069712826>
- Kitzberger, T., Veblen, T. T., & Villalba, R. (1997). Climatic influences on fire regimes along a rain forest-to-xeric woodland gradient in northern Patagonia, Argentina. *Journal of Biogeography*, *24*(1), 35–47. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.1997.tb00048.x>
- Kupferschmid, A. D., Bütikofer, L., Hothorn, T., Schwyzer, A., & Brang, P. (2020). Ungulate species and abundance as well as environmental factors determine the probability of terminal shoot browsing on temperate forest trees. *Forests*, *11*(7), 1–22. <https://doi.org/10.3390/F11070764>
- Kwit, C., Horvitz, C. C., & Platt, W. J. (2004). Conserving slow-growing, long-lived tree species: Input from the demography of a rare understory conifer, *Taxus floridana*. *Conservation Biology*. <https://doi.org/10.1111/j.1523-1739.2004.00567.x>
- Kyncl, T., Suda, J., Wild, J., Wildová, R., & Herben, T. (2006). Population dynamics and clonal growth of *Spartocytisus supranubius* (Fabaceae), a dominant shrub in the alpine zone of Tenerife, Canary Islands. *Plant Ecology*, *186*(1), 97–108. <https://doi.org/10.1007/s11258-006-9115-6>
- La Manna, L., Greslebin, A. G., & Matteucci, S. D. (2013). Applying cost-distance analysis for forest disease risk mapping: *Phytophthora austrocedrae* as an example. *European Journal of Forest Research*, *132*(5–6), 877–885. <https://doi.org/10.1007/s10342-013-0720-3>
- Laliberte, E., & Legendre, P. (2010). A distance-based framework for measuring functional diversity from multiple traits. *Ecology*, *91*, 299–305. <https://doi.org/10.1890/08-2244.1>
- Le Quesne, C., Rojas, M., & Christie, D. (2014). Anillos de crecimiento de *Austrocedrus chilensis*: un archivo anatural del cambio climático. *Revista Chagual*, *12*, 31–35.
- Ledgard, N. J., & Cath, P. W. (1983). Seed of New Zealand *Nothofagus* species: studies of seed weight, viability, shape and the effect of varying stratification periods. *New Zealand Journal of Forestry*, *28*(2), 150–162.
- Lenth, R., Singmann, H., Love, J., Buerkner, P., & Herve, M. (2020). emmeans: estimated marginal means. R package version 1.4. 4. *The American Statistician*.
- Letourneau, F. J., Andenmatten, E., & Schlichter, T. (2004). Effect of climatic conditions and tree size on *Austrocedrus chilensis*-shrub interactions in northern Patagonia. *Forest Ecology and Management*, *191*(1–3), 29–38. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2003.11.002>
- López-Sánchez, A., Schroeder, J., Roig, S., Sobral, M., & Dirzo, R. (2014). Effects of Cattle Management on Oak Regeneration in Northern Californian Mediterranean Oak Woodlands. *PLoS ONE*, *9*(8), e105472. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0105472>
- Losada Palenzuela, S., Amoroso, M. M., & Bogino, S. M. (2018). Dinámica de la regeneración de *Austrocedrus chilensis* y *Nothofagus dombeyi* en bosques en decaimiento. *Bosque (Valdivia)*, *39*(2), 333–345. <https://doi.org/10.4067/s0717-92002018000200333>
- Madariaga, M., Laclau, P., & Valiña, P. (2019). Introducción a los sistemas silvopastoriles y ganadería en boques. Base ambiental y contexto social. In V. Rusch & S. Varela (Eds.), *Bases para el manejo de bosques nativos con ganadería en Patagonia Norte* (pp. 1–17). INTA.

https://inta.gob.ar/sites/default/files/bases_para_el_manejo_digital.pdf

- Martínez Pastur, G., Lencinas, M. V., Peri, P. L., & Arena, M. (2007). Photosynthetic plasticity of *Nothofagus pumilio* seedlings to light intensity and soil moisture. *Forest Ecology and Management*, 243(2–3), 274–282. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2007.03.034>
- Martínez Pastur, G., Peri, P. L., Cellini, J. M., Lencinas, M. V., Barrera, M., & Ivancich, H. (2011). Canopy structure analysis for estimating forest regeneration dynamics and growth in *Nothofagus pumilio* forests. *Annals of Forest Science*, 68(3), 587. <https://doi.org/10.1007/s13595-011-0059-1>
- Martínez Pastur, G., Soler, R., Cellini, J. M., Lencinas, M. V., Peri, P. L., & Neyland, M. G. (2014). Survival and growth of *Nothofagus pumilio* seedlings under several microenvironments after variable retention harvesting in southern Patagonian forests. *Annals of Forest Science*, 71, 349–362. <https://doi.org/10.1007/s13595-013-0343-3>
- Martínez Pastur, G., Soler, R., Ivancich, H., Lencinas, M. V., Bahamonde, H., & Peri, P. L. (2016). Effectiveness of fencing and hunting to control *Lama guanicoe* browsing damage: Implications for *Nothofagus pumilio* regeneration in harvested forests. *Journal of Environmental Management*, 168, 165–174. <https://doi.org/10.1016/j.jenvman.2015.11.051>
- Mason, N. W. H., Mouillot, D., Lee, W. G., & Wilson, J. B. (2005). Functional richness, functional evenness and functional divergence: The primary components of functional diversity. *Oikos*, 111(1), 112–118. <https://doi.org/10.1111/j.0030-1299.2005.13886.x>
- Mauro-Díaz, G., Lencinas, J. D., & Del Valle, H. (2014). Introducción a la fotografía hemisférica en ciencias forestales. *Madera y Bosques*, 20(1), 109–117. <https://doi.org/10.21829/myb.2014.201180>
- Mazzini, F. (2019). *Rol de ganado vacuno doméstico como modelador de la dinámica de los bosques montanos subtropicales (Yungas)*. Universidad Nacional del Comahue.
- Mazzini, F., Relva, M. A., & Malizia, L. R. (2018). Impacts of domestic cattle on forest and woody ecosystems in southern South America. *Plant Ecology*, 219(8), 913–925. <https://doi.org/10.1007/s11258-018-0846-y>
- McNaughton, S. J. (1983). Compensatory Plant Growth as a Response to Herbivory. *Oikos*, 40(3), 329. <https://doi.org/10.2307/3544305>
- Menges, E. S. (2000). Population viability analyses in plants: Challenges and opportunities. *Trends in Ecology and Evolution*, 15(2), 51–56. [https://doi.org/10.1016/S0169-5347\(99\)01763-2](https://doi.org/10.1016/S0169-5347(99)01763-2)
- Michels, G. H., Vieira, E. M., & de Sá, F. N. (2012). Short- and long-term impacts of an introduced large herbivore (*Buffalo*, *Bubalus bubalis* L.) on a neotropical seasonal forest. *European Journal of Forest Research*, 131(4), 965–976. <https://doi.org/10.1007/s10342-011-0568-3>
- Moloney, K. A. (1986). A generalized algorithm for determining category size. *Oecologia*, 69(2), 176–180. <https://doi.org/10.1007/BF00377618>
- Molowny-Horas, R., Suarez, M. L., & Lloret, F. (2017). Changes in the natural dynamics of *Nothofagus dombeyi* forests: Population modeling with increasing drought frequencies. *Ecosphere*, 8(3), e01708. <https://doi.org/10.1002/ecs2.1708>

- Montagnini, F. (1992). *Sistemas agroforestales: principios y aplicaciones en los trópicos* (2nd ed.). Organización para Estudios Tropicales.
- Morris, W. F., & Doak, D. F. (2002). *Quantitative Conservation Biology. Theory and practice of population viability analysis*. (W. F. Morris & D. F. Doak (eds.)). Sinauer Associates.
- Mouchet, M. A., Villéger, S., Mason, N. W. H., & Mouillot, D. (2010). Functional diversity measures: An overview of their redundancy and their ability to discriminate community assembly rules. *Functional Ecology*, *24*(4), 867–876. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2435.2010.01695.x>
- Mueller-Dombois, D., & Ellenberg, D. (1974). Community Sampling: The Relevé Method. In *Aims and methods of vegetation ecology*. John Wiley & Sons.
- Nacif, M. E., Quintero, C., & Garibaldi, L. A. (2021). Intermediate harvesting intensities enhance native tree performance of contrasting species while conserving herbivore diversity in a Patagonian woodland. *Forest Ecology and Management*, *483*, 118719. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2020.118719>
- Neuschulz, E. L., Mueller, T., Schleuning, M., & Böhning-Gaese, K. (2016). Pollination and seed dispersal are the most threatened processes of plant regeneration. *Scientific Reports*, *6*(1), 1–6. <https://doi.org/10.1038/srep29839>
- Oliver, C. D., & Larson, B. C. (1996). Forest stand dynamics. update edition. *Wiley and Sons Inc., New York, NY*.
- Öllerer, K., Varga, A., Kirby, K., Demeter, L., Biró, M., Bölöni, J., & Molnár, Z. (2019). Beyond the obvious impact of domestic livestock grazing on temperate forest vegetation – A global review. *Biological Conservation*, *237*, 209–219. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2019.07.007>
- Olmo, M., Bettolli, M. L., & Rusticucci, M. (2020). Atmospheric circulation influence on temperature and precipitation individual and compound daily extreme events: Spatial variability and trends over southern South America. *Weather and Climate Extremes*, *29*, 100267. <https://doi.org/10.1016/j.wace.2020.100267>
- Paruelo, J. M., Beltran, A., Jobbagy, E., Sala, O. E., & Golluscio, R. A. (1998). The climate of Patagonia: General patterns and controls on biotic processes. *Ecologia Austral*, *8*, 85–101.
- Pastorino, M. J., & Gallo, L. A. (2000). Variación geográfica en peso de semilla en poblaciones naturales argentinas de “Ciprés de la Cordillera.” *Bosque*, *21*(2), 95–109. <https://doi.org/10.4206/bosque.2000.v21n2-08>
- Pastorino, M. J., & Gallo, L. A. (2002). Quaternary evolutionary history of *Austrocedrus chilensis*, a cypress native to the Andean-Patagonian forest. *Journal of Biogeography*, *29*(9), 1167–1178. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2699.2002.00731.x>
- Pastorino, M.J., Aparicio, A. G., & Azpilicueta, M. M. (2015). *Regiones de Procedencia del Ciprés de la Cordillera y bases conceptuales para el manejo de sus recursos genéticos en Argentina* (Mario J. Pastorino (ed.); 1°). Ediciones INTA.
- Pastorino, M.J., Fariña, M. M., Bran, D., & Gallo, L. A. (2006). Extremos geográficos de la distribución natural de *Austrocedrus chilensis* (Cupressaceae). *Boletín de La Sociedad Argentina de Botánica*, *41*(3–4), 307–311.

- Perelman, S., Garibaldi, L. A., & Tognetti, P. M. (2019). *Experimentación y modelos estadísticos* (1st ed.). Editorial Facultad de Agronomía.
- Peri, P.L., Bahamonde, H. A., Lencinas, M. V., Gargaglione, V., Soler, R., Ormaechea, S., & Pastur, G. M. (2016). A review of silvopastoral systems in native forests of *Nothofagus antarctica* in southern Patagonia, Argentina. *Agroforestry Systems*, 89(6), 933–960. <https://doi.org/10.1007/s10457-016-9890-6>
- Peri, P.L., Caballé, G., Hansen, N. E., Bahamonde, H. A., Lencinas, M. V., Müller, A. R. von, Ormaechea, S., Gargaglione, V., Soler, R., Sarasola, M., Rusch, V., Borrelli, L., Fernández, M. E., Gyenge, J., Tejera, L. E., Lloyd, C. E., & Martínez Pastur, G. (2018). Silvopastoral systems in Patagonia, Argentina. In A. M. Gordon, S. M. Newman, & B. R. W. Coleman (Eds.), *Temperate agroforestry systems* (2nd ed., pp. 252–273). CAB International. <https://doi.org/10.1079/9781780644851.0252>
- Peri, P.L., Dube, F., & Varella, A. C. (2016). Silvopastoral Systems in the Subtropical and Temperate Zones of South America: An Overview. In Pablo Luis Peri, F. Dube, & A. Varella (Eds.), *Silvopastoral Systems in Southern South America* (pp. 1–8). Springer. https://doi.org/10.1007/978-3-319-24109-8_1
- Peri, P.L., Hansen, N. E., Bahamonde, H. A., Lencinas, M. V., von Müller, A. R., Ormaechea, S., Gargaglione, V., Soler, R., Tejera, L. E., Lloyd, C. E., & Pastur, G. M. (2016). Silvopastoral Systems Under Native Forest in Patagonia Argentina. In Pablo Luis Peri, F. Dube, & A. C. Varella (Eds.), *Silvopastoral Systems in Southern South America* (pp. 117–168). Springer. https://doi.org/10.1007/978-3-319-24109-8_6
- Peri, P.L., Rosas, Y. M., López, D. R., Lencinas, M. V., Cavallero, L., & Martínez Pastur, G. (2022). Conceptual framework to define management strategies for silvopastoral systems in native forests. *Ecología Austral*, 32(2bis), 749–766. <https://doi.org/10.25260/EA.22.32.2.1.1872>
- Peri, P.L., Rusch, V., Von Muller, A., Varela, S., Quinteros, P., & Martínez Pastur, G. (2021). *Manual de Indicadores para Monitoreo de Planes Prediales de Manejo de Bosque con Ganadería Integrada - MBGI- Región Patagónica* (P.L. Peri (ed.)). INTA-MAYDS.
- Piazza, M. V., Garibaldi, L. A., Kitzberger, T., & Chaneton, E. J. (2016). Impact of introduced herbivores on understory vegetation along a regional moisture gradient in Patagonian beech forests. *Forest Ecology and Management*. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2016.01.035>
- Pourbabaie, H., Ebrahimi, S. S., Torkaman, J., & Pothier, D. (2014). Comparison in woody species composition, diversity and community structure as affected by livestock grazing and human uses in beech forests of northern Iran. *Forestry*, 20(1), 1–11.
- Premoli, A. C., & Kitzberger, T. (2005). Regeneration mode affects spatial genetic structure of *Nothofagus dombeyi* forests. *Molecular Ecology*, 14(8), 2319–2329. <https://doi.org/10.1111/j.1365-294x.2005.02629.x>
- Promis, A., Caldentey, J., & Ibarra, M. (2010). Microclima en el interior de un bosque de *Nothofagus pumilio* y el efecto de una corta de regeneración. *Bosque*, 31(2), 129–139. <https://doi.org/10.4067/s0717-92002010000200006>
- Promis, A., & Cruz, G. (2009). Fotografías hemisféricas: un método para estimar estructuras del

- dosel arbóreo e iluminación en el interior del bosque. *Revista Bosque Nativo*, 44, 12–15.
- Pulido, F., & Díaz, M. (2005). Regeneration of a Mediterranean oak: A whole-cycle approach. *Ecoscience*, 12(1), 92–102. <https://doi.org/10.2980/i1195-6860-12-1-92.1>
- Pulido, F., García, E., Obrador, J. J., & Moreno, G. (2010). Multiple pathways for tree regeneration in anthropogenic savannas: incorporating biotic and abiotic drivers into management schemes. *Journal of Applied Ecology*, 47(6), 1272–1281. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2010.01865.x>
- Puntieri, J. G., Stecconi, M., Brion, C., Mazzini, C., & Grosfeld, J. (2006). Effects of artificial damage on the branching pattern of *Nothofagus dombeyi* (Nothofagaceae). *Annals of Forest Science*, 63(1), 101–110. <https://doi.org/10.1051/forest:2005102>
- Quinteros, C. P., Bava, J. O., López Bernal, P. M., Gobbi, M. E., & Defossé, G. E. (2017). Competition effects of grazing-modified herbaceous vegetation on growth, survival and water relations of lenga (*Nothofagus pumilio*) seedlings in a temperate forest of Patagonia, Argentina. *Agroforestry Systems*, 91(4), 597–611. <https://doi.org/10.1007/s10457-016-9983-2>
- R Core Team. (2020). R: A language and environment for statistical computing. In *R: A language and environment for statistical computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.
- Raffaele, E., Kitzberger, T., & Veblen, T. (2007). Interactive effects of introduced herbivores and post-flowering die-off of bamboos in Patagonian *Nothofagus* forests. *Journal of Vegetation Science*, 18, 371–378. [https://doi.org/10.1658/1100-9233\(2007\)18\[371:ieoiha\]2.0.co;2](https://doi.org/10.1658/1100-9233(2007)18[371:ieoiha]2.0.co;2)
- Raffaele, E., Veblen, T. T., Blackhall, M., & Tercero-Bucardo, N. (2011). Synergistic influences of introduced herbivores and fire on vegetation change in northern Patagonia, Argentina. *Journal of Vegetation Science*, 22(1), 59–71. <https://doi.org/10.1111/j.1654-1103.2010.01233.x>
- Reid, R., & Ellis, J. (1995). Impacts of pastoralism on woodlands in South Turkana, Kenya: Livestock-mediated tree recruitment. *Ecological Applications*, 5, 978–992. <https://doi.org/https://doi.org/10.2307/2269349>
- Relva, M. A., Nuñez, M. A., & Simberloff, D. (2010). Introduced deer reduce native plant cover and facilitate invasion of non-native tree species: Evidence for invasional meltdown. *Biological Invasions*, 12(2), 303–311. <https://doi.org/10.1007/s10530-009-9623-0>
- Relva, M. A., & Sancholuz, L. A. (2000). Effects of simulated browsing on the growth of *austrorcedrus chilensis* saplings. *Plant Ecology*, 151, 121–127. <https://doi.org/10.1023/A:1026505412732>
- Relva, M. A., & Veblen, T. T. (1998). Impacts of introduced large herbivores on *Austrorcedrus chilensis* forests in northern Patagonia, Argentina. *Forest Ecology and Management*, 108(1–2), 27–40. [https://doi.org/10.1016/S0378-1127\(97\)00313-7](https://doi.org/10.1016/S0378-1127(97)00313-7)
- Reyes-Díaz, M., Alberdi, M., Piper, F., Bravo, L. A., & Corcuera, J. L. (2005). Low temperature responses of *Nothofagus dombeyi* and *Nothofagus nitida*, two evergreen species from south central Chile. *Tree Physiology*, 25(11), 1389–1398. <https://doi.org/10.1093/treephys/25.11.1389>
- Ricotta, C., & Moretti, M. (2011). CWM and Rao's quadratic diversity: A unified framework for

- functional ecology. *Oecologia*, 167(1), 181–188. <https://doi.org/10.1007/s00442-011-1965-5>
- Roig, F. A. (1992). Comparative wood anatomy of southern South America Cupressaceae. *IAWA Bulletin*, 13(2), 151–162.
- Rovere, A. E., Gobbi, M. E., & Relva, M. A. (2005). Regeneración de *Austrocedrus chilensis*. In J. F. Goya, J. L. Frangi, & M. F. Arturi (Eds.), *Ecología y manejo de los bosques de Argentina* (p. 16). Editorial de la Universidad Nacional de La Plata (EDULP).
- Rusch, V. E., López, D. R., Cavallero, L., Rusch, G. M., Garibaldi, L. A., Grosfeld, J., & Peri, P. L. (2017). Modelo de estados y transiciones de los ñirantales del NO de la Patagonia como herramienta para el uso silvopastoril sustentable. *Ecología Austral*, 27, 266–278. <https://doi.org/10.25260/ea.17.27.2.0.240>
- Schieltz, J. M., & Rubenstein, D. I. (2016). Evidence based review: Positive versus negative effects of livestock grazing on wildlife. What do we really know? *Environmental Research Letters*, 11, 113003. <https://doi.org/10.1088/1748-9326/11/11/113003>
- Scholes, R. J., & Archer, S. R. (1997). Tree-Grass Interactions in Savannas. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 28(1), 517–544. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.28.1.517>
- Seibert, P. (1982). *Carta de vegetación de la región de El Bolsón, Río Negro y su aplicación a la planificación del uso de la tierra*. Fundación para la Educación, la Ciencia y la Cultura.
- Shakeri, Z., Simberloff, D., Bernhardt-Römermann, M., & Eckstein, R. L. (2021). The impact of livestock grazing and canopy gaps on species pool and functional diversity of ground flora in the Caspian beech forests of Iran. *Applied Vegetation Science*, 24(3). <https://doi.org/10.1111/avsc.12592>
- Silvertown, J., Franco, M., & Menges, E. (1996). Interpretation of elasticity matrices as an aid to the management of plant populations for conservation. *Conservation Biology*, 10(2), 591–597. <https://doi.org/10.1046/j.1523-1739.1996.10020591.x>
- Silvertown, J., Franco, M., Pisanty, I., & Mendoza, A. (1993). Comparative Plant Demography--Relative Importance of Life-Cycle Components to the Finite Rate of Increase in Woody and Herbaceous Perennials. *The Journal of Ecology*, 81, 465–476. <https://doi.org/10.2307/2261525>
- Smith, J., Pearce, B. D., & Wolfe, M. S. (2012). Reconciling productivity with protection of the environment: Is temperate agroforestry the answer? *Renewable Agriculture and Food Systems*, 28(1), 80–92. <https://doi.org/10.1017/S1742170511000585>
- Soler, R., Bustamante, G., & Blazina, P. (2020). Manipulating mammal herbivory in South Patagonia forests: effects on plant species assemblage, survival and short-term growth response of *Nothofagus antarctica* seedlings. *The 1st International Electronic Conference on Forests — Forests for a Better Future: Sustainability, Innovation, Interdisciplinarity*, 6. <https://doi.org/10.3390/iecf2020-07959>
- Soler, R., Bustamante, G., & Rodríguez, P. (2022). Interacciones complejas ganado-vegetación en bosques de ñire de TDF. *VI Jornadas Forestales Patagónicas*, 292–296. <https://sipan.inta.gob.ar/jornadasforestalespatagonicas/index.actas.php>
- Soler, R., Lencinas, M. V., Bustamante, G., & Martínez Pastur, G. (2018). Atributos de la

- regeneración natural de ñire (*Nothofagus antarctica*) en Tierra del Fuego: beneficios y perjuicios que genera el uso silvopastoril. *Ecosistemas*, 27(3), 41–47.
<https://doi.org/10.7818/re.2014.27-3.00>
- Soler, R., Martínez Pastur, G., Peri, P. L., Lencinas, M. V., & Pulido, F. (2013). Are silvopastoral systems compatible with forest regeneration? An integrative approach in southern Patagonia. *Agroforestry Systems*, 87(6), 1213–1227. <https://doi.org/10.1007/s10457-013-9631-z>
- Soler, R., Peri, P. L., Bahamonde, H. A., Gargaglione, V., Ormaechea, S., Huertas Herrera, A., Sánchez-Jardón, L., Lorenzo, C., & Martínez Pastur, G. (2018). Assessing Knowledge Production for Agrosilvopastoral Systems in South America. *Rangeland Ecology and Management*, 71, 637–645. <https://doi.org/10.1016/j.rama.2017.12.006>
- Sommerfeld, A., Senf, C., Buma, B., D'Amato, A. W., Després, T., Díaz-Hormazábal, I., Fraver, S., Frelich, L. E., Gutiérrez, Á. G., Hart, S. J., Harvey, B. J., He, H. S., Hlásny, T., Holz, A., Kitzberger, T., Kulakowski, D., Lindenmayer, D., Mori, A. S., Müller, J., ... Seidl, R. (2018). Patterns and drivers of recent disturbances across the temperate forest biome. *Nature Communications*, 9, 4355. <https://doi.org/10.1038/s41467-018-06788-9>
- Spooner, P., Lunt, I., & Robinson, W. (2002). Is fencing enough? The short-term effects of stock exclusion in remnant grassy woodlands in southern NSW. *Ecological Management and Restoration*, 3(2), 117–126. <https://doi.org/10.1046/j.1442-8903.2002.00103.x>
- Stern, M., Quesada, M., & Stoner, K. E. (2002). Changes in composition and structure of a tropical dry forest following intermittent cattle grazing. *Revista de Biología Tropical*, 50(3–4), 1021–1034.
- Stubben, C., & Milligan, B. (2007). Estimating and analyzing demographic models. *Journal Of Statistical Software*.
- Suarez, M. L., & Kitzberger, T. (2008). Recruitment patterns following a severe drought: long-term compositional shifts in Patagonian forests. *Canadian Journal of Forest Research*, 38(12), 3002–3010. <https://doi.org/10.1139/X08-149>
- Tomimatsu, H., & Ohara, M. (2010). Demographic response of plant populations to habitat fragmentation and temporal environmental variability. *Oecologia*, 164(2), 903–911. <https://doi.org/10.1007/s00442-009-1505-8>
- Toro-Manríquez, M. D. R., Soler, R., Huertas Herrera, A., Lencinas, M. V., Promis, Á., Blazina, A. P., & Martínez Pastur, G. (2022). Inferring population dynamic trends of *Nothofagus pumilio* and *N. betuloides* in coastal and mountain forests of Tierra del Fuego: contrasting from flowering to seedling survival through several reproductive cycles. *Trees*, 36(1), 199–213. <https://doi.org/10.1007/s00468-021-02195-8>
- Toro Manríquez, M., Mestre, L., Lencinas, M. V., Promis, Á., Martínez Pastur, G., & Soler, R. (2016). Flowering and seeding patterns in pure and mixed *Nothofagus* forests in Southern Patagonia. *Ecological Processes*, 5(1), 1–12. <https://doi.org/10.1186/s13717-016-0065-1>
- Tortorelli, L. A. (2009). *Maderas y bosques argentinos* (2da ed.). Orientación Gráfica.
- Urbietta, I. R., Zavala, M. A., & Marañón, T. (2008). Human and non-human determinants of forest composition in southern Spain: Evidence of shifts towards cork oak dominance as a result of

- management over the past century. *Journal of Biogeography*, 35(9), 1688–1700. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2008.01914.x>
- Urretavizcaya, M. F., Contardi, L., Oyharzabal, M. F., & Pasquini, M. (2016). Calidad de semillas de especies nativas del bosque andino patagónico de la provincia de Chubut y su importancia para la producción de plantines. *Revista de La Facultad de Agronomía*, 115(1), 9–18.
- Urretavizcaya, M. F., & Defossé, G. E. (2004). Soil seed bank of *Austrocedrus chilensis* (D. Don) Pic. Serm. et Bizarri related to different degrees of fire disturbance in two sites of southern Patagonia, Argentina. *Forest Ecology and Management*, 187(2–3), 361–372. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2003.07.001>
- Urretavizcaya, M. F., & Defossé, G. E. (2013). Effects of nurse shrubs and tree shelters on the survival and growth of two *Austrocedrus chilensis* seedling types in a forest restoration trial in semiarid Patagonia, Argentina. *Annals of Forest Science*, 70(1), 21–30. <https://doi.org/10.1007/s13595-012-0234-z>
- Urza, A. K., & Sibold, J. S. (2017). Climate and seed availability initiate alternate post-fire trajectories in a lower subalpine forest. *Journal of Vegetation Science*, 28(1), 43–56. <https://doi.org/10.1111/jvs.12465>
- van Groenendael, J., de Kroon, H., & Caswell, H. (1988). Projection matrices in population biology. *Trends in Ecology and Evolution*, 3(10), 264–269. [https://doi.org/10.1016/0169-5347\(88\)90060-2](https://doi.org/10.1016/0169-5347(88)90060-2)
- Vandenbergh, C., Freléchoux, F., Moravie, M. A., Gadallah, F., & Buttler, A. (2007). Short-term effects of cattle browsing on tree sapling growth in mountain wooded pastures. *Plant Ecology*, 188, 253–264. <https://doi.org/10.1007/s11258-006-9160-1>
- Varga, A., Demeter, L., Ulicsni, V., Öllerer, K., Biró, M., Babai, D., & Molnár, Z. (2020). Prohibited, but still present: Local and traditional knowledge about the practice and impact of forest grazing by domestic livestock in Hungary. *Journal of Ethnobiology and Ethnomedicine*, 16(1), 1–12. <https://doi.org/10.1186/s13002-020-00397-x>
- Vázquez, D. P. (2002). Multiple effects of introduced mammalian herbivores in a temperate forest. *Biological Invasions*, 4(1), 175–191. <https://doi.org/10.1023/A:1020522923905>
- Veblen, T. T. (1989). Nothofagus regeneration in treefall gaps in northern Patagonia. *Canadian Journal of Forest Research*, 19, 365–371. <https://doi.org/10.1139/x89-055>
- Veblen, T. T., Burns, B., Kitzberger, T., Lara, A., & Villalba, R. (1995). The ecology of the conifers of Southern South America. In N. ENRIGHT & R. S. Hill (Eds.), *Ecology of the Southern Conifers* (pp. 120–155). Melbourne Univ. Press.
- Veblen, T. T., Donoso, C., Kitzberger, T., & Rebertus, A. J. (1996). Ecology of southern Chilean and Argentinean Nothofagus forests. *The Ecology and Biogeography of Nothofagus Forests*, 10, 93–353.
- Veblen, T. T., Kitzberger, T., & Lara, A. (1992). Disturbance and forest dynamics along a transect from Andean rain forest to Patagonian shrubland. *Journal of Vegetation Science*, 3(4), 507–520. <https://doi.org/10.2307/3235807>
- Veblen, T. T., Kitzberger, T., Raffaele, E., & Lorenz, D. C. (2003). Fire History and Vegetation

- Changes in Northern Patagonia, Argentina. In T. T. Veblen, W. L. Baker, G. Montenegro, & T. W. Swetnam (Eds.), *Fire and Climatic Change in Temperate Ecosystems of the Western Americas* (pp. 265–295). Springer. https://doi.org/10.1007/0-387-21710-x_9
- Veblen, T. T., Kitzberger, T., & Villalba, R. (2004). Nuevos paradigmas en ecología y su influencia sobre el conocimiento de la dinámica de los bosques del sur de Argentina y Chile. In M. F. Arturi, J. F. Goya, & J. L. Frangi (Eds.), *Ecología y manejo de bosques en Argentina* (p. 48).
- Veblen, T. T., & Lorenz, D. C. (1987). Post-fire stand development of Austrocedrus-Nothofagus forests in northern Patagonia. *Vegetatio*, *71*, 113–126. <https://doi.org/10.1007/BF00044825>
- Veblen, T. T., Mermoz, M., Martin, C., & Kitzberger, T. (1992). Ecological Impacts of Introduced Animals in Nahuel Huapi National Park, Argentina. *Conservation Biology*, *6*(1), 71–83. <https://doi.org/10.1046/j.1523-1739.1992.610071.x>
- Veblen, T. T., Mermoz, M., Martin, C., & Ramilo, E. (1989). Effects of Exotic Deer on Forest Regeneration and Composition in Northern Patagonia. *The Journal of Applied Ecology*, *26*(2), 711–724. <https://doi.org/10.2307/2404095>
- Vélez, M. L., La Manna, L., Tarabini, M., Gomez, F., Elliott, M., Hedley, P. E., Cock, P., & Greslebin, A. (2020). Phytophthora austrocedri in Argentina and Co-Inhabiting Phytophthoras: Roles of Anthropogenic and Abiotic Factors in Species Distribution and Diversity. *Forests*, *11*(11), 1223. <https://doi.org/10.3390/f11111223>
- Vera, F. W. . (2000). *Grazing ecology and forest history*. CABI Publishing.
- Vila, A. R., & Borrelli, L. (2011). Cattle in the Patagonian forests: Feeding ecology in Los Alerces National Reserve. *Forest Ecology and Management*, *261*, 1306–1314. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2011.01.009>
- Wang, B. C., & Smith, T. B. (2002). Closing the seed dispersal loop. *Trends in Ecology and Evolution*, *17*(8), 379–386. [https://doi.org/10.1016/S0169-5347\(02\)02541-7](https://doi.org/10.1016/S0169-5347(02)02541-7)
- Wood, S. N. (2004). Stable and efficient multiple smoothing parameter estimation for generalized additive models. *Journal of the American Statistical Association*, *99*, 673–686. <https://doi.org/10.1198/016214504000000980>
- Yates, C. J., & Hobbs, R. J. (1997). Woodland Restoration in the Western Australian Wheatbelt: A Conceptual Framework Using a State and Transition Model. *Restoration Ecology*, *5*(1), 28–35. <https://doi.org/10.1046/j.1526-100X.1997.09703.x>
- Zamorano-Elgueta, C., Cayuela, L., González-Espinosa, M., Lara, A., & Parra-Vázquez, M. R. (2012). Impacts of cattle on the South American temperate forests: Challenges for the conservation of the endangered monkey puzzle tree (*Araucaria araucana*) in Chile. *Biological Conservation*, *152*, 110–118. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2012.03.037>
- Zuur, A. F., Ieno, E. N., Walker, N. J., Saveliev, A., & Smith, G. M. (2009). Mixed Effects Models and Extensions in Ecology with R. In M. Gail, K. Kricheberg, J. M. Samet, A. Tsiatis, & W. Wong (Eds.), *Statistics for Biology and Health*. Springer. <https://doi.org/10.1007/978-0-387-87458-6>
- Zweifel, R., & Sterck, F. (2018). A Conceptual Tree Model Explaining Legacy Effects on Stem Growth. *Frontiers in Forests and Global Change*, *1*. <https://doi.org/10.3389/ffgc.2018.00009>

ANEXO

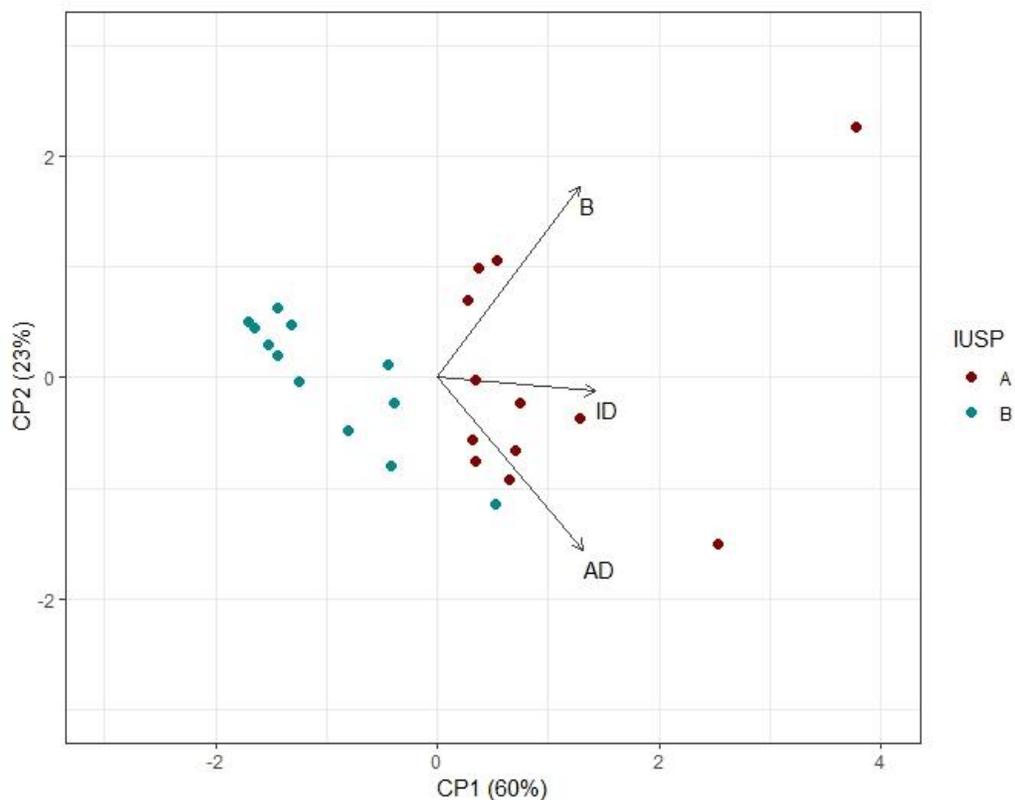


Figura A.1. Análisis de Componentes Principales (ACP). Representación del ordenamiento de las parcelas en función de tres variables indicadoras de uso silvopastoril: índice de daño sobre renovales (ID), bosteo (B) y apertura del dosel (AD). El color representa el nivel de intensidad de uso silvopastoril (IUSP) asignado a priori: bordó=Alta IUSP (A), cian= Baja IUSP (B).

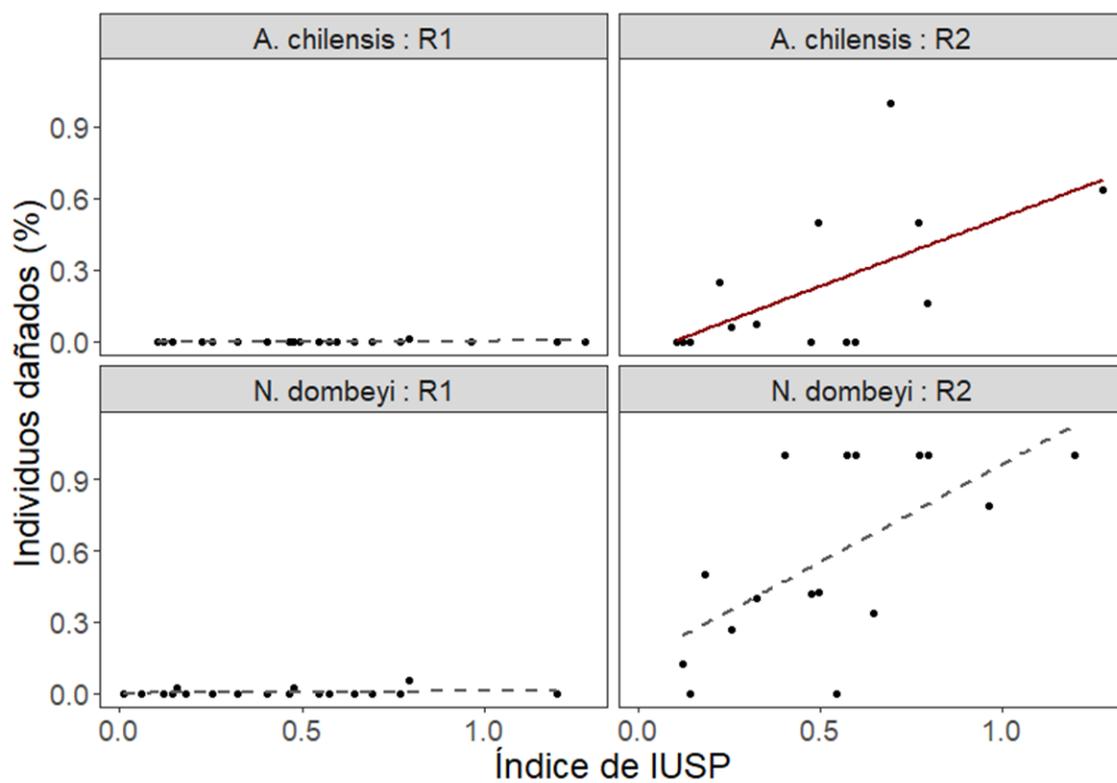


Figura A.2. Porcentaje de individuos dañados por especie (*A. chilensis* y *N. dombeyi*) y categoría (R1 < 10 cm de altura; R2 10-130 cm de altura) en función del índice de intensidad de uso silvopastoril (IUSP). En rojo se destacan las tendencias significativas ($p < 0,05$).

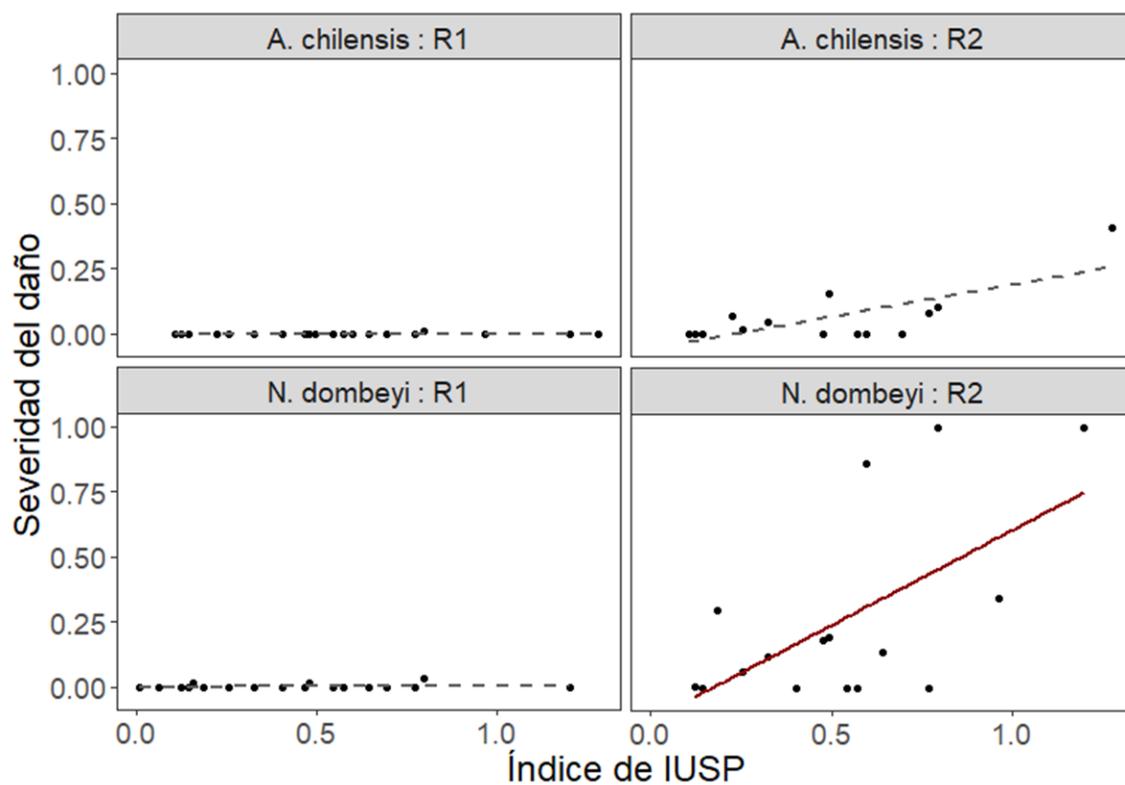


Figura A.3. Severidad del daño por especie (*A. chilensis* y *N. dombeyi*) y categoría (R1 < 10 cm de altura; R2 10-130 cm de altura) en función del índice de intensidad de uso silvopastoral (IUSP). En rojo se destacan las tendencias significativas ($p < 0,05$).

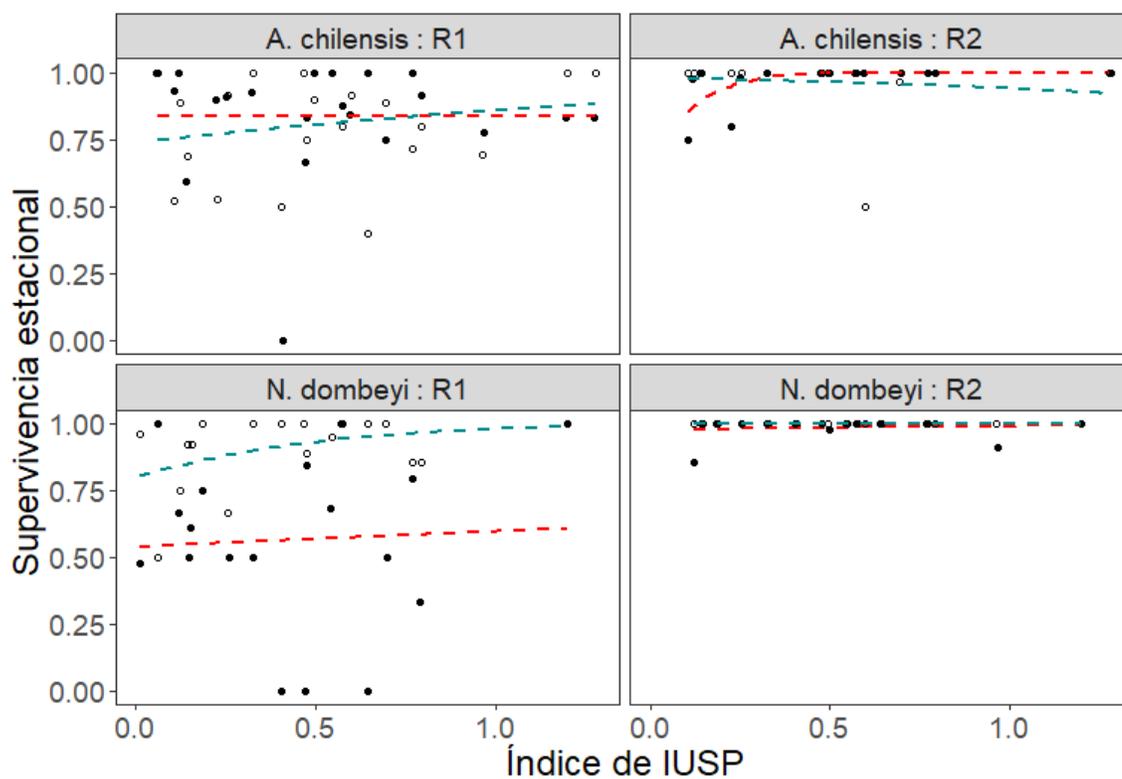


Figura A.4. Supervivencia estacional (estival e invernal) para cada especie en función del índice de intensidad de uso silvopastoril. Círculos llenos y línea roja= verano; Círculos vacíos y línea cyan= Invierno.

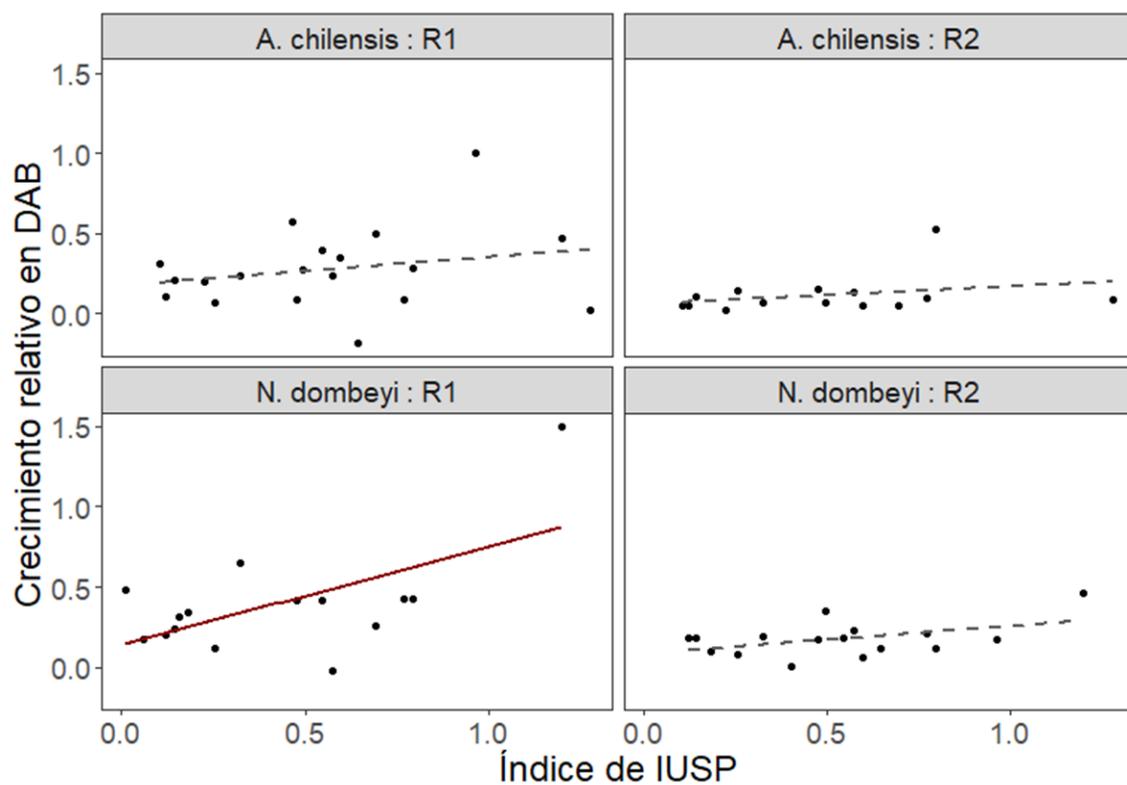


Figura A.5. Crecimiento relativo en DAB de *A. chilensis* y *N. dombeyi* por categoría (R1 < 10 cm de altura; R2 10-130 cm de altura) en función del índice de intensidad de uso silvopastoril (IUSP). En rojo se destacan las tendencias significativas ($p < 0,05$).

Cuadro A.1. Análisis de Componentes Principales (ACP). Autovectores y autovalores resultantes del ordenamiento de las parcelas en función de tres variables indicadoras de uso silvopastoril: índice de daño sobre renovales (ID), bosteo (B) y apertura del dosel (AD).

Autovalores			
Lambda	Valor	Proporción	Proporción acumulada
CP1	1,80	0,60	0,60
CP2	0,68	0,23	0,83
CP3	0,52	0,17	1,00
Autovectores			
Variables	CP1	CP2	CP3
ID	0,61	-0,05	0,79
B	0,55	0,74	-0,38
AD	0,56	-0,67	-0,48

Cuadro A.2. Valor de los coeficientes y significancia estadística (valor-p), de las variables de efectos fijos y sus interacciones en el modelo de **densidad de renovales** de *A. chilensis* (Ac) y *N. dombeyi* (Nd). SP: especie, CAT: categoría, IUSP: intensidad de uso silvopastoril.

	Coef	z.value	p.value
SP Ac: CAT R1	3,854	7,547	< 0,001*
IUSP: SP Ac: CAT R1	0,445	0,761	0,446
SP Nd: CAT R1	0,897	1,913	0,056
SP Ac: CAT R2	-0,780	-1,826	0,067
IUSP: SP Nd: CAT R1	-2,375	-2,832	0,004*
IUSP: SP Ac: CAT R2	-0,428	-0,568	0,569
SP Nd: CAT R2	-1,588	-2,494	0,012*
IUSP: SP Nd: CAT R2	3,754	1,148	0,001*

Cuadro A.3. Valor de los coeficientes y significancia estadística (valor-p), de las variables de efectos fijos y sus interacciones en el modelo de **supervivencia anual** de renovales de *A. chilensis* (Ac) y *N. dombeyi* (Nd). SP: especie, CAT: categoría, IUSP: intensidad de uso silvopastoril.

	Coef	z.value	p.value
SP Ac: CAT R1	-0,560	-2,407	0,016*
IUSP: SP Ac: CAT R1	0,372	0,912	0,362
SP Nd: CAT R1	-0,058	-0,159	0,874
SP Ac: CAT R2	0,518	1,592	0,111
IUSP: SP Nd: CAT R1	-0,126	-0,178	0,858
IUSP: SP Ac: CAT R2	-0,347	0,612	0,540
SP Nd: CAT R2	0,082	0,145	0,885
IUSP: SP Nd: CAT R2	0,095	0,092	0,927

Cuadro A.4. Valor de los coeficientes y significancia estadística (valor-p), de las variables de efectos fijos y sus interacciones en los modelos de **crecimiento relativo** anual en altura y DAB de renovales de *A. chilensis* (Ac) y *N. dombeyi* (Nd). SP: especie, CAT: categoría, IUSP: intensidad de uso silvopastoril.

	Crecimiento Altura			Crecimiento DAB		
	Coef	t.value	p.value	Coef	t.value	p.value
SP Ac: CAT R1	0,210	3,521	< 0,001*	0,207	2,018	0,056
IUSP: SP Ac: CAT R1	-0,023	-0,257	0,797	0,146	1,037	0,304
SP Nd: CAT R1	-0,093	-1,153	0,254	-0,078	-0,619	0,538
SP Ac: CAT R2	-0,200	-2,278	0,026*	-0,115	-0,852	0,397
IUSP: SP Nd: CAT R1	0,531	3,836	< 0,001*	0,476	0,218	0,030*
IUSP: SP Ac: CAT R2	0,178	1,239	0,220	-0,041	-0,186	0,853
SP Nd: CAT R2	0,182	1,459	0,150	0,112	0,584	0,561
IUSP: SP Nd: CAT R2	-0,647	-3,073	0,003*	-0,463	-1,424	0,160

Cuadro A.5. Comparación de densidad y tamaño medio de los individuos de *A. chilensis* y *N. dombeyi* por categoría (R1: regeneración inicial; R2: regeneración avanzada; J: juveniles y A: adultos) entre intensidades de uso silvopastoril (A: alta y B: baja).

<i>A. chilensis</i>				
	A	B	A	B
Categoría	Densidad		Tamaño	
R1	9508	7083	4,5	3,8
R2	4167	4300	32,3 *	43,8 *
J	142 *	1333 *	1,9	2,0
A	792 *	933 *	20,1 *	17,8 *

<i>N. dombeyi</i>				
	A	B	A	B
Categoría	Densidad		Tamaño	
R1	3750	3400	4,3	4,0
R2	4025*	3125*	50,6	49,4
J	108 *	392 *	1,1	2,0
A	83 *	225 *	42,1 *	30,7 *

* valor-p<0,05

Cuadro A.6. Comparación de la producción media de semillas con capacidad germinativa (Sem_cg) por adulto, número de reclutas por parcela y fertilidad (n° reclutas/Sem_cp.adulto⁻¹) entre intensidades de uso silvopastoril (A: alta y B: baja) para *Austrocedrus chilensis* y *Nothofagus dombeyi*.

	<i>A. chilensis</i>			<i>N. dombeyi</i>		
	A-B	t.value	p.value	A-B	t.value	p.value
<i>f</i>	0,03	0,76	0,491	-0,0026	-1,37	0,303
Sem_cg/adulto	-281	-2,30	0,083 [¥]	3042	2,61	0,059 [¥]
N° reclutas	-3,3	-0,16	0,882	-9	-0,95	0,395

* valor-p<0,05; [¥] valor-p<0,1

Cuadro A.7. Matrices de *A. chilensis* en Alta IUSP.

Elemento	18-19	19-20	20-21	Media
<i>a₁₁</i>	0,520	0,758	0,454	0,577
<i>a₂₁</i>	0,027	0,075	0,057	0,053
<i>a₁₂</i>	0,039	0,000	0,000	0,013
<i>a₂₂</i>	0,940	0,851	0,942	0,911
<i>a₃₂</i>	0,004	0,022	0,018	0,015
<i>a₂₃</i>	0,000	0,000	0,000	0,000
<i>a₃₃</i>	0,931	0,823	0,993	0,916
<i>a₄₃</i>	0,009	0,017	0,007	0,011
<i>a₃₄</i>	0,010	0,000	0,000	0,003
<i>a₄₄</i>	0,970	0,980	1,000	0,983
F₄	0,029	0,075	0,124	0,076

Cuadro A.8. Matrices de *A. chilensis* en Baja IUSP.

Elemento	18-19	19-20	20-21	Media
<i>a₁₁</i>	0,638	0,881	0,484	0,668
<i>a₂₁</i>	0,027	0,018	0,014	0,020
<i>a₁₂</i>	0,048	0,016	0,000	0,022
<i>a₂₂</i>	0,915	0,936	0,988	0,946
<i>a₃₂</i>	0,006	0,016	0,002	0,008
<i>a₂₃</i>	0,000	0,010	0,000	0,003
<i>a₃₃</i>	0,958	0,969	0,982	0,970
<i>a₄₃</i>	0,010	0,020	0,007	0,012
<i>a₃₄</i>	0,000	0,000	0,000	0,000
<i>a₄₄</i>	1,000	1,000	1,000	1,000
F₄	0,005	0,074	0,070	0,050

Cuadro A.9. Matrices de *N. dombeyi* en Alta IUSP.

Elemento	18-19	19-20	20-21	Media
<i>a</i> ₁₁	0,468	0,786	0,441	0,565
<i>a</i> ₂₁	0,075	0,022	0,020	0,039
<i>a</i> ₁₂	0,000	0,017	0,000	0,006
<i>a</i> ₂₂	0,935	0,966	0,949	0,950
<i>a</i> ₃₂	0,053	0,017	0,030	0,034
<i>a</i> ₂₃	0,000	0,000	0,000	0,000
<i>a</i> ₃₃	0,959	0,979	0,976	0,971
<i>a</i> ₄₃	0,041	0,021	0,024	0,029
<i>a</i> ₃₄	0,000	0,000	0,000	0,000
<i>a</i> ₄₄	1,000	1,000	1,000	1,000
F₄	0,001	0,001	0,000	0,001

Cuadro A.10. Matrices de *N. dombeyi* en Baja IUSP.

Elemento	18-19	19-20	20-21	Media
<i>a₁₁</i>	0,488	0,490	0,352	0,443
<i>a₂₁</i>	0,029	0,014	0,010	0,018
<i>a₁₂</i>	0,000	0,000	0,000	0,000
<i>a₂₂</i>	0,995	0,993	0,880	0,956
<i>a₃₂</i>	0,005	0,007	0,028	0,013
<i>a₂₃</i>	0,000	0,000	0,000	0,000
<i>a₃₃</i>	0,959	0,936	0,958	0,951
<i>a₄₃</i>	0,041	0,021	0,023	0,028
<i>a₃₄</i>	0,000	0,000	0,000	0,000
<i>a₄₄</i>	1,000	1,000	1,000	1,000
F₄	0,007	0,003	0,001	0,004

Cuadro A.11. Tasas de crecimiento poblacional (λ) e intervalos de confianza (IC) de los modelos estocásticos.

<i>A. chilensis</i>				
Matriz	λ_A	IC _A	λ_B	IC _B
Clásico	0,984	0,982-0,999	1,00006	0,995-1,008
Extrema variabilidad climática (0.4;0.2;0.4)	0,985	0,979-0,997	1,00005	0,994-1,007
Sequía recurrente (0.2;0.2;0.6)	0,991	0,983-1,0004	1,00007	0,996-1,007
<i>N. dombeyi</i>				
Matriz	λ_A	IC	λ_B	IC
Clásico	1,00037	0,999-1,002	1,00002	0,999-1,0008
Extrema variabilidad climática (0.4;0.2;0.4)	1,00043	0,999-1,003	1,000023	0,999-1,0009
Sequía recurrente (0.2;0.2;0.6)	1,00032	0,999-1,002	1,000009	0,999-1,0008

Cuadro A.12. Análisis de elasticidad y sensibilidad media de la tasa de crecimiento poblacional (λ) de cada especie.

Elemento	<i>A. chilensis</i>		<i>N. dombeyi</i>	
	Elasticidad	Sensibilidad	Elasticidad	Sensibilidad
<i>a₁₁</i>	0,00028	0.00047	0.00002	0.00043
<i>a₂₁</i>	0,00020	0.00442	0,00019	0.00617
<i>a₁₂</i>	0,00003	0.00032	0	0.00027
<i>a₂₂</i>	0,00254	0.00274	0,00365	0.00384
<i>a₃₂</i>	0,00019	0.11624	0,00019	0.00616
<i>a₂₃</i>	0	0.00133	0	0.00421
<i>a₃₃</i>	0,00657	0.00703	0,00622	0.00641
<i>a₄₃</i>	0,00046	0.04175	0,00019	0.06324
<i>a₃₄</i>	0,00053	0.21059	0	0.77908
<i>a₄₄</i>	0,98929	0.98974	0,98912	0.98930
F₄	0,00019	0.00267	0,00019	0.02688

Cuadro A.13. Lista de especies identificadas en parcelas de alta intensidad de uso silvopastoril y clausuras asociadas y descripción de sus atributos funcionales.

Especie	Ciclo de vida	Forma de vida	Arquitectura	Hábito	Palatable
<i>Acaena ovalifolia</i>	perenne	hierba	estolonífero	postrado	no
<i>Acaena pinnatifida</i>	perenne	hierba	estolonífero	postrado	no
<i>Adenocaulon chilense</i>	perenne	hierba	roseta	postrado	no
<i>Alstroemeria aurea</i>	perenne	hierba	estolonífero	erecto	no
<i>Aristotelia chilensis</i>	perenne	arbusto	tallo principal	erecto	si
<i>Austroblechnum penna marina</i>	perenne	helecho	estolonífero	postrado	no
<i>Austrocedrus chilensis</i>	perenne	árbol	tallo principal	erecto	si
<i>Azara microphylla</i>	perenne	arbusto	tallo principal	erecto	no
<i>Baccharis patagonica</i>	perenne	arbusto	varias ramas	erecto	no
<i>Baccharis racemosa</i>	perenne	arbusto	tallo principal	erecto	no
<i>Berberis darwinii</i>	perenne	arbusto	tallo principal	erecto	no
<i>Blechnum hastatum</i>	perenne	helecho	estolonífero	erecto	no
<i>Boquila trifoliolata</i>	perenne	arbusto	tallo principal	trepadora	no
<i>Carex andina</i>	perenne	hierba	estolonífero	erecto	no
<i>Chusquea culeou</i>	perenne	gramínea	tallo principal	erecto	si
<i>Colletia spinosissima</i>	perenne	arbusto	varias ramas	erecto	no
<i>Collomia biflora</i>	anual	hierba	tallo principal	erecto	no
<i>Conzya sp.</i>	anual	hierba	tallo principal	erecto	no
<i>Crepis capillaris</i>	anual	hierba	roseta	postrado	no
<i>Cynoglossum creticum</i>	perenne	hierba	roseta	erecto	no
<i>Diplolepis descolei</i>	perenne	arbusto	tallo principal	trepadora	no
<i>Embothrium coccineum</i>	perenne	arbusto	tallo principal	erecto	si
<i>Eryngium paniculatum</i>	perenne	hierba	roseta	postrado	no
<i>Fragaria chiloensis</i>	perenne	hierba	estolonífero	postrado	no
<i>Galium fuegianum</i>	anual	hierba	tallo principal	trepadora	no
<i>Gaultheria myrthilloides</i>	perenne	arbusto	tallo principal	erecto	no
<i>Gavilea araucana</i>	perenne	hierba	roseta	erecto	no
<i>Geranium magallanicum</i>	perenne	hierba	tallo principal	postrado	no
<i>Hieracium sp.</i>	anual	hierba	roseta	postrado	no
<i>Hypochaeris radicata</i>	perenne	hierba	roseta	postrado	no
<i>Lathyrus magellanicus</i>	perenne	hierba	estolonífero	trepadora	si
<i>Lomatia hirsuta</i>	perenne	árbol	tallo principal	erecto	no
<i>Maytenus boaria</i>	perenne	árbol	tallo principal	erecto	si

<i>Maytenus chubutensis</i>	perenne	arbusto	varias ramas	erecto	si
<i>Mutisia decurrens</i>	perenne	hierba	tallo principal	trepadora	no
<i>Mutisia spinosa</i>	perenne	hierba	tallo principal	trepadora	no
<i>Myoschilos oblongum</i>	deciduo	arbusto	varias ramas	erecto	si
<i>Nothofagus dombeyi</i>	perenne	árbol	tallo principal	erecto	si
<i>Osmorhiza chilensis</i>	perenne	hierba	estolonífero	erecto	no
<i>Polystichum multifidum</i>	perenne	helecho	tallo principal	erecto	no
<i>Prunella vulgaris</i>	perenne	hierba	roseta	erecto	no
<i>Pseudotsuga menziesii</i>	perenne	árbol	tallo principal	erecto	no
<i>Rosa eglanteria</i>	deciduo	arbusto	tallo principal	erecto	si
<i>Rubus ulmifolius</i>	perenne	arbusto	estolonífero	erecto	si
<i>Rumex acetosella</i>	perenne	hierba	tallo principal	erecto	si
<i>Schinus patagonicus</i>	perenne	arbusto	varias ramas	erecto	si
<i>Trifolium pratense</i>	perenne	hierba	roseta	postrado	si
<i>Trifolium repens</i>	perenne	hierba	roseta	postrado	si
<i>Vicia nigricans</i>	perenne	hierba	tallo principal	trepadora	si
<i>Viola magellanica</i>	perenne	hierba	estolonífero	postrado	no

Cuadro A.14. Diferencias del índice de diversidad beta entre el primer y el último año de las clausuras y de las parcelas de alta IUSP (C_2019-C_2021 vs A_2019-A_2021) y entre parcelas de alta IUSP y clausuras en el primer y en el último año (A_2019-C_2019 vs A_2021-C_2021).

Diversidad beta	dif	lwr	upr	valor-p
C_2019-C_2021 vs A_2019-A_2021	-0,012	-0,155	0,131	0,996
A_2019-C_2019 vs A_2021-C_2021	-0,032	-0,175	0,111	0,928

Cuadro A.15. Comparación de medias de las variables respuestas (VR) relacionadas a la estructura del sotobosque (CV: complejidad vertical; CH total: cobertura horizontal total; CH gram: cobertura horizontal de gramíneas; CH OFV: cobertura horizontal de otras formas de vida; CH palatables: cobertura horizontal de vegetación palatable dentro de OFV; CH no palatables: cobertura horizontal de vegetación no palatable dentro de OFV), en parcelas de alta intensidad de uso silvopastoril (A) y en clausuras pareadas (C).

VR	Año 1			Año 2			Año 3		
	A	C	valor-p	A	C	valor-p	A	C	valor-p
CV	1,20	1,43	0,36	1,26	1,36	0,67	1,36	1,39	0,89
CH total	0,35	0,36	0,94	0,43	0,46	0,59	0,36	0,39	0,62
CH gram	0,05	0,06	0,28	0,05	0,05	0,95	0,06	0,05	0,51
CH OFV	0,33	0,35	0,81	0,46	0,50	0,59	0,36	0,42	0,42
CH palatables	0,17	0,17	0,93	0,22	0,20	0,58	0,20	0,19	0,90
CH no palatables	0,16	0,18	0,79	0,24	0,30	0,32	0,16	0,22	0,25

Cuadro A.16. Importancia de cada variable predictora (IUSP: intensidad de uso silvopastoril y Año) y su interacción en los modelos de cada variable respuesta (CV: complejidad vertical; CH total: cobertura horizontal total; CH gram: cobertura horizontal de gramíneas; CH OFV: cobertura horizontal de otras formas de vida; CH palatables: cobertura horizontal de vegetación palatable dentro de OFV; CH no palatables: cobertura horizontal de vegetación no palatable dentro de OFV). En gris se resaltan las variables con influencias significativas (valor-p < 0,05).

VR	IUSP		Año		IUSP:Año	
	F	valor-p	F	valor-p	F	valor-p
CV	0,85	0,36	0,81	0,45	0,61	0,55
CH total	0,005	0,94	7,58	0,001	0,31	0,73
CH gram	1,2	0,28	0,77	0,46	1,16	0,32
CH OFV	0,056	0,81	8,6	<0,001	0,19	0,82
CH palatables	0,008	0,93	3,03	0,06	0,33	0,72
CH no palatables	0,07	0,79	10,97	<0,001	0,79	0,45

Cuadro A.17. Comparación de medias de las variables respuestas (VR) relacionadas a la diversidad funcional de la vegetación del sotobosque (FDRic: Riqueza funcional; FDEve: Equitatividad funcional; FDDiv: Divergencia funcional), en parcelas de alta intensidad de uso silvopastoril (A) y en las clausuras asociadas (C). Se resaltan las variables significativas (en gris $p < 0,05$ y en verde $p < 0,1$).

VR	Año 1			Año 2			Año 3		
	A	C	valor-p	A	C	valor-p	A	C	valor-p
FDRic	0,014	0,016	0,58	0,013	0,017	0,19	0,016	0,017	0,81
FDEve	0,54	0,50	0,3	0,50	0,48	0,52	0,50	0,49	0,89
FDDiv	0,84	0,88	0,08	0,83	0,89	0,01	0,85	0,88	0,15

Cuadro A.18. Importancia de cada variable predictora (IUSP: intensidad de uso silvopastoril y Año) y su interacción (IUSP:Año) en los modelos de cada variable respuesta (VR) relacionadas a la diversidad (Riq. Spp.: Riqueza específica, FDRic: Riqueza funcional; FDEve: Equitatividad funcional; FDDiv: Divergencia funcional). En gris se resaltan las variables con influencias significativas (valor- $p < 0,05$).

VR	IUSP		Año		IUSP:Año	
	Chisq	valor-p	Chisq	valor-p	Chisq	valor-p
Riq. Spp.	0,61	0,44	2,72	0,11	0,61	0,44
FDRic	0,55	0,46	1,09	0,58	1,46	0,48
FDEve	0,53	0,46	4,32	0,11	0,64	0,72
FDDiv	8,94	0,002	0,36	0,83	0,85	0,65

Cuadro A.19. Importancia de cada variable predictora (IUSP: intensidad de uso silvopastoril y Año) y su interacción (IUSP:Año) en los modelos de cada variable respuesta (VR) relacionada a la dinámica de regeneración (Reclutamiento, Sup R1: supervivencia de la regeneración inicial, Sup R2: supervivencia de la regeneración avanzada, Crec R1: crecimiento relativo en altura de la regeneración inicial, Crec R2: crecimiento relativo en altura de la regeneración avanzada). Se resaltan las variables significativas (en gris $p < 0,05$ y en verde $p < 0,1$).

<i>N. dombeyi</i>	IUSP		Año		IUSP:Año	
	F	valor-p	F	valor-p	F	valor-p
Reclutamiento	0,31	0,58	0,82	0,44	1,61	0,21
Sup R1	2,54	0,12	1,1	0,35	2,16	0,13
Sup R2	0,5	0,49	0,59	0,55	0,23	0,79
Crec R1	0,87	0,36	0,59	0,04	0,55	0,58
Crec R2	3,96	0,05	4,78	0,01	3,63	0,03

<i>A. chilensis</i>	IUSP		Año		IUSP:Año	
	F	valor-p	F	valor-p	F	valor-p
Reclutamiento	0,37	0,54	1,2	0,29	0,14	0,87
Sup R1	0,005	0,94	2,36	0,106	1,11	0,34
Sup R2	0,06	0,81	1,56	0,22	0,02	0,98
Crec R1	0,67	0,42	3,09	0,05	2,22	0,12
Crec R2	0,05	0,82	0,77	0,47	0,93	0,4

Cuadro A.20. Comparación de medias de las variables respuesta (VR) relacionadas a la dinámica de regeneración (Reclutamiento, Sup R1: supervivencia de la regeneración inicial, Sup R2: supervivencia de la regeneración avanzada, Crec R1: crecimiento relativo en altura de la regeneración inicial, Crec R2: crecimiento relativo en altura de la regeneración avanzada). Se resaltan las variables significativas (en gris $p < 0,05$ y en verde $p < 0,1$).

<i>N. dombeyi</i>	Año 1			Año 2			Año 3			
	VR	A	C	valor-p	A	C	valor-p	A	C	valor-p
Reclutamiento	0,2	0,63	0,58	0,2	-1,5	0,14	-0,81	-1,1	0,80	
Sup R1	0,58	0,93	0,12	0,65	0,68	0,86	0,44	0,28	0,49	
Sup R2	0,99	1,00	0,48	1,00	1,00	1,00	0,97	0,97	0,76	
Crec R1	0,53	0,66	0,36	0,21	0,27	0,63	0,21	0,13	0,62	
Crec R2	0,22	0,39	0,053	0,05	0,206	0,07	0,19	0,12	0,4	

<i>A. chilensis</i>	Año 1			Año 2			Año 3			
	VR	A	C	valor-p	A	C	valor-p	A	C	valor-p
Reclutamiento	0,72	0,26	0,54	1,55	1,31	0,71	1,46	0,85	0,37	
Sup R1	0,66	0,66	0,94	0,76	0,89	0,21	0,51	0,74	0,04	
Sup R2	0,96	0,96	0,81	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	
Crec R1	0,22	0,26	0,42	0,16	0,14	0,62	0,26	0,16	0,036	
Crec R2	0,15	0,16	0,82	0,09	0,04	0,45	0,07	0,12	0,48	