

Exclusión al ganado en bosques mixtos de Patagonia norte bajo uso silvopastoril: Respuestas estructurales y funcionales de la vegetación

DANIELA ARPIGIANI^{1,2,✉}, VERÓNICA CHILLO³; ROSINA SOLER⁴ & MARIANO M. AMOROSO^{1,2}

¹ Universidad Nacional de Río Negro. Instituto de Investigaciones en Recursos Naturales, Agroecología y Desarrollo Rural. Río Negro, Argentina. ² Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas (CONICET). Instituto de Investigaciones en Recursos Naturales, Agroecología y Desarrollo Rural. Río Negro, Argentina. ³ Instituto de Investigaciones Forestales y Agropecuarias de Bariloche (IFAB, INTA-CONICET). Río Negro, Argentina. ⁴ Centro Austral de Investigaciones Científicas (CADIC-CONICET). Ushuaia, Tierra del Fuego, Argentina.

RESUMEN. Las clausuras en bosques templados se han usado con frecuencia para evaluar los efectos del ganado con objetivos de conservación y restauración. Sin embargo, su empleo con objetivos de manejo en sistemas productivos integrados a bosques nativos está poco estudiado. Dado que los estudios se concentran en el hemisferio norte, es fundamental avanzar en investigaciones locales que aporten herramientas de manejo que garanticen la continuidad del componente forestal y la funcionalidad del sistema. Por ello, analizamos la respuesta de la vegetación a la exclusión temporal del ganado en sistemas silvopastoriles en bosques mixtos de *Austrocedrus chilensis* - *Nothofagus dombeyi* de la Patagonia norte. Evaluamos cambios en la estructura, la composición y la funcionalidad de la vegetación del sotobosque, así como en la regeneración de las especies dominantes del dosel. Seleccionamos tres predios de productores medianos y en cada uno establecimos parcelas abiertas y clausuras pareadas que se monitorearon durante tres años. Las clausuras afectaron de forma significativa el crecimiento en altura de los renovales de *N. dombeyi* y marginalmente la supervivencia de plántulas de *A. chilensis*, mientras que la riqueza de especies, la composición, la cobertura y la diversidad funcional del sotobosque no mostraron cambios. La cobertura de especies palatables no se vio afectada, posiblemente debido a la mayor limitación por luz que por la herbivoría y al corto tiempo de exclusión analizado. Bajo las condiciones estudiadas, la exclusión comunitaria de corto plazo no parece una herramienta conveniente en un manejo predial para promover la producción de forraje o la regeneración de las especies forestales más sensibles.

[Palabras clave: clausuras, sotobosque, Ciprés de la Cordillera, Coihue, regeneración, diversidad funcional]

ABSTRACT. Livestock exclusion in mixed forests of northern Patagonia under silvopastoral use: Structural and functional responses of vegetation. Closures in temperate forests have been widely used to evaluate the effects of livestock on conservation and restoration objectives, but their use with management objectives in integrated productive systems in native forests has been poorly studied. Given that the studies are concentrated in the northern hemisphere, it is essential to advance local research to provide management tools to ensure the continuity of the forest component and the functionality of the system. Therefore, we analyzed the response of vegetation to the temporary exclusion of livestock in silvopastoral systems in mixed *Austrocedrus chilensis* - *Nothofagus dombeyi* forests of northern Patagonia. We evaluated changes in the structure, composition and functionality of understory vegetation, as well as in the regeneration of dominant canopy species. We selected three medium-sized estates, and in each one established three plots and three paired closures, which were monitored for three years. Closures significantly affected the height growth of *N. dombeyi* saplings, and marginally the survival of *A. chilensis* seedlings, while the species richness, composition, cover and functional diversity of the understory showed no changes. The coverage of palatable species was not affected, possibly due to greater limitation by light than herbivory and the short time of exclusion. Under the conditions studied, short-term community closures do not appear to be a suitable tool in farm management to promote forage production or regeneration of the most sensitive forest species.

[Keywords: closures, understory vegetation, Ciprés de la Cordillera, Coihue, regeneration, functional diversity]

INTRODUCCIÓN

La ganadería en bosques nativos ha sido ampliamente asociada con efectos negativos tales como la alteración de la composición y la estructura de la vegetación o los cambios en el funcionamiento ecosistémico (Hobbs 1996; Vázquez 2002). La introducción de grandes herbívoros desde hace varios siglos modificó procesos ecológicos fundamentales del bosque como, por ejemplo, el ciclado de nutrientes, la regeneración de especies forestales, la productividad primaria y el régimen de disturbios (Vázquez 2002). En consecuencia, se generó heterogeneidad espacial a escala de paisaje y diferentes estados alternativos del bosque (Vera 2000; Rusch et al. 2017). Por ello, a menudo se observó a la ganadería por su impacto sobre la conservación del bosque e, incluso, sobre otras actividades productivas como la silvicultura (Graham et al. 2010; Bernes et al. 2018).

Si bien la percepción negativa del desarrollo de la ganadería en bosques fue cambiando en base a evidencias sobre los potenciales beneficios del manejo de sistemas multifuncionales, como los sistemas silvopastoriles (Jose 2009; Öllerer et al. 2019; Peri et al. 2021), todavía existe un conocimiento limitado sobre las herramientas de manejo adecuadas para lograr una integración exitosa. En este sentido, a menudo se utilizan clausuras al uso ganadero para evaluar los efectos del ganado con objetivos de conservación y restauración. Sin embargo, su aplicación temporal como herramienta de manejo en el contexto de un uso sustentable del bosque a escala predial permanece poco estudiada (Etchebarne and Brazeiro 2016).

La exclusión de la actividad antrópica mediante clausuras es un método muy utilizado para restaurar ecosistemas (Chazdon et al. 2021). Luego de la instalación de clausuras, se encontraron efectos muy variables sobre las comunidades vegetales, lo que dificulta la predicción de las trayectorias de la vegetación de forma generalizada (Bernes et al. 2018). La dirección y la magnitud de la respuesta de la vegetación a la exclusión del ganado dependen en gran medida del contexto socio-ambiental. Es decir, estas respuestas están influenciadas no solo por el tipo de vegetación y su estructura, sino también por su historia de uso (e.g., tipo y carga ganadera, disponibilidad de forraje alternativo o temporada de uso y combinación con el uso del recurso forestal) (Öllerer et al. 2019). Incluso, algunos efectos

pueden persistir tras la exclusión del disturbio debido a condicionamientos indirectos sobre la respuesta de la vegetación a través de cambios en componentes del ecosistema con bajas tasas de recuperación (e.g., suelo). Esta persistencia de efectos de usos pasados más allá de lo esperado se conoce como 'efecto legado' (Cuddington 2011).

Varios experimentos de exclusión reportaron aumentos en la densidad y la diversidad de renovales de especies arbóreas, así como una mayor cobertura y diversidad florística de la vegetación del sotobosque, junto con mejoras en las condiciones edáficas como la compactación y erosión (Cabin et al. 2000; Spooner et al. 2002; Michels et al. 2012; Soler et al. 2022). No obstante, otros estudios de exclusión no detectaron tales beneficios (Yates and Hobbs 1997; Aschero and García 2012); incluso, algunos reportaron efectos negativos en la regeneración de especies del dosel debido a la competencia con la vegetación exótica (Cabin et al. 2000; Soler et al. 2022).

Aunque se han realizado numerosos estudios manipulativos en bosques templados del mundo para evaluar los impactos de los herbívoros introducidos en la vegetación, su distribución geográfica no es uniforme y se concentran sobre todo en el hemisferio norte (Bernes et al. 2018). Estos estudios son escasos en bosques templados de Sudamérica, centrándose en áreas protegidas con objetivos estrictos de conservación o en estudios de la interacción entre herbivoría e incendios (Blackhall et al. 2008; Relva et al. 2010; Raffaele et al. 2011; de Paz and Raffaele 2013; Huertas Herrera et al. 2022). Debido a la variabilidad de respuestas observadas en la comunidad vegetal frente a la exclusión, resulta complejo generalizar propuestas de manejo. Por ello, abordar de manera local los efectos de la ganadería y su influencia en la composición y el funcionamiento de la comunidad vegetal en bosques templados es indispensable para planificar un manejo efectivo que garantice la conservación del componente forestal.

La ganadería es una práctica tradicional y muy extendida en los bosques templados de la Patagonia norte. El manejo ganadero tradicional dominante es estacional y se conoce localmente como 'invernada-veranada'. Se utilizan diferentes ambientes y tipos de bosques durante el año: valles y laderas medias durante la invernada, y bosques de altura durante la veranada (por lo general, de diciembre a marzo) (Amoroso et al. 2018; Chillo et al. 2018b). En las áreas

de invernada dominan bosques mixtos de *Austrocedrus chilensis* (D. Don) Pic. Serm. and Bizzarri y *Nothofagus dombeyi* (Mirb.) Oerst., que sostienen la carga ganadera durante la mayor parte del año (entre 8-9 meses), proporcionando refugio y alimento. Sin embargo, están poco estudiados como parte de los sistemas productivos de la región (Chillo et al. 2021; Arpigiani et al. 2022). La ganadería en esta región suele acoplarse con actividad silvícola, aunque con escasas pautas de manejo en su integración (Cardozo 2014; Amoroso et al. 2021; Chillo et al. 2021), por lo que denominamos a la actividad como “uso silvopastoril”. El objetivo de este estudio fue analizar la respuesta de la comunidad vegetal del bosque mixto a la exclusión temporal del uso silvopastoril (USP) a través de los cambios en la estructura, la composición y el funcionamiento de la vegetación del sotobosque, así como en la dinámica de la regeneración de las especies dominantes del dosel. Este estudio mantiene una mirada amplia de las múltiples trayectorias que pueden surgir en la dinámica de la vegetación como respuesta a la combinación de diversos factores: tipo e intensidad del disturbio, factores ecológicos, historia de uso y características de las especies que componen la comunidad que le otorgan diversas capacidades de respuesta tanto a la herbivoría como a su exclusión. Estos factores pueden determinar diferentes trayectorias en la dinámica de la vegetación a lo largo del tiempo. Por lo tanto, es la comprensión de los cambios en la estructura y funcionalidad, y su relación con la variación de los factores ecológicos, el eje del estudio.

MATERIALES Y MÉTODOS

Zona y sitios de estudio

El estudio se llevó a cabo en la Comarca Andina del Paralelo 42°, sudoeste de la provincia de Río Negro, Argentina (Material Suplementario-Figura S1). El clima es templado-húmedo; el régimen de precipitaciones es de tipo mediterráneo, con lluvias concentradas en otoño-invierno y un déficit hídrico fuerte en verano. La barrera que impone la Cordillera de los Andes a las masas de aire húmedo provenientes del Océano Pacífico resulta en un gradiente marcado de precipitación decreciente oeste-este (Dimitri 1972; Paruelo et al. 1998). La precipitación decrece de forma exponencial desde 2500 a 500 mm anuales en menos de 80 km (Jobbágy et al. 1995; Veblen et al. 1996). Entre 2200 y 900

mm de precipitaciones anuales, *A. chilensis* y *N. dombeyi* se asocian formando bosques mixtos (Donoso et al. 2022).

Los bosques mixtos bajo estudio presentan un dosel superior con dos estratos bien definidos: uno más alto, dominado por *N. dombeyi* (35-40 m), y uno más bajo, dominado por *A. chilensis* (20-25 m) (Veblen and Lorenz 1987; Dezzotti 1996). Estas especies arbóreas dominantes del dosel suelen asociarse con árboles más pequeños como *Lomatia hirsuta* (Lam.) Diels, *Schinus patagonicus* (Phil.) I. M. Johnst y *Embothrium coccineum* J. R. Forst. and G. Forst., formando un estrato arbóreo inferior (~10 m). 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 and Borrelli 2011; Arias Sepúlveda and Chillo 2017).

En esta región, Cardozo (2014) caracterizó a los productores ganaderos sobre la base de sus estrategias socio-productivas, distinguiendo entre pequeños y medianos. Entre ellos, los productores medianos se destacan por su predominancia espacial, representando ~22% del total de productores, pero abarcando ~60% de la superficie de bosques bajo uso silvopastoril. Sus predios tienen una superficie entre 1000 y 8000 ha, y se encuentran insertos en una matriz de bosques (>70% de la superficie de los predios está cubierta por bosques nativos).

Para este estudio se seleccionaron tres predios de productores ganaderos medianos; dos de ellos, en la localidad de El Bolsón (Mallín Ahogado y Costa del Río Azul), y el tercero, en la Comuna de El Manso, dos de los parajes de mayor importancia ganadera de la Comarca (Cardozo and Reuque 2012) (Material Suplementario-Figura S1). En estos predios, los bosques mixtos de *A. chilensis* - *N. dombeyi* utilizados durante la invernada reciben mayor intensidad de uso silvopastoril en áreas cercanas a los sectores abiertos destinados a pastoreo y corrales ('pampas'), así como en áreas próximas a los caminos. Por otro lado, las áreas más alejadas o separadas por barreras antrópicas (como alambrados) o geográficas (como barrancos o ríos) presentan una menor intensidad de uso silvopastoril. Las zonas con mayor intensidad de uso muestran una apertura mayor del dosel por la extracción parcial y selectiva de árboles con fines madereros, lo cual genera una mayor disponibilidad de forraje (Chillo et al. 2018a).

Como resultado, se observa una variación temporal y espacial de la carga ganadera asociada a la disponibilidad de forraje y al uso antrópico del bosque, lo que crea diferentes intensidades de uso silvopastoril (IUSP) dentro del mismo tipo de bosque y en un mismo predio.

Diseño experimental y recolección de datos

Se seleccionaron los sectores de mayor intensidad de uso silvopastoril (IUSP) dentro de los bosques mixtos de cada campo, excluyendo aquellas áreas que fueron deliberadamente transformadas al eliminar el componente forestal ('pampas'). En estos sectores se establecieron 3 parcelas abiertas de 10x10 m y 3 clausuras asociadas de 11x11 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 10x10 m). Así se trabajó con un total de 9 clausuras y 9 parcelas abiertas al ganado (Material Suplementario-Figura S1). Las clausuras y las parcelas abiertas pareadas se distanciaron un mínimo de 5 m y un máximo de 30 m.

Las clausuras fueron instaladas en el año 2018 y construidas con 6 hilos de alambre galvanizado, postes cada 5 m y varillas cada 1 m, asegurando de esta manera su estabilidad y durabilidad en la exclusión al ganado (Material Suplementario-Figura S2). Estas clausuras excluyeron solo al ganado bovino y permitieron el paso de fauna silvestre.

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 and Ellenberg 1974). Cada verano (febrero 2019, 2020 y 2021) se dispusieron 3 transectas de 10m en cada parcela, con puntos de muestreo cada 10 cm (Material Suplementario-Figura S3a). En cada punto de muestreo, usando una vara vertical de 1.25 m, se identificó y registró la presencia de las especies con toque en cada intervalo de 25 cm ('estrato'). A partir de estos datos de presencia de especies en cada estrato se calculó la complejidad vertical con el índice de Shannon-Wiener (H') (Ecuación 1). Además, se determinó la cobertura horizontal por estrato, definida como el porcentaje de puntos de muestreo de una transecta que presentaban contacto con vegetación en un estrato específico.

$$H' = \sum_{i=1}^S p_i \cdot \ln(p_i)$$

Ecuación 1

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.

Las especies identificadas fueron caracterizadas en base a 5 atributos funcionales relacionados con la respuesta a la herbivoría y a la oferta de forraje (Díaz et al. 2007; Chillo et al. 2018a): 1) ciclo de vida (perenne, anual, decíduo); 2) forma de vida (gramínea, hierba, helecho, arbusto, árbol); 3) arquitectura (estolón, roseta, tallo único, varias ramas); 4) hábito (erecto, postrado, trepadora), y 5) palatabilidad (sí, no). Los atributos funcionales de cada especie fueron asignados a partir del trabajo previo realizado por Chillo et al. (2018a) en bosques mixtos *A. chilensis* - *N. dombeyi*, y de los resultados de Vila y Borrelli (2011) sobre la composición de la dieta del ganado vacuno en bosques de la Patagonia norte. Dado que no se logró identificar a todas las especies dentro del grupo de las gramíneas, estas fueron consideradas solo para calcular la cobertura general y comparar la cobertura entre dos grandes grupos: gramíneas vs. otras formas de vida (i.e., hierbas, helechos, arbustos y árboles) y palatables vs. no palatables. Dado que ~92% de las gramíneas identificadas por Chillo et al. (2018a) en bosques mixtos de *A. chilensis* - *N. dombeyi* fueron consideradas palatables, se asumió que todas las gramíneas no identificadas en este estudio también eran palatables. Por su parte, el análisis de diversidad funcional se realizó excluyendo a las gramíneas, a excepción de *Chusquea culeou*.

Dinámica de regeneración. Durante el otoño del 2018 (mayo) se realizaron relevamientos de todos los renovales (individuos con altura <130 cm) de *A. chilensis* y *N. dombeyi* presentes en 3 subparcelas de 2x2 m anidadas dentro de cada parcela (Material Suplementario-Figura S3b). Cada renoval fue identificado con un precinto numerado, registrando su altura y diámetro a la base (DAB). Estos individuos se clasificaron en dos categorías en función de su altura: regeneración inicial (R1, altura <10 cm) y regeneración avanzada (R2, altura 10-130 cm) (Arpigliani et al. 2022). Cada otoño subsiguiente (mayo 2019, 2020 y 2021) se registró la supervivencia y se repitieron las mediciones de altura y DAB sobre los individuos vivos. Además, se identificaron los nuevos individuos establecidos durante

la temporada de crecimiento, calculando así la tasa de reclutamiento anual.

Análisis de datos

Se realizó el cálculo de la riqueza específica en cada situación, tanto en Alta IUSP como en Clausura. El índice de diversidad beta se usó para analizar la variación en la composición de especies de la comunidad vegetal entre situaciones y entre años. Para ello se aplicó la función `beta.temp()` del paquete `betapart` (Baselga and Orme 2012) en el software libre R versión 4.2.0 (R Core Team 2020).

A partir de dos matrices de datos, una con la abundancia de las especies por parcela y otra con los rasgos funcionales por especie, se calcularon cuatro índices de diversidad funcional (Mason et al. 2005; Mouchet et al. 2010; Ricotta and Moretti 2011): 1) la riqueza funcional, que cuantifica el grado de ocupación del espacio funcional multidimensional por el conjunto de especies de la comunidad; 2) la equitatividad funcional, que mide la uniformidad en la distribución de la abundancia de especies en el espacio funcional; 3) la divergencia funcional, que 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, y 4) la media comunitaria ponderada del atributo (CMW, por sus siglas en inglés), que proporciona el valor dominante de cada rasgo funcional en la comunidad por sitio. Todos estos índices de diversidad funcional se obtuvieron con la función `dbFD()` del paquete `FD` (Laliberté and Legendre 2010).

Para el análisis de los datos se aplicaron modelos aditivos generalizados mixtos (GAMM, por sus siglas en inglés), los que permiten incluir de manera simultánea: a) correlaciones temporales (medidas repetidas en el tiempo dentro de cada parcela); b) datos anidados (parcelas dentro de campos), y c) modelado de la varianza (Zuur et al. 2009). Para ello se utilizó la función `gamm()` del paquete `mgcv` (Wood 2004). Se especificaron en el modelo: a) la IUSP (Alta vs. Clausura), el Año (1: 2018-2019; 2: 2019-2020, 3: 2020-2021) y sus interacciones, como variables de efectos fijos, y b) el Campo como variable de efectos aleatorios. 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 and Weisberg 2019). Por último, se utilizó la función `emmeans()` del paquete `emmeans` (Lenth et al. 2020) para la comparación de medias.

RESULTADOS

Estructura, composición y funcionamiento del sotobosque

Durante tres estaciones de crecimiento se identificaron en total 50 especies vegetales (Material Suplementario-Tabla S1), de las cuales 46 especies (92%) fueron compartidas en ambos tratamientos. El 8% correspondió a especies únicas de cada tratamiento; dos se registraron solo en clausuras, y otras dos, en parcelas de alta IUSP. La diversidad beta entre tratamientos fue similar en el primer y en el último año (contraste del índice $\beta = -0.03$, $P = 0.93$), como así también entre el primer y el último año dentro de las parcelas de alta y dentro de las clausuras (contraste del índice $\beta = -0.01$, $P = 0.99$). Por lo tanto, no se observaron efectos significativos de las clausuras sobre la riqueza ni sobre la composición de especies.

Ninguna de las variables estructurales presentó cambios significativos entre tratamientos en el tiempo (Tabla 1). La cobertura de gramíneas presentó valores máximos del 25% y una media cercana al 5% (Figura 1.a). Por su parte, la cobertura de especies palatables tomó valores medios entre 17% y 22% (Figura 1.c). A pesar de la ausencia de cambios significativos, se destaca que la cobertura de otras formas de vida mostró mayores cambios interanuales y un incremento gradual en la diferencia de las medias a favor de las clausuras (Figura 1.b). La cobertura de otras formas de vida tomó valores entre 15% y 95%, con medias entre 33% y 50%. Un patrón similar se observó en la cobertura de especies no palatables, con medias entre 16% y 30% (Figura 1.d).

En función del CWM (Tabla 2) se observó una dominancia de especies palatables, ciclo perenne, tallo único y hábito erecto en parcelas de alta IUSP. La forma de vida fue el rasgo funcional más diverso, dominando principalmente árboles y arbustos, y en menor medida, hierbas. En las clausuras también dominaron especies palatables de ciclo perenne y hábito erecto. Además, se

Tabla 1. Comparación de medias de las variables respuestas (VR) relacionadas con 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).

Table 1. Mean comparisons of response variables (VR) related to understory structure (CV: vertical complexity; CH total: total horizontal coverage; CH gram: horizontal coverage of grasses; CH OFV: horizontal coverage of other life forms; CH palatables: horizontal coverage of palatable vegetation within OFV; CH no palatables: horizontal coverage of non-palatable vegetation within OFV), in high-intensity silvopastoral use plots (A) and paired enclosures (C).

VR	Año 1			Año 2			Año 3		
	A	C	P	A	C	P	A	C	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

observaron parcelas con dominancia de especies estoloníferas y un aumento en la cantidad de parcelas con dominancia de herbáceas. Aunque las especies palatables fueron dominantes en la mayoría de las parcelas de ambos tratamientos, esta superioridad en cantidad no se reflejó en una mayor abundancia o cobertura (Figura 1.c y d).

Con respecto a la diversidad funcional, tanto la riqueza (FRic) como la equitatividad funcional (FEve) permanecieron similares entre años y entre IUSP (Figura 2.a y b, Tabla 3). El único índice de diversidad funcional que presentó cambios significativos relacionados a la clausura fue el de divergencia funcional (FDiv) (Figura 2.c). Estos índices de diversidad funcional pueden tomar valores entre 0 y 1,

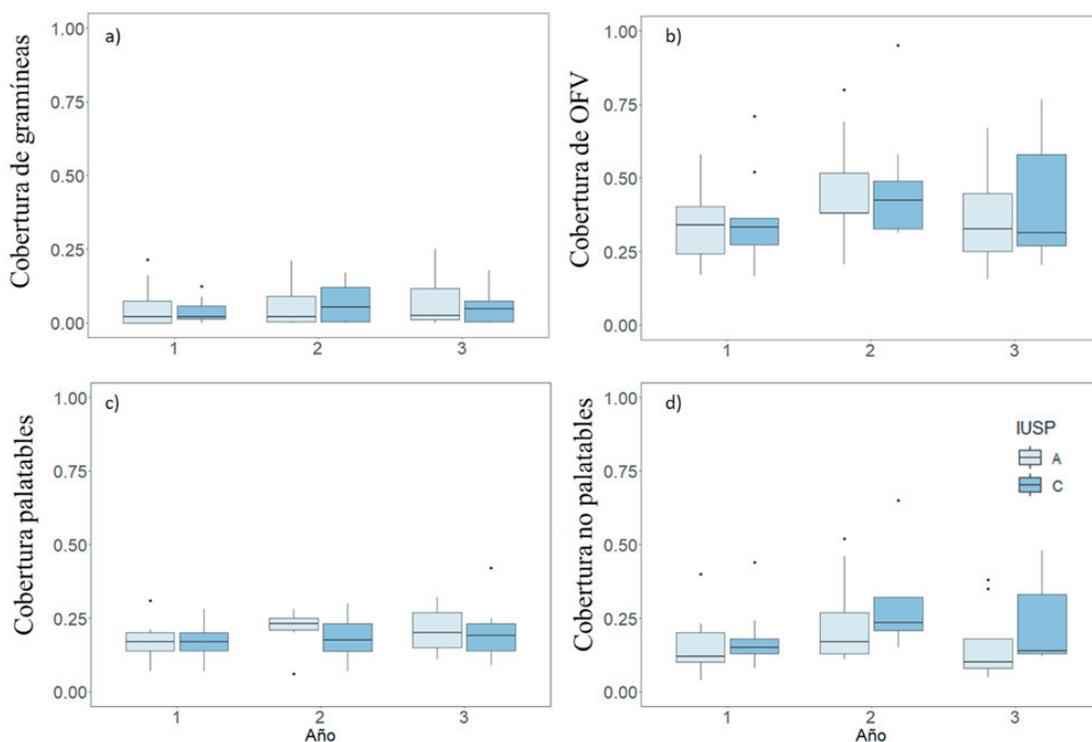


Figura 1. Cobertura horizontal (estrato 1, entre 0-25 cm de altura) de la vegetación del sotobosque en parcelas de alta IUSP (A) y en clausuras (C), agrupada en: a) gramíneas; b) otras formas de vida (OFV, distintas de gramíneas); c) especies palatables; d) especies no palatables. Los años representan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

Figure 1. Horizontal coverage (stratum 1, between 0-25 cm in height) of understory vegetation in high silvopastoral use intensity plots (A) and enclosures (C), grouped into: a) grasses; b) other life forms (OFV, different from grasses); c) palatable species; d) non-palatable species. The years represent the time post-enclosure.

Tabla 2. Rasgos funcionales predominantes en parcelas de alta intensidad de uso silvopastoril (IUSP=A) y clausuras (IUSP=C) en el primer y el último año de mediciones (2019 y 2021, respectivamente). Entre paréntesis se indica el número de parcelas en las que predomina cada rasgo funcional.

Table 2. Predominant functional traits in high silvopastoral use intensity plots (IUSP=A) and enclosures (IUSP=C) in the first and the last year of measurements (2019 and 2021, respectively). The number of plots in which each functional trait predominates is indicated in parentheses.

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)	Sí (7) No (2)
A	2021	Perenne (9)	Tallo único (9)	Erecto (9)	Arbusto (4) Árbol (5)	Sí (8) No (1)
C	2019	Perenne (9)	Tallo único (8) Estolón (1)	Erecto (9)	Hierba (3) Arbusto (3) Árbol (3)	Sí (9)
C	2021	Perenne (9)	Tallo único (8) Estolón (1)	Erecto (9)	Hierba (2) Arbusto (3) Árbol (4)	Sí (8) No (1)

Tabla 3. Comparación de medias de las variables respuestas (VR) relacionadas con la diversidad funcional de la vegetación del sotobosque (FRic: riqueza funcional; FEve: equitatividad funcional; FDiv: divergencia funcional) en parcelas de alta intensidad de uso silvopastoril (A) y en las clausuras asociadas (C).

Table 3. Mean comparisons of response variables (VR) related to functional diversity of understory vegetation (FRic: functional richness; FEve: functional evenness; FDiv: functional divergence) in high-intensity silvopastoral use plots (A) and associated enclosures (C).

VR	Año 1			Año 2			Año 3		
	A	C	P	A	C	P	A	C	P
FRic	0.014	0.016	0.58	0.013	0.017	0.19	0.016	0.017	0.81
FEve	0.54	0.50	0.3	0.50	0.48	0.52	0.50	0.49	0.89
FDiv	0.84	0.88	0.08	0.83	0.89	0.01	0.85	0.88	0.15

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 entre 0.88-0.89 en Clausura). Es decir: 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.

Dinámica de regeneración

El único atributo de la regeneración que mostró cambios significativos fue el crecimiento en altura de los renovales de *N. dombeyi*. La regeneración avanzada (R2) de esta especie presentó un patrón 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) (Figura 3.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 (Tabla 5). 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 (Figura 3.a, Tabla 4). El crecimiento de esta categoría 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 (Tabla 5).

La supervivencia fue menor y más variable en la categoría R1 que en la R2 para ambas especies (Figura 4.a y b). Solo la supervivencia de la categoría R1 de *A. chilensis* presentó una diferencia significativa, siendo mayor dentro de las clausuras en el último año de seguimiento (Tabla 5). La categoría R1 de *N. dombeyi* presentó una disminución progresiva de su supervivencia dentro de las clausuras, descendiendo de un promedio del 93% en el primer año a un 28% en el último año (Tabla 5). Sin embargo, la diferencia con la supervivencia fuera de las clausuras no fue significativa en ninguno de los años evaluados. Por último,

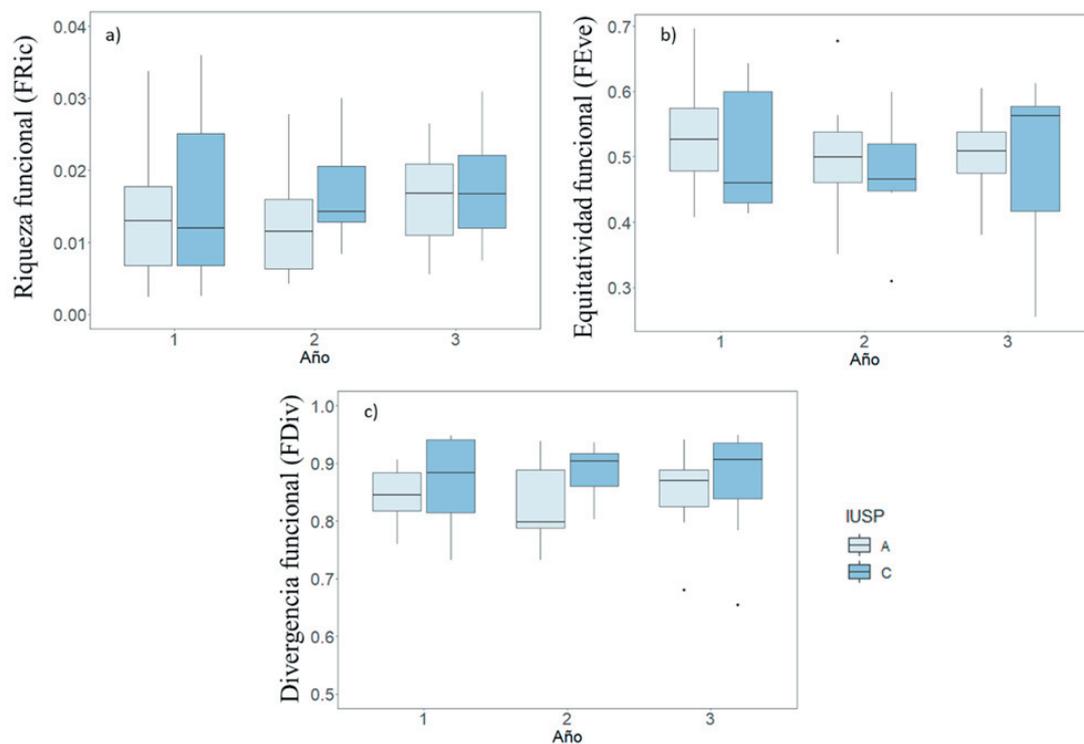


Figura 2. Índices de diversidad funcional de la vegetación del sotobosque en parcelas de alta intensidad de uso silvopastoril (IUSP=A) y en clausuras (IUSP=C): a) riqueza funcional (FRic); b) equitatividad funcional (FEve); c) divergencia funcional (FDiv). Los años representan el tiempo post-clausura.

Figure 2. Functional diversity indices of understory vegetation in high silvopastoral use intensity plots (IUSP=A) and enclosures (IUSP=C): a) functional richness (FRic); b) functional evenness (FEve); c) functional divergence (FDiv). The years represent the time post-enclosure.

Tabla 4. 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 con 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).

Table 4. Importance of each predictor variable (IUSP: silvopastoral use intensity and Year) and their interaction (IUSP: Year) in the models of each response variable (VR) related to regeneration dynamics (Recruitment; Sup R1: survival of initial regeneration; Sup R2: survival of advanced regeneration; Crec R1: relative height growth of initial regeneration; Crec R2: relative height growth of advanced regeneration).

VR	IUSP		Año		IUSP:Año	
	F	P	F	P	F	P
<i>N. dombeyi</i>						
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>						
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

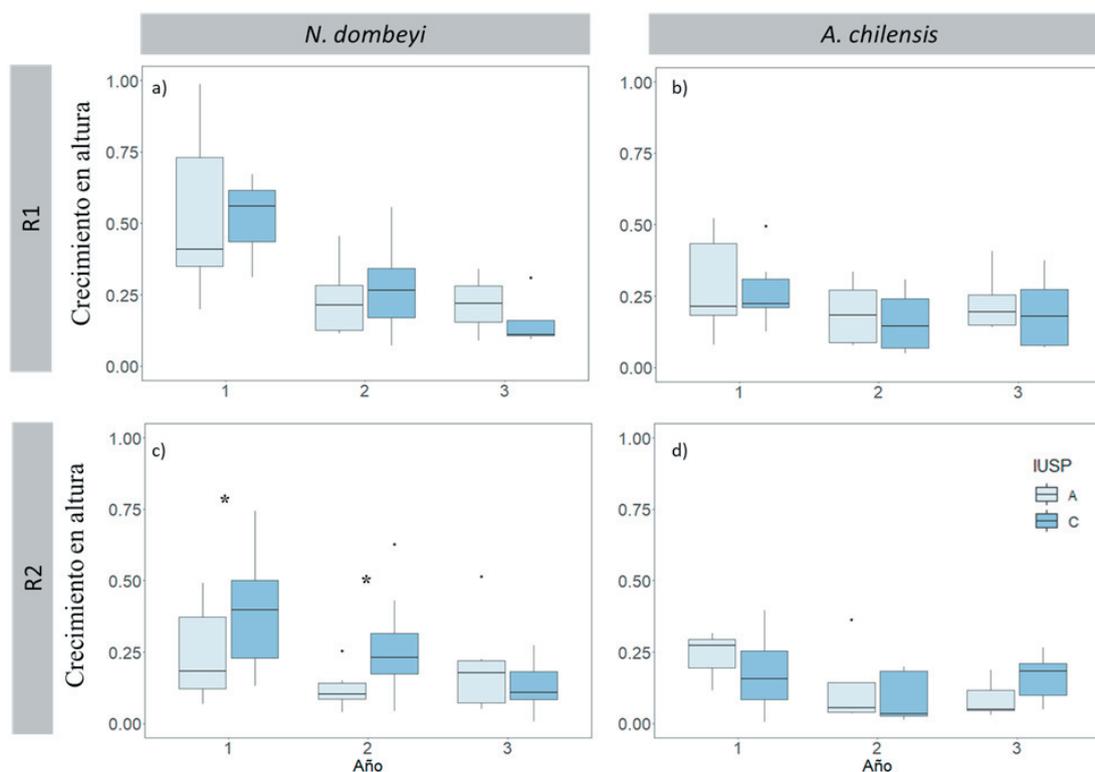


Figura 3. Crecimiento relativo anual en altura de renovales en parcelas de alta intensidad de uso silvopastoril (IUSP=A) y en clausuras (IUSP=C): a) crecimiento de la regeneración inicial (R1) de *N. dombeyi*; b) crecimiento de la regeneración inicial (R1) de *A. chilensis*; c) crecimiento de la regeneración avanzada (R2) de *N. dombeyi*; d) crecimiento de la regeneración avanzada (R2) de *A. chilensis*. Se identifican con * aquellas diferencias significativas entre IUSP ($P < 0.1$). Los años representan el tiempo post-clausura.

Figure 3. Annual relative height growth of the regeneration in high silvopastoral use intensity plots (IUSP=A) and enclosures (IUSP=C): a) growth of initial regeneration (R1) of *N. dombeyi*; b) growth of initial regeneration (R1) of *A. chilensis*; c) growth of advanced regeneration (R2) of *N. dombeyi*; d) growth of advanced regeneration (R2) of *A. chilensis*. Significant differences between IUSP are indicated with * ($P < 0.1$). The years represent the time post-enclosure.

Tabla 5. Comparación de medias de las variables respuesta (VR) relacionadas con 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).

Table 5. Mean comparisons of response variables (VR) related to regeneration dynamics (Recruitment; Sup R1: survival of initial regeneration; Sup R2: survival of advanced regeneration; Crec R1: relative height growth of initial regeneration; Crec R2: relative height growth of advanced regeneration).

VR	Año 1			Año 2			Año 3		
	A	C	P	A	C	P	A	C	P
<i>N. dombeyi</i>									
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>									
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

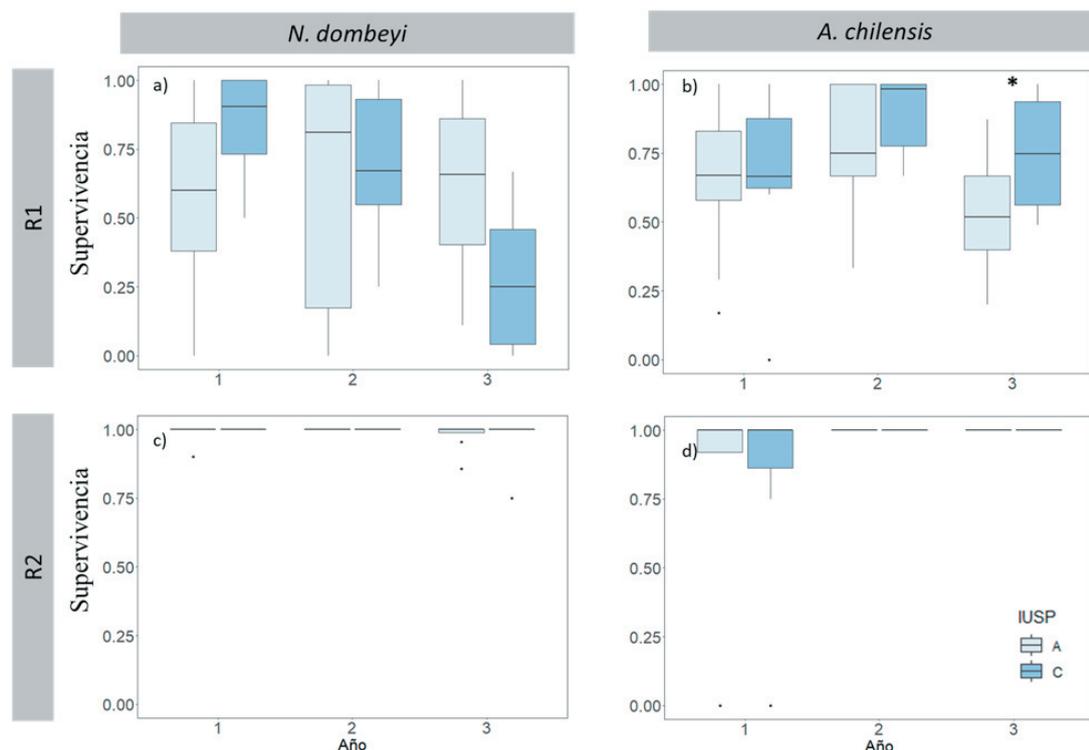


Figura 4. Supervivencia anual de renovales en parcelas de alta intensidad de uso silvopastoril (IUSP=A) y en clausuras (IUSP=C): a) supervivencia de la regeneración inicial (R1) de *N. dombeyi*; b) supervivencia de la regeneración inicial (R1) de *A. chilensis*; c) supervivencia de la regeneración avanzada (R2) de *N. dombeyi*; d) supervivencia de la regeneración avanzada (R2) de *A. chilensis*. Se identifican con * aquellas diferencias significativas entre IUSP ($P < 0.1$). Los años representan el tiempo post-clausura.

Figure 4. Annual survival of regeneration in high silvopastoral use intensity plots (IUSP=A) and enclosures (IUSP=C): a) survival of initial regeneration (R1) of *N. dombeyi*; b) survival of initial regeneration (R1) of *A. chilensis*; c) survival of advanced regeneration (R2) of *N. dombeyi*; d) survival of advanced regeneration (R2) of *A. chilensis*. Significant differences between IUSP are indicated with * ($P < 0.1$). The years represent the time post-enclosure.

el reclutamiento no presentó tendencias claras ni significativas entre años ni entre tratamientos.

DISCUSIÓN

En este estudio se analizó la respuesta de la comunidad vegetal a la exclusión temporal del uso silvopastoril a través de los cambios en la estructura, la composición y el 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 significativos sobre el crecimiento en altura de los renovales de *N. dombeyi* y sobre la supervivencia de renovales de *A. chilensis*. Sin embargo, no tuvieron efectos sobre el crecimiento de *A. chilensis*, el reclutamiento de las especies arbóreas, ni sobre la riqueza y abundancia de especies del sotobosque. La limitada respuesta de la vegetación podría explicarse principalmente por el breve

tiempo de exclusión analizado en relación a la lenta dinámica que caracteriza a los bosques templados.

Efectos sobre la comunidad del sotobosque

La ausencia de efectos significativos de las clausuras sobre la comunidad del sotobosque concuerda 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 reportan efectos significativos de los experimentos con clausuras de corto plazo (<5 años) sobre la riqueza de especies del sotobosque. Sin embargo, informan diferencias cuando el tiempo de exclusión supera la década, lo que indica que los cambios en el ensamble de la comunidad son lentos.

Tras el cese de la actividad silvopastoril, algunos efectos sobre la vegetación pueden persistir a largo plazo, ya sea a través de efecto

legado (i.e., continuidad de efectos indirectos) o debido a la tasa de recuperación de la vegetación directamente afectada (Cuddington 2011). Según Zweifel y Sterck (2018), el tiempo de vida útil de los órganos funcionales determina la duración de la influencia de eventos pasados en el crecimiento vegetal. Esto sugiere que especies longevas, como las dominantes en los bosques analizados, podrían experimentar un desacople entre las respuestas de su crecimiento y las condiciones actuales. En este contexto, Vila y Borrelli (2011) reportaron que árboles y arbustos representan entre el 30% y el 50% de la composición de la dieta del ganado en bosques de la Patagonia norte, por lo que el factor tiempo podría ser una fuerte influencia en los resultados de este estudio.

Luego de tres años desde la instalación de las clausuras se observó una ligera tendencia al aumento de la cobertura de la vegetación del sotobosque, aunque no precisamente de aquellas especies preferidas por el ganado. La ausencia de efecto sobre la cobertura de especies palatables podría deberse no solo al corto tiempo transcurrido desde las clausuras, sino a que la intensidad de uso ganadero no fue suficientemente alta para ejercer un consumo selectivo que limite o perjudique el desarrollo de su biomasa aérea, tal como sugieren Mazzini et al. (2018) para las Yungas. En esta línea, según Chillo et al. (2018b, 2022) en bosques mixtos similares, el crecimiento de la vegetación del sotobosque parece estar más influenciado por la apertura del dosel y el consecuente ingreso de luz que por la herbivoría doméstica.

Este estudio mostró una baja cobertura de gramíneas, a diferencia de lo observado en otros sistemas silvopastoriles de la Patagonia; en particular, aquellos establecidos en ñirantales y lengales, donde el sotobosque a menudo se enriquece con especies forrajeras (Peri et al. 2016; Rusch et al. 2017; Quinteros et al. 2017). Además, no dominaron especies anuales y de hábito postrado, en contraposición a lo reportado por Arias Sepúlveda y Chillo (2017) y Chillo et al. (2018a) en bosques mixtos de *A. chilensis* - *N. dombeyi*, en los cuales se incluyeron las pampas como extremo del gradiente de uso. Por lo tanto, a pesar de la apertura del dosel generada por la actividad forestal, la dominancia inicial de rasgos funcionales está asociada a especies características de sotobosque, tolerantes a la sombra y de crecimiento lento (i.e., árboles y arbustos). De esta manera, resulta comprensible que

la comunidad no responda rápidamente a la exclusión del ganado como lo haría una dominada por herbáceas o gramíneas.

Efectos sobre la dinámica de regeneración de las especies dominantes del dosel

La exclusión del ganado en varios tipos de bosques del mundo no siempre condujo a beneficios para la regeneración de las especies que componen el dosel arbóreo (Cabin et al. 2000; Michels et al. 2012; Aschero and García 2012). En el presente estudio, la implementación de las clausuras resultó en beneficios significativos sobre el crecimiento en altura de *N. dombeyi*, posiblemente debido a su crecimiento simpodial y su capacidad para reemplazar rápidamente la pérdida del ápice con ramas laterales. Además, se observó que esta especie puede exhibir un crecimiento compensatorio en respuesta a la herbivoría (Puntieri et al. 2006). Efectos inmediatos similares sobre el crecimiento de renovales se registraron en otras especies del género *Nothofagus* en la Patagonia (Martínez Pastur et al. 2016; Soler et al. 2020). Por su parte, no se registraron respuestas positivas del crecimiento de *A. chilensis*, probablemente debido a que es una especie de crecimiento lento y monopodial, cuya pérdida del ápice limita mucho su crecimiento en altura, modificando la relación altura:diámetro (Relva and Veblen 1998; Arpigliani et al. 2022).

Nothofagus dombeyi presentó una gran sensibilidad no solo a la exclusión, sino también a las variaciones inter-anales. Tanto el crecimiento en altura como la supervivencia disminuyeron de manera progresiva durante los años estudiados, posiblemente por una combinación de factores climáticos y por la tendencia al aumento de la cobertura horizontal de la vegetación del sotobosque. En relación con esto, Soler et al. (2022) observaron una disminución marcada en la supervivencia y la 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. En el último año de medición, esta especie también mostró la menor tasa de supervivencia para los renovales R1, aunque en este caso fue significativamente mayor dentro de las clausuras, probablemente debido a 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).

Relevancia para el manejo silvopastoril

En el contexto de un manejo silvopastoril orientado a garantizar la regeneración de las especies arbóreas del dosel, parece más práctico y económicamente viable considerar el empleo de exclusiones individuales en los casos donde sea necesario. En los mismos sitios de estudio, Arpigiani et al. (2022) observaron que pese al mayor índice de ramoneo en sectores de alta IUSP, los renovales de *N. dombeyi* mostraron mayor tasa de crecimiento en comparación con sectores de baja IUSP. Esto podría indicar que las clausuras individuales sean principalmente necesarias para los renovales de *A. chilensis*; estos mostraron una tendencia a la deformación en sectores de alta IUSP y no respondieron a las clausuras. En coincidencia, Soler et al. (2022) llegaron a conclusiones similares sobre la utilidad de las clausuras comunitarias para la regeneración de especies arbóreas en sistemas silvopastoriles en bosques de *N. antarctica* en Tierra del Fuego después de siete años de clausuras.

Por otro lado, Soler et al. (2022) proponen que exclusiones comunitarias de corto plazo podrían servir para incentivar la producción de biomasa vegetal como alimento para el ganado. No obstante, en los casos analizados en este trabajo, para que la exclusión cumpla con ese propósito, es posible que sea necesario acompañarla con una mayor apertura del dosel que permita que ingrese más 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 que alivie la competencia de la vegetación vecina sobre los renovales de *N. dombeyi*, permitiendo el reclutamiento y supervivencia de las plántulas de esta especie intolerante a la sombra.

CONCLUSIÓN

Las clausuras de pequeña escala utilizadas en este trabajo representan las primeras exclusiones destinadas al estudio de la respuesta comunitaria y la dinámica de regeneración natural a la exclusión del uso silvopastoril, con seguimiento sistemático en bosques de la Patagonia norte. En bosques mixtos de *Austrocedrus chilensis* - *Nothofagus dombeyi* bajo uso silvopastoril, las clausuras

al ganado de corto plazo no tienen un efecto sobre la riqueza, la diversidad y la composición funcional de la vegetación del sotobosque. Esto podría deberse a que en los bosques templados, los cambios en el ensamble de la comunidad son lentos, ya sea por el efecto legado que persiste en el tiempo como por los largos plazos en las dinámicas poblacionales de las especies dominantes. En este sentido, en otros bosques del mundo se reportaron cambios comunitarios luego de al menos una década de exclusión del disturbio. Además, en bosques templados, el crecimiento de la vegetación del sotobosque puede estar más influenciado por la apertura del dosel y el ingreso de luz que por la herbivoría doméstica; por esta razón no se registró un cambio significativo en las características funcionales de la vegetación asociadas al uso de recursos. Por otro lado, la exclusión favoreció el crecimiento en altura de la regeneración de *N. dombeyi*, pero no de *A. chilensis*, mientras que solo tuvo un efecto positivo sobre la supervivencia de regeneración inicial de *A. chilensis*. Este efecto diferencial del uso silvopastoril sobre los renovales de las especies clave del dosel evidencia que ambas toleran de diferente manera la herbivoría del ápice debido a sus estrategias de desarrollo y, por ende, son beneficiadas de forma diferencial frente a la exclusión. Por último, en relación con su aplicación en sistemas productivos, estas clausuras representan una interesante prueba piloto para evaluar la viabilidad de la exclusión del ganado como una estrategia a nivel predial, ya sea para favorecer la producción de forraje o promover la regeneración de las especies forestales clave.

AGRADECIMIENTOS. Deseamos agradecer a Roberto Criado, Lisandro y Oscar Lanfré y a Yayo Tillería por habilitar el uso de sus campos para la instalación de las clausuras. También a los ayudantes de campo por su enorme compromiso: Matías Scotti, Nicolás Bistolfi, Brisa Guenuleo, Facundo Gomez, Mariano Varela, Belén Vallerga, Noel Szudruk, Luciana Staiano, Ian Mott, Clara Pissolito. Finalmente a CONICET por la beca doctoral de Daniela Arpigiani. Este trabajo fue parcialmente financiado por la Universidad Nacional de Río Negro (PI 40-B-311) y la Agencia de Promoción Científica y Tecnológica de Argentina (PICT 2015-1692).

REFERENCIAS

- Amoroso, M. M., M. V. Chillo, V. Alcalá, C. A. Rezzano, D. Arpigliani, and E. M. Villacide. 2018. ¿Cómo modifica el uso silvopastoril la estructura y la dinámica poblacional de los bosques mixtos de ciprés de la cordillera y coihue? *Ecosistemas* 27:33-40. <https://doi.org/10.7818/ECOS.1502>.
- Amoroso, M. M., P. L. Peri, M. V. Lencinas, R. Soler, A. E. Rovere, et al. 2021. Región Patagónica (Bosques Andino Patagónicos). *En* P. L. Peri, G. Martínez Pastur and T. Schlichter (eds.). *Uso sostenible del bosque: Aportes desde la silvicultura argentina*. 1°. Ministro de Ambiente y Desarrollo Sostenible de la Nación (MAyDS), CABA.
- Arias Sepúlveda, J. E., and M. V. Chillo. 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* 27:29-38. <https://doi.org/10.25260/ea.17.27.1.0.297>.
- Arpigliani, D., V. Chillo, R. Soler, and M. M. Amoroso. 2022. Differential response of natural regeneration to silvopastoral use intensity in mixed forests of northern Patagonia, Argentina. *Forest Ecology and Management* 520:120408. <https://doi.org/10.1016/j.FORECO.2022.120408>.
- Aschero, V., and D. García. 2012. The fencing paradigm in woodland conservation: consequences for recruitment of a semi-arid tree. *Applied Vegetation Science* 15:307-317. <https://doi.org/10.1111/j.1654-109X.2011.01180.x>.
- Baselga, A., and C. Orme. 2012. Betapart: An R package for the study of beta diversity. *Methods in Ecology and Evolution* 3:808-812. <https://doi.org/10.1111/j.2041-210X.2012.00224.x>.
- Bernes, C., B. Macura, B. G. Jonsson, K. Junninen, J. Müller, J. Sandström, A. Lohmus, and E. Macdonald. 2018. Manipulating ungulate herbivory in temperate and boreal forests: Effects on vegetation and invertebrates. A systematic review. *Environmental Evidence* 7:1-32. <https://doi.org/10.1186/s13750-018-0125-3>.
- Blackhall, M., E. Raffaele, and T. T. Veblen. 2008. Cattle affect early post-fire regeneration in a *Nothofagus dombeyi*-*Austrocedrus chilensis* mixed forest in northern Patagonia, Argentina. *Biological Conservation* 141:2251-2261. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2008.06.016>.
- Cabin, R. J., S. G. Weller, D. H. Lorence, T. W. Flynn, A. K. Sakai, D. Sandquist, and L. J. Hadway. 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* 14:439-453. <https://doi.org/10.1046/j.1523-1739.2000.99006.x>.
- 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., and R. Reuque. 2012. Caracterización de la producción ganadera correspondiente al sector rionegrino de la Comarca Andina del Paralelo 42°. INTA Ediciones, El Bolsón.
- Chazdon, R. L., D. A. Falk, L. F. Banin, M. Wagner, S. J. Wilson, R. C. Grabowski, and K. N. Suding. 2021. The intervention continuum in restoration ecology: rethinking the active-passive dichotomy. *Restoration Ecology*:e13535. <https://doi.org/10.1111/rec.13535>.
- Chillo, M. V., M. M. Amoroso, and C. A. Rezzano. 2018a. La intensidad en el uso silvopastoril modifica la provisión de servicios ecosistémicos a través de cambios en la diversidad en bosques del noroeste de la Patagonia Argentina. *Ecosistemas* 27:75-86. <https://doi.org/10.7818/re.2014.27-3.00>.
- Chillo, M. V., D. P. Vázquez, M. M. Amoroso, and E. M. Bennett. 2018b. Land-use intensity indirectly affects ecosystem services mainly through plant functional identity in a temperate forest. *Functional Ecology* 32:1390-1399. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.13064>.
- Chillo, M. V., A. Ladio, J. Salinas Sanhueza, R. Soler, D. Arpigliani, C. A. Rezzano, A. G. Cardozo, P. L. Peri, and M. M. Amoroso. 2021. Silvopastoral Systems in Northern Argentine-Chilean Andean Patagonia: Ecosystem Services Provision in a Complex Territory. Pp. 115-137 *in* P. L. Peri, G. Martínez Pastur and L. Nahuelhual (eds.). *Ecosystem Services in Patagonia*. Springer, Cham. https://doi.org/10.1007/978-3-030-69166-0_6.
- Chillo, V., M. Amoroso, D. Arpigliani, and C. Rezzano. 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>.
- Cuddington, K. 2011. Legacy Effects: The persistent impact of ecological interactions. *Biological Theory* 6:203-210. <https://doi.org/10.1007/s13752-012-0027-5>.
- 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).
- Díaz, S., S. Lavorel, S. McIntyre, V. Falczuk, F. Casanoves, D. G. Milchunas, C. Skarpe, G. Rusch, M. Sternberg, I. Noy-Meir, J. Landsberg, W. Zhang, H. Clark, and B. D. Campbell. 2007. Plant trait responses to grazing - A global synthesis. *Global Change Biology* 13:313-341. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2006.01288.x>.
- Dimitri, M. J. 1972. La región de los bosques Andino-Patagónicos. Sinopsis general. INTA, Buenos Aires.
- Donoso, P. J., Á. Promis, G. A. Loguercio, H. Attis Beltrán, M. Caselli, L. M. Chauchard, G. Cruz, M. González Peñalba, G. Martínez Pastur, C. Navarro, P. Núñez, C. Salas-Eljatib, D. P. Soto, and A. Vásquez-Grandón. 2022. Silviculture of South American temperate native forests. *New Zealand Journal of Forestry Science* 52. <https://doi.org/10.33494/nzjfs522022x173x>.
- Etchebarne, V., and A. Brazeiro. 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>.
- Fox, J., and S. Weisberg. 2019. *An R Companion to Applied Regression*. Page Thousand Oaks CA: Sage. Sage publications.
- Graham, R. T., T. B. Jain, and J. L. Kingery. 2010. Ameliorating conflicts among deer, elk, cattle and/or other ungulates

- and other forest uses: a synthesis. *Forestry* 83:245-255. <https://doi.org/10.1093/forestry/cpq003>.
- Hobbs, N. T. 1996. Modification of Ecosystems by Ungulates. *The Journal of Wildlife Management* 60:695-713. <https://doi.org/10.2307/3802368>.
- Huertas Herrera, A., Á. Promis, M. Toro-Manríquez, M. V. Lencinas, G. Martínez Pastur, and M. Río. 2022. Rehabilitation of *Nothofagus pumilio* forests in Chilean Patagonia: can fencing and planting season effectively protect against exotic European hare browsing? *New Forests* 53:469-485. <https://doi.org/10.1007/s11056-021-09867-w>.
- Jobbágy, E. G., J. M. Paruelo, and R. J. León. 1995. Estimación del régimen de precipitación a partir de la distancia a la cordillera en el noroeste de la Patagonia. *Ecología Austral* 5:47-53.
- Jose, S. 2009. Agroforestry for ecosystem services and environmental benefits: an overview. *Agroforestry Systems* 76: 1-10. <https://doi.org/10.1007/s10457-009-9229-7>.
- Kitzberger, T., D. F. Steinaker, and T. T. Veblen. 2000. Effects of climatic variability on facilitation of tree establishment in northern Patagonia. *Ecology* 81:1914-1924. [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).
- Laliberte, E., and P. Legendre. 2010. A distance-based framework for measuring functional diversity from multiple traits. *Ecology* 91:299-305. <https://doi.org/10.1890/08-2244.1>.
- Lenth, R., H. Singmann, J. Love, P. Buerkner, and M. Herve. 2020. emmeans: estimated marginal means. R package version 1.4.4. *The American Statistician*.
- Letourneau, F. J., E. Andenmatten, and T. Schlichter. 2004. Effect of climatic conditions and tree size on *Austrocedrus chilensis*-shrub interactions in northern Patagonia. *Forest Ecology and Management* 191:29-38. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2003.11.002>.
- Martínez Pastur, G., R. Soler, H. Ivancich, M. V. Lencinas, H. Bahamonde, and P. L. Peri. 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., D. Mouillot, W. G. Lee, and J. B. Wilson. 2005. Functional richness, functional evenness and functional divergence: The primary components of functional diversity. *Oikos* 111:112-118. <https://doi.org/10.1111/j.0030-1299.2005.13886.x>.
- Mazzini, F., M. A. Relva, and L. R. Malizia. 2018. Impacts of domestic cattle on forest and woody ecosystems in southern South America. *Plant Ecology* 219:913-925. <https://doi.org/10.1007/s11258-018-0846-y>.
- Michels, G. H., E. M. Vieira, and F. N. de Sá. 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* 131:965-976. <https://doi.org/10.1007/s10342-011-0568-3>.
- Mouchet, M. A., S. Villéger, N. W. H. Mason, and D. Mouillot. 2010. Functional diversity measures: An overview of their redundancy and their ability to discriminate community assembly rules. *Functional Ecology* 24:867-876. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2435.2010.01695.x>.
- Mueller-Dombois, D., and D. Ellenberg. 1974. Community sampling: The relevé method. Page Aims and methods of vegetation ecology. John Wiley and Sons, New York.
- Öllerer, K., A. Varga, K. Kirby, L. Demeter, M. Biró, J. Bölöni, and Z. Molnár. 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>.
- Paruelo, J. M., A. Beltrán, E. Jobbágy, O. E. Sala, and R. A. Golluscio. 1998. The climate of Patagonia: General patterns and controls on biotic processes. *Ecología Austral* 8:85-101.
- de Paz, M., and E. Raffaele. 2013. Cattle change plant reproductive phenology, promoting community changes in a post-fire *Nothofagus* forest in northern Patagonia, Argentina. *Journal of Plant Ecology* 6:459-467. <https://doi.org/10.1093/jpe/rtt004>.
- Peri, P. L., N. E. Hansen, H. A. Bahamonde, M. V. Lencinas, A. R. von Müller, S. Ormaechea, V. Gargaglione, R. Soler, L. E. Tejera, C. E. Lloyd, and G. M. Pastur. 2016. Silvopastoral Systems Under Native Forest in Patagonia Argentina. Pp. 117-168 in P. L. Peri, F. Dube and A. C. Varela (eds.). *Silvopastoral Systems in Southern South America*. Springer. https://doi.org/10.1007/978-3-319-24109-8_6.
- Peri, P. L., V. Rusch, A. Von Muller, S. Varela, P. Quinteros, and G. Martínez Pastur. 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.
- Puntieri, J. G., M. Stecconi, C. Brion, C. Mazzini, and J. Grosfeld. 2006. Effects of artificial damage on the branching pattern of *Nothofagus dombeyi* (Nothofagaceae). *Annals of Forest Science* 63:101-110. <https://doi.org/10.1051/forest/2005102>.
- Quinteros, C. P., J. O. Bava, P. M. López Bernal, M. E. Gobbi, and G. E. Defossé. 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* 91:597-611. <https://doi.org/10.1007/s10457-016-9983-2>.
- R Core Team. 2020. R: A language and environment for statistical computing.
- Raffaele, E., T. T. Veblen, M. Blackhall, and N. Tercero-Bucardo. 2011. Synergistic influences of introduced herbivores and fire on vegetation change in northern Patagonia, Argentina. *Journal of Vegetation Science* 22:59-71. <https://doi.org/10.1111/j.1654-1103.2010.01233.x>.
- Relva, M. A., M. A. Nuñez, and D. Simberloff. 2010. Introduced deer reduce native plant cover and facilitate invasion of non-native tree species: Evidence for invasional meltdown. *Biological Invasions* 12:303-311. <https://doi.org/10.1007/>

- s10530-009-9623-0.
- Relva, M. A., and T. T. Veblen. 1998. Impacts of introduced large herbivores on *Austrocedrus chilensis* forests in northern Patagonia, Argentina. *Forest Ecology and Management* 108:27-40. [https://doi.org/10.1016/S0378-1127\(97\)00313-7](https://doi.org/10.1016/S0378-1127(97)00313-7).
- Ricotta, C., and M. Moretti. 2011. CWM and Rao's quadratic diversity: A unified framework for functional ecology. *Oecologia* 167:181-188. <https://doi.org/10.1007/s00442-011-1965-5>.
- Rusch, V. E., D. R. López, L. Cavallero, G. M. Rusch, L. A. Garibaldi, J. Grosfeld, and P. L. Peri. 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>.
- 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., Buenos Aires.
- Soler, R., G. Bustamante, and P. Blazina. 2020. Manipulating mammal herbivory in South Patagonia forests: effects on plant species assemblage, survival and short-term growth response of *Nothofagus antarctica* seedlings. Page 6. The 1st International Electronic Conference on Forests - Forests for a Better Future: Sustainability, Innovation, Interdisciplinarity. <https://doi.org/10.3390/iecf2020-07959>.
- Soler, R., G. Bustamante, and P. Rodríguez. 2022. Interacciones complejas ganado-vegetación en bosques de ñire de TDF. Pp. 292-296 en VI Jornadas Forestales Patagónicas. San Carlos de Bariloche.
- Spooner, P., I. Lunt, and W. Robinson. 2002. Is fencing enough? The short-term effects of stock exclusion in remnant grassy woodlands in southern NSW. *Ecological Management and Restoration* 3:117-126. <https://doi.org/10.1046/j.1442-8903.2002.00103.x>.
- Vázquez, D. P. 2002. Multiple effects of introduced mammalian herbivores in a temperate forest. *Biological Invasions* 4:175-191. <https://doi.org/10.1023/A:1020522923905>.
- Veblen, T. T., C. Donoso, T. Kitzberger, and A. J. Rebertus. 1996. Ecology of southern Chilean and Argentinean *Nothofagus* forests. *The Ecology and Biogeography of Nothofagus Forests* 10:93-353.
- Veblen, T. T., and D. C. Lorenz. 1987. Post-fire stand development of *Austrocedrus-Nothofagus* forests in northern Patagonia. *Vegetatio* 71:113-126. <https://doi.org/10.1007/BF00044825>.
- Vera, F. W. 2000. Grazing ecology and forest history. CABI Publishing, New York. <https://doi.org/10.1079/9780851994420.0000>.
- Vila, A. R., and L. Borrelli. 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>.
- 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., and R. J. Hobbs. 1997. Woodland Restoration in the Western Australian Wheatbelt: A Conceptual Framework Using a State and Transition Model. *Restoration Ecology* 5:28-35. <https://doi.org/10.1046/j.1526-100X.1997.09703.x>.
- Zuur, A. F., E. N. Ieno, N. J. Walker, A. Saveliev, and G. M. Smith. 2009. Mixed effects models and extensions in ecology with R. Ed. M. Gail, K. Kricheberg, J. M. Samet, A. Tsiatis and W. Wong (eds.). *Statistics for Biology and Health*. Springer, New York. <https://doi.org/10.1007/978-0-387-87458-6>.
- Zweifel, R., and F. Sterck. 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>.