



Universidad Nacional del Comahue  
Centro Regional Universitario Bariloche

COMPROMISOS ENTRE PRODUCTIVIDAD  
FORRAJERA Y COBERTURA ARBÓREA EN  
BOSQUES ANDINOS NORPATAGÓNICOS

Trabajo de Tesis para optar al Título de:

Doctor en Biología

Título y nombre completo del autor:

Licenciado en Ciencias Ambientales Fabio Daniel Trinco

Director: Pablo Adrián Titonell

Codirector: Lucas Alejandro Garibaldi

Año 2022

# ÍNDICE DE CONTENIDO

---

*Nota: La tesis se organiza en las secciones: Introducción, Materiales y Métodos, Resultados y discusión, Discusión general, Bibliografía y Anexo. La sección de Resultados esta subdividida a su vez en cuatro apartados, cada uno de los cuales responde a cada uno de los cuatro objetivos específicos.*

Índice de contenido.....	2
Índice de figuras .....	6
Índice de tablas .....	9
Agradecimientos .....	12
1 Resumen / Summary.....	14
1.1 Resumen .....	14
1.2 Summary.....	16
2 Introducción .....	18
2.1 Hacia el uso sustentable de los bosques nativos .....	18
2.2 Productividad forrajera en bosques nativos .....	20
2.3 Compromisos entre la resiliencia del bosque y la producción forrajera .....	25
2.4 Caso de estudio: los bosques del NO de Patagonia .....	29
2.5 Objetivos e hipótesis .....	33
2.5.1 Objetivo general .....	33
2.5.2 Objetivos particulares .....	33
2.5.3 Hipótesis y predicciones.....	34
3 Materiales y métodos .....	37
3.1 Área de estudio.....	37
3.2 Productividad forrajera con sensores remotos.....	39
3.3 Productividad forrajera y regeneración arbórea a campo .....	44
3.3.1 Campos seleccionados .....	44

3.3.2	Muestreo en clausuras .....	45
3.3.3	Muestreo en transectas .....	49
3.3.4	Determinación del valor de dieta.....	52
3.3.5	Análisis estadísticos.....	53
3.4	Regeneración arbórea en invernadero .....	56
3.4.1	Experimento preliminar .....	56
3.4.2	Experimento principal .....	57
3.4.3	Análisis estadísticos.....	60
4	Resultados y discusión .....	62
4.1	Sensores remotos .....	62
4.1.1	Exploración de datos con escalado multidimensional no métrico: correlación entre IVN y variables predictoras .....	62
4.1.2	Predicción del IVN con modelos lineares de regresión múltiple .....	64
4.1.3	Discusión .....	67
4.2	Productividad y calidad forrajera en clausuras ubicadas a campo .....	70
4.2.1	Productividad forrajera .....	70
4.2.2	Composición y calidad forrajera de los estratos bajos .....	76
4.2.3	Discusión .....	86
4.3	Regeneración arbórea a campo .....	90
4.3.1	Humedad del suelo .....	90
4.3.2	Regeneración en clausuras.....	91
4.3.3	Regeneración en transectas .....	92
4.3.4	Discusión .....	94
4.4	Experimento en invernadero.....	96
4.4.1	Emergencia.....	97
4.4.2	Supervivencia .....	99

4.4.3	Número final de plántulas.....	100
4.4.4	Discusión .....	104
5	Discusión general y conclusiones.....	109
5.1	Introducción.....	109
5.2	Síntesis e integración de resultados .....	109
5.3	Grado de cumplimiento de los objetivos planteados .....	114
5.4	Aportes al conocimiento existente.....	116
5.5	Aspectos por explorar y mejorar .....	120
5.6	Necesidad de futuras investigaciones .....	123
5.7	Conclusiones y recomendaciones .....	126
6	Bibliografía .....	134
7	Anexo .....	161
7.1	Fotografías.....	161
7.1.1	Recorrida por los campos con los productores.....	161
7.1.2	Colocación de clausuras para medición de productividad forrajera y regeneración de especies arbóreas .....	162
7.1.3	Cosecha de material vegetal en clausuras y medición de humedad del suelo	163
7.1.4	Estudio de la regeneración a campo en clausuras.....	164
7.1.5	Estudio de la heterogeneidad de ambientes .....	165
7.1.6	Experimento en invernadero .....	169
7.2	Metodología para la recolección y cálculo de atributos ambientales de todos los polígonos clasificados como aperturas forestales .....	171
7.3	Definición de atributos espaciales calculados (métricas del paisaje) .....	172
7.4	Tipos de vegetación analizados .....	173
7.5	Unidades cartográficas utilizadas .....	177
7.6	Ubicación de los relevamientos a campo.....	179

7.7	Efecto de (orientación de ladera * pendiente) <sup>2</sup> .....	181
7.8	Semillas cosechadas y seleccionadas para experimentos de regeneración arbórea	182
7.9	Informe de acondicionamiento de semillas .....	183
7.10	Abreviaciones de especies relevadas a campo .....	185
7.11	Informe calidad forrajera.....	188
7.12	Figuras y tablas anexas del estudio en invernadero .....	191
7.13	Resultados de los modelos estadísticos .....	200
7.13.1	Estudios mediante sensores remotos .....	200
7.13.2	Estudios de campo .....	210
7.13.3	Experimento en invernadero .....	232
8	Trabajo de respaldo .....	243

# ÍNDICE DE FIGURAS

---

Figura 2.1.1 La cascada de servicios ecosistémicos según Haines-Young and Potschin (2010) .....	20
Figura 2.3.1 Ejemplo de diferentes tipos de coberturas de hierbas en un bosque nativo pastoreado. ....	28
Figura 2.4.1 Modelo de estados y transiciones para sitios ecológicos de coihue-ciprés. ....	30
Figura 2.5.1 Predicciones de las hipótesis relacionadas con la variación de la productividad forrajera herbácea.....	36
Figura 2.5.2 Predicción de la hipótesis relacionada con la regeneración arbórea en relación con la cobertura herbácea. ....	36
Figura 3.1.1 Ubicación del área de estudio y de los experimentos realizados. ....	38
Figura 3.1.2 Valores de temperatura, precipitación promedio anual, altura sobre el nivel del mar y tipos de vegetación correspondientes al área de estudio y cercanías. ....	39
Figura 3.2.1 Obtención de imágenes de alta resolución espacial y su posterior clasificación que separa aperturas del bosque de zonas de canopeo arbóreo denso.....	40
Figura 3.2.2 Ejemplo de diferentes tipos de vegetación que se observan dentro del área de estudio.....	43
Figura 3.3.1 Ubicación de los campos seleccionados para realizar los estudios de campo. ...	45
Figura 3.3.2 Diseño de las clausuras ubicadas a campo. ....	46
Figura 3.3.3 Ubicación de los árboles en los cuales se cosecharon las semillas utilizadas en los experimentos de regeneración arbórea a campo e invernadero. ....	48
Figura 3.3.4 Ejemplo de ambientes representados por las clausuras ubicadas a campo. ....	50
Figura 3.3.5. Metodología de medición de las transectas ubicadas a campo. ....	51
Figura 3.4.1 Experimento preliminar para evaluar el efecto de la creación de surcos sobre la emergencia de las semillas.....	57
Figura 3.4.2 Niveles de coberturas de hierbas utilizados en el experimento en invernadero.	58
Figura 4.1.1 Primer plano del Ordenamiento Multidimensional No Métrico de las aperturas del bosque, caracterizadas por variables regionales y de paisaje. ....	63
Figura 4.1.2 Resultados de los modelos de regresión lineal múltiple para predecir el IVN en aperturas del bosque en tres fechas diferentes. ....	65

Figura 4.1.3 Predicción del IVN en aperturas del bosque en diferentes estaciones, variando la relación perímetro/área.....	66
Figura 4.2.1 Valores obtenidos a campo de materia seca según el campo muestreado, el estado alternativo del bosque y la fecha de muestreo.....	72
Figura 4.2.2 Predicción de la productividad forrajera con el modelo de variables regionales. ....	73
Figura 4.2.3 Predicción de la productividad forrajera con el modelo IVN.....	74
Figura 4.2.4 Primer plano del Ordenamiento Multidimensional No Métrico según las especies relevadas en las transectas y clausuras. ....	77
Figura 4.2.5 Primer plano del Ordenamiento Multidimensional No Métrico según las especies relevadas en las transectas y clausuras. ....	78
Figura 4.2.6 Ordenamiento Multidimensional No Métrico según las especies relevadas en las transectas y clausuras, ejes 1 y 3. ....	79
Figura 4.2.7 Ordenamiento Multidimensional No Métrico según las especies relevadas en las transectas y clausuras, ejes 1 y 3. ....	80
Figura 4.2.8 Variación de la cobertura del estrato de vegetación de 0 a 50 cm según el estado alternativo del bosque analizado y la apertura del canopy arbóreo.....	81
Figura 4.2.9 Variación de la calidad del forraje según la apertura del canopy y la fecha. ....	83
Figura 4.2.10 Primer plano del Ordenamiento Multidimensional No Métrico (NMDS por sus siglas en inglés) según las especies presentes de las clausuras en las cuales se han hecho cortes de biomasa. ....	84
Figura 4.2.11: Ordenamiento Multidimensional No Métrico (NMDS por sus siglas en inglés) según las especies presentes de las clausuras en las cuales se han hecho cortes de biomasa, ejes 1 y 3.....	85
Figura 4.3.1 Evolución de la humedad del suelo de las clausuras ubicadas a campo a lo largo del período de crecimiento. ....	91
Figura 4.3.2 Ordenamiento Multidimensional No Métrico (NMDS por sus siglas en inglés) de los patrones de regeneración arbórea observados en las transectas y asociación con variables ambientales cuanti y cualitativas. ....	93
Figura 4.4.1 Efecto de la cobertura de pasto, micrositio (pasto o suelo desnudo) y tratamiento de riego sobre la emergencia de plántulas de árboles. ....	99

Figura 4.4.2 Efecto de la cobertura de pasto, micrositio (pasto o suelo desnudo) y nivel de riego sobre la supervivencia de las plántulas de árboles.....	100
Figura 4.4.3 Efecto de la cobertura de gramíneas, micrositios (suelo herbáceo vs. suelo desnudo) y tratamiento de riego sobre el número final de plántulas de árboles establecidas. ....	102
Figura 5.2.1 Esquema hipotético de las interacciones que ocurren entre árboles y hierbas que crecen dentro de aperturas del bosque.....	111
Figura 5.2.2 Superficie y proporciones de cada uno de los cuatro ambientes en que ha sido clasificado el área de estudio.....	112
Figura 7.12.1 Variación del contenido de agua en macetas según la cobertura de hierbas y el momento de medición.....	191
Figura 7.12.2 Variación del número de plántulas de árboles vivos registradas a lo largo del experimento, clasificadas por cobertura de pasto, micrositio (pasto o. suelo desnudo) y tratamiento de riego. ....	192
Figura 7.12.3 Efecto de la cobertura de pasto, tipo de micrositio (pasto o suelo desnudo) y tratamiento de riego sobre la biomasa de las plántulas de árboles finales establecidas. ....	193
Figura 7.12.4 Efecto de la cobertura de pasto, micrositio (pasto o suelo desnudo) y nivel de riego sobre la altura de las plántulas de árboles finales establecidas.....	194
Figura 7.12.5 Efecto de la cobertura de pasto, micrositio (pasto o suelo desnudo) y nivel de riego sobre el diámetro de las plántulas de árboles finales establecidas. ....	195
Figura 7.12.6 Variación en el agua agregada a cada maceta a lo largo del experimento. ....	196
Figura 7.12.7 Efecto de la cobertura de pasto, micrositio (pasto o suelo desnudo) y tratamiento de riego sobre la temperatura de la superficie vegetal.....	197
Figura 7.13.1 Productividad de biomasa medida a campo y predicciones de la misma a partir del IVN y la apertura del canopy.....	214
Figura 7.13.2 Importancia relativa de las variables predictoras utilizadas para estimar la humedad del suelo.....	224
Figura 7.13.3 Importancia relativa de las variables predictoras utilizadas para estimar el número de existencias en clausuras. ....	226

## ÍNDICE DE TABLAS

---

Tabla 3.2.1 Ejemplos de la variación de los índices de forma a lo largo de diferentes configuraciones .....	41
Tabla 3.2.2 Tipo, rango y promedio de las variables utilizadas para caracterizar a las aperturas del bosque .....	41
Tabla 3.3.1 Ubicación de las clausuras colocadas dentro de cada campo seleccionado, según el estado alternativo del bosque y las características del ambiente lumínico .....	46
Tabla 3.3.2 Todas las mediciones realizadas en cada transecta según la distancia al origen de esta. ....	52
Tabla 3.3.3 Proporción de especies presentes en una dieta promedio de ganado doméstico en la zona de estudio. ....	53
Tabla 3.3.4 Variables utilizadas en los diferentes modelos estimados para predecir la productividad forrajera a campo. ....	55
Tabla 4.2.1 Importancia de las variables de modelos para estimar la productividad forrajera utilizando diferentes fuentes de información: variables regionales, de sitio e IVN. ....	71
Tabla 4.2.2 Comparativa de modelos para estimar la productividad forrajera utilizando diferentes fuentes de información: variables regionales, de sitio e IVN. ....	75
Tabla 4.2.3 Resultados de calidad de biomasa forrajera obtenida a campo en las clausuras, para diferentes estados alternativos del bosque.....	82
Tabla 4.4.1 La importancia relativa de cada variable predictora para diferentes variables respuesta relacionadas con el experimento en invernadero. ....	98
Tabla 7.3.1 Definición de atributos espaciales calculados para cada polígono definiendo el límite de la apertura.....	172
Tabla 7.5.1 Unidades cartográficas asociadas a cada clausura ubicada en el experimento a campo de productividad forrajera y regeneración arbórea. ....	177
Tabla 7.8.1 Ubicación de los árboles cosechados para obtención de semillas.....	182
Tabla 7.8.2 Características de los lotes obtenidos de semillas luego de la cosecha y tamizado .....	182
Tabla 7.8.3 Calidad de semillas cosechadas y seleccionadas para ambos experimentos preliminar y principal. ....	182

Tabla 7.10.1 Abreviatura utilizadas para identificar elementos genéricos relevados en transectas y clausuras ubicadas a campo. ....	185
Tabla 7.10.2 Abreviatura utilizadas para identificar especies relevados en transectas y clausuras ubicadas a campo.....	185
Tabla 7.12.1 Efecto de las variables predictoras sobre las variables de respuesta modeladas en el experimento en invernadero. ....	198
Tabla 7.13.1 Importancias relativas de las variables en el estudio mediante sensores remotos. ....	209

*“El Señor Dios tomó al hombre y lo puso en el jardín de Edén, para que lo cultivara y lo cuidara.”*

Génesis 2, 15

## AGRADECIMIENTOS

---

Agradezco en primer lugar a Dios, de quién toda sabiduría proviene, quién me creó y me dio la salud y entendimiento para estudiar mi carrera y realizar mis trabajos a lo largo de esta tesis. Es Dios también nos enseña que debemos cultivar y cuidar el lugar en el que nos regaló vivir, algo que me ha motivado a llevar adelante este trabajo durante estos cinco años.

Le doy gracias en segundo lugar a mi familia, quién me apoyó en todos mis proyectos de vida y emprendimientos, y siempre me han estado acompañando, dando su amor incondicional. Particularmente agradezco a mi mamá quien incluso me ha acompañado a salidas de campo a las montañas, a relevar vegetación para la tesis en ambientes muy complicados.

Asimismo, y no menos importante, agradezco a mi novia y a mis amigos, quienes me han apoyado en mis proyectos de vida, acompañado en todo momento y sostenido en momentos de dificultad.

Agradezco especialmente a mis directores, quienes han estado siempre presentes a pesar de sus obligaciones, de quienes y con quienes he aprendido muchísimo, no solo sobre el tema abordado en la tesis y metodologías de análisis de datos, sino sobre el trabajo en ciencia y la vida en sí misma. En este punto agradezco también a mi tutora, experta en bosques patagónicos, por su capacidad intelectual, quién no ha dejado de dedicarme tiempo personal y de revisión, para el desarrollo completo y correcto de cada punto realizado en esta tesis. Destaco asimismo de mis dos directores y mi tutora su calidez humana en el acompañamiento del desarrollo de la tesis.

Quiero reconocer asimismo a mis colegas del IFAB (CONICET-INTA) quienes me han acompañado a múltiples salidas de campo, con quienes he compartido alegrías y tristezas del procesos de tesis y con quienes me siento muy contenido e identificado en lo que fue el trabajo de investigación en las ciencias naturales. Particularmente agradezco a Sofía Hara, Valeria Álvarez, Melisa Longo, Luciana Laborda, Cecilia Roldán y Jorge Arias quienes me han ayudado mucho con los experimentos; a Mario Pastorino que me ha dado consejos clave que me salvaron por completo el experimento en invernadero, a Alejandro Aparicio, que me ha brindado ayuda para ejecutar el experimento en invernadero, a Octavio Bruzzone quien me brindó ayuda para el procesamiento de los datos obtenidos con sensores remotos; a Andrea Cardozo, quien fue

mi referente en entender la realidad a campo y me ha abierto las tranqueras de los productores donde trabajamos, a Priscila Willems, quién no ha dejado de brindarme ayuda estadística incluso estando jubilada, a Santiago Varela quien constantemente me aconsejó en mis experimentos, Ariel Mazzone, Mario Huentú, Fabián Jaque por la ayuda en el experimento en invernadero, a Carmelina de las Nieves, Alejandro Martínez Meier y Guillermina Dalla Salda por la ayuda en el laboratorio y a Mauro Sarasola, quién me recibió en INTA y gracias a quién pude obtener la beca y empezar esta tesis.

Asimismo, agradezco a Matías Patiño por sus recomendaciones en análisis de datos, a Facundo Oddi, quién ayudó en etapas iniciales de análisis de datos mediante sensores remotos y a Leonardo Taccari, quien ha realizado el trabajo de separar adecuadamente las semillas de coihue para los experimentos.

Agradecemos también a la Comisión Nacional de Actividades Espaciales (CONAE) por compartir las imágenes SPOT utilizadas para el análisis y a la Universidad de Groningen (RUG) por el apoyo institucional.

Este trabajo fue apoyado financieramente mediante una beca cofinanciada CONICET-INTA, por subvenciones de la Agencia Nacional de Promoción de la Investigación, el Desarrollo Tecnológico y la Innovación, Proyectos de Investigación Científica y Tecnológica de Argentina (ANCyPT, PICT- 2016-0305), y por World Wildlife Fund (WWF) y proyecto INTA PE-E1-I514-001 "Manejo del Bosque con Ganadería Integrada".

# 1 RESUMEN / SUMMARY

---

## 1.1 RESUMEN

Comprender los determinantes de la provisión servicios ecosistémicos es clave para tomar decisiones de manejo a nivel predial y de paisaje. Las interacciones entre especies en los bosques nativos tienen importantes consecuencias sobre la provisión de servicios ecosistémicos, lo que genera relaciones de compromiso o sinergia. En el NO de Patagonia, los sitios ecológicos de *N. dombeyi* - *A. chilensis* (coihue - ciprés) muestran que la regeneración de especies arbóreas puede verse impedida por especies herbáceas que pertenecen a una nueva estructura de la vegetación que deriva del pastoreo y de la apertura del dosel. Por otro lado, estas especies herbáceas son la principal fuente de forraje para el ganado doméstico. Esto genera un compromiso entre la producción de forraje y la regeneración de especies arbóreas. El objetivo general de esta tesis es estudiar el servicio ecosistémico de producción de forraje y los posibles compromisos o sinergias con la regeneración arbórea de coihue y ciprés.

En primer lugar, abordamos el estudio de la productividad forrajera a escala regional mediante sensores remotos. A pesar de su importancia, no están claros aún los determinantes de la productividad forrajera en paisajes boscosos muy heterogéneos, o su variabilidad a lo largo del año. El objetivo de este estudio es encontrar predictores de la variación del Índice de Vegetación Normalizado (IVN) en las aperturas de bosques nativos y evaluar como estos predictores cambian dentro del período de crecimiento. Más allá de las variables conocidas que se relacionan con la productividad forrajera (altitud, precipitación, etc.), hallamos que la forma de la apertura del bosque fue relevante para predecir el IVN. De este estudio se resalta que el manejo de bosques nativos heterogéneos que son utilizados para cría de ganado requiere considerar la forma de las aperturas para estimar la productividad forrajera.

En segundo lugar, abordamos el estudio de la productividad forrajera a escala de campo. Para ello colocamos 36 clausuras en los valles de los ríos Manso y Foyel (S41°40', O71°30') abarcando un gradiente de altitud y precipitaciones, en diferentes estados alternativos asociados a sitios ecológicos de coihue-ciprés. Las variables más importantes que permitieron predecir la productividad forrajera a campo fueron la precipitación promedio, el estado alternativo del bosque, la evapotranspiración potencial y la altitud, entre las variables regionales; y la apertura del canopy arbóreo y la cobertura de especies herbáceas, entre las variables de sitio. Las muestras de calidad de biomasa obtenidas de la cosecha se encuentran en un punto medio entre los forrajes de alta y baja calidad, indicando que la calidad forrajera es media. Las variables precipitación, pendiente, altitud, orientación de ladera, cobertura de cada estrato y apertura del canopy resultaron significativas para explicar la distribución de las especies. La cobertura y composición florística del estrato inferior se asocia en gran medida a cambios en el ambiente lumínico y al pastoreo animal, generados frecuentemente por la actividad antrópica.

En tercer lugar, abordamos el estudio de la regeneración arbórea a escala de campo. Específicamente estudiamos el efecto de la presencia o ausencia de hierbas sobre los índices de regeneración de coihue y ciprés, así como los patrones de regeneración natural de diversas especies arbóreas. Para ello utilizamos las clausuras ya instaladas y complementamos el relevamiento en transectas realizado en el estudio de productividad forrajera a campo. Hallamos

que la presencia de especies herbáceas forrajeras reduce significativamente la regeneración de coihue y ciprés. Del estudio de los ambientes relevados mediante transectas, hallamos que las variables cuantitativas proporción de gramíneas, dieta, cobertura 0-10 cm y 50-200 cm, apertura del canopy arbóreo, precipitación promedio anual, evapotranspiración potencial, temperatura promedio, pendiente y altitud resultaron significativas para explicar la distribución de la regeneración arbórea. Los patrones observados en ambos relevamientos muestran que existe un compromiso entre la regeneración de coihue y ciprés y la productividad forrajera.

Por último, estudiamos en invernadero y bajo condiciones controladas los efectos de las especies gramíneas sobre el establecimiento inicial de árboles bajo diferentes niveles de estrés hídrico. Hallamos que el incremento de la cobertura de pasto tuvo un efecto negativo en la supervivencia y en el número final de plántulas arbóreas establecidas en los niveles de riego medio y bajo. Altos niveles de riego y alta cobertura de gramíneas tuvieron efectos de facilitación o competencia sobre el número final de plántulas establecidas dependiendo de la especie o de las características del micrositio analizados. La aparición de un estrato gramíneo impactaría negativamente en la regeneración de árboles en bosques que no han co-evolucionado con grandes herbívoros.

Los principales resultados de esta tesis son:

- i. Se han identificado los principales determinantes de la productividad forrajera a escala regional y de campo.
- ii. Ha sido novedosa la importancia de las métricas del paisaje al momento de estimar la productividad forrajera en los bosques
- iii. Un factor relevante en relación con la productividad forrajera es la variación de la apertura del canopy arbóreo.
- iv. Se ha observado una correspondencia entre los patrones de regeneración arbórea hallados a diferentes escalas de estudio, observándose un efecto negativo de las especies herbáceas establecidas sobre la regeneración arbórea
- v. El pastoreo doméstico fue un factor importante que determinó la regeneración de coihue y de ciprés.

Las principales conclusiones de esta tesis son:

- i. Se deben considerar nuevas variables para la estimación adecuada de la productividad forrajera en bosques nativos.
- ii. Los determinantes de la productividad forrajera hallados permitirán estimar con mayor precisión la receptividad ganadera
- iii. Existen compromisos entre la producción de forraje y la regeneración de coihue y ciprés, y esta situación puede exacerbarse en regiones que muestran una limitante hídrica en el período de crecimiento o donde el cambio climático puede intensificar las condiciones de estrés hídrico.
- iv. La presencia del ganado induce la aparición de especies forrajeras herbáceas que reducen o impiden la regeneración del bosque.

## 1.2 SUMMARY

Understanding the determinants of the ecosystem services provision is key to making management decisions at the farm and landscape level. The interactions between species in native forests have important consequences on the provision of ecosystem services, which generates relationships of trade-off or synergy. In the NW of Patagonia, the ecological sites of *N. dombeyi* - *A. chilensis* (coihue - cypress) show that the regeneration of tree species can be impeded by herbaceous species that belong to a new structure of the vegetation that derives from cattle grazing and canopy opening. On the other hand, these herbaceous species are the main source of fodder for domestic livestock. This generates a compromise between forage production and the regeneration of tree species. The general objective of this thesis is to study the ecosystem service of forage production and the possible compromises or synergies with the tree regeneration of coihue and cypress.

In the first place, we address the study of forage productivity at a regional scale by means of remote sensing. Despite its importance, the determinants of forage productivity in very heterogeneous forest landscapes, or its variability throughout the year, are still unclear. The objective of this study is to find predictors of the variation of the Normalized Vegetation Index (IVN) in the openings of native forests and to evaluate how these predictors change within the growth period. Beyond the known variables that are related to forage productivity (altitude, precipitation, etc.), we found that the shape of the forest opening was relevant to predict the NVI. This study highlights that the management of heterogeneous native forests that are used for cattle raising requires considering the shape of the openings to estimate forage productivity.

Second, we address the study of forage productivity at the field scale. For this, we placed 36 closures in the valleys of the Manso and Foyel rivers covering a gradient of altitude and rainfall, in different alternate states associated with ecological sites of coihue-cypress. The most important variables that allowed predicting forage productivity in the field were the average rainfall, the alternate state, the potential evapotranspiration and the altitude, among the regional variables; and the tree canopy openness, the coverage of herbaceous species and the cartographic unit, among the site variables. The biomass quality samples obtained from the harvest are at a midpoint between high and low quality forages, indicating that the forage quality is medium. The variables precipitation, slope, altitude, slope orientation, coverage of each stratum and tree canopy openness were significant in explaining the distribution of the species. The coverage and floristic composition of the lower stratum is largely associated with changes in the lighting environment and animal grazing, generated frequently by human activity.

Thirdly, we address the study of tree regeneration on a field scale. Specifically, we study the effect of the presence or absence of herbaceous plants on the regeneration rates of coihue and cypress, as well as the natural regeneration patterns of various tree species. For this, we use the closures already installed and we complement the survey in transects carried out in the study of forage productivity in the field. We found that the presence of forage herbaceous species significantly reduces the regeneration of coihue and cypress. From the study of the environments surveyed by means of transects, we found that the quantitative variables: proportion of grasses, diet, coverage from 0 to 10 cm and 50 to 200 cm, canopy openness, average annual precipitation, potential evapotranspiration, average temperature, slope and altitude were significant to explain the distribution of tree regeneration. The patterns observed in both

surveys show that there is a trade-off between the regeneration of coihue and cypress and forage productivity.

Finally, we studied in a greenhouse and under controlled conditions the effects of grass species on the initial establishment of trees under different levels of water stress. We found that increasing grass cover had a negative effect on survival and final number of established tree seedlings at medium and low irrigation levels. High levels of irrigation and high grass cover had facilitation or competition effects on the final number of established seedlings depending on the species or characteristics of the microsite analyzed. The appearance of a grassy layer would have a negative impact on the regeneration of trees in forests that have not co-evolved with large herbivores.

The main results of this thesis are:

- i. The main determinants of forage productivity at a regional and field scale have been identified.
- ii. The importance of landscape metrics has been novel when estimating forage productivity in forests
- iii. A relevant factor in relation to forage productivity is the variation in the tree canopy openness.
- iv. Some correspondence has been observed between the tree regeneration patterns found at different study scales, observing a negative effect of the established herbaceous species on tree regeneration.
- v. Domestic grazing was an important factor that determined the regeneration of coihue and cypress.

The main conclusions of this thesis are:

- i. New variables must be considered for the adequate estimation of forage productivity in native forests.
- ii. The determinants of forage productivity found will allow estimating with greater precision the cattle receptivity
- iii. There are trade-offs between forage production and regeneration of coihue and cypress, and this situation can be exacerbated in regions that show limited water during the growing season or where climate change can intensify water stress conditions.
- iv. The presence of livestock generates the appearance of herbaceous forage species that reduce or prevent forest regeneration.

## 2 INTRODUCCIÓN

---

Comprender las relaciones entre la provisión de diferentes servicios ecosistémicos es clave al tomar decisiones de manejo a nivel predial y de paisaje. La relación entre el cumplimiento de dos o más objetivos o servicios puede ser de compromiso o de sinergia (Williamson, 1968). Algunos compromisos entre servicios ecosistémicos son más explícitos, mientras que otros pueden ocurrir sin haber sido planificados o sin siquiera notificarse, llevando a situaciones no deseadas (Rodríguez et al., 2006; Bennett et al., 2009). Además, comprender las relaciones entre la provisión de dos o más servicios ecosistémicos simultáneamente permite identificar posibles sinergias (Howe et al., 2014). A escala predial, conocer qué relación existe entre la provisión de servicios ecosistémicos, y su comportamiento a diferentes escalas temporales, permite tomar mejores decisiones sobre qué uso del suelo proveerá los mayores beneficios (Tiftonell et al., 2015). Por otro lado, a escalas mayores, es necesario comprender estos compromisos o sinergias para el planeamiento espacial y del paisaje (Rusch et al., 2017; Turkelboom et al., 2017). Por todo esto, es importante comprender la naturaleza de las relaciones entre la provisión de diferentes servicios ecosistémicos al manejar los ecosistemas.

La provisión de servicios ecosistémicos está en muchos casos mediada por interacciones entre especies animales, vegetales y/o de microorganismos. Comprender el modo en que los ecosistemas proveen servicios requiere de un extensivo conocimiento de las dinámicas, funciones e interacciones que ocurren en el ecosistema (Moberg & Rönnbäck 2003). La biodiversidad y las interacciones entre las especies que la componen, tienen funciones clave en todos los niveles jerárquicos de los servicios ecosistémicos (Mace et al., 2012). Por ejemplo, el cambio climático puede afectar las interacciones bióticas entre individuos, y con ello el funcionamiento y la provisión de servicios ecosistémicos (Montoya & Raffaelli 2010). En consecuencia, es importante comprender cómo las interacciones bióticas afectan la provisión de servicios ecosistémicos y si existen compromisos entre ellos.

### 2.1 HACIA EL USO SUSTENTABLE DE LOS BOSQUES NATIVOS

Ciertas interacciones bióticas originadas por el uso antrópico de los bosques nativos tienen consecuencias negativas sobre la provisión de servicios ecosistémicos. Actualmente, una gran proporción bosques nativos en todo el mundo sufren de un uso no sustentable (FAO, 2020).

En muchos casos, esta situación trae como consecuencia la pérdida de resiliencia, propiedad que asegura el mantenimiento del bosque (Ludwig et al., 1997; Folke et al., 2004; ERCB, 2009). La resiliencia, desde el punto de vista ecológico, se define como la capacidad de un ecosistema para regresar a la condición previa a un disturbio una vez que se excluye el factor que lo originó (Holling, 1973). Si ocurre un cambio irreversible de estructuras y/o procesos ecológicos, los bosques pierden su resiliencia y derivan en estados alternativos, que con mucha dificultad pueden retornar al estado anterior (Stringham et al., 2003). Por ejemplo, un uso del bosque como es la cría de ganado puede restringir la regeneración de las especies arbóreas en ciertas situaciones (Blackhall et al., 2008; Hordijk et al., 2019; Maxwell et al., 2019). En consecuencia, a largo plazo el bosque desaparece, y con ello, la disminución o pérdida de numerosos servicios ecosistémicos (Costanza et al., 1997; Daily et al., 1997). Entre ellos podemos nombrar los servicios de regulación y soporte, como la regulación de regímenes hídricos, el mantenimiento de calidad y la reducción de la erosión del suelo, y la provisión de hábitat (FAO, 2012, 2015). Asimismo, ocurre con servicios de abastecimiento como la producción de forraje, la provisión de agua, madera, leña, y otros productos no maderables (FAO, 2012; Brockerhoff et al., 2017).

Una alternativa para lograr un uso sustentable de los bosques nativos y evitar la pérdida de servicios ecosistémicos es la implementación adecuada de sistemas silvopastoriles. Un sistema silvopastoril es un uso de la tierra donde especies leñosas son combinadas en la misma unidad de manejo con animales, con el objetivo de obtener productos derivados de ambos subsistemas (Young, 1987). Estos sistemas, si son diseñados, implementados y manejados de modo que se incrementen las interacciones beneficiosas entre sus componentes, permiten la provisión de numerosos servicios ecosistémicos y el mantenimiento del bosque a largo plazo (Cubbage et al., 2012; Peri, Hansen, et al., 2016). Por ejemplo, los árboles proveen sombra y refugio para el ganado, extienden el período de crecimiento de las especies herbáceas, reducen la erosión del suelo, etc. (Cubbage et al., 2012; Jose et al., 2017). Simultáneamente, la cobertura arbórea permite la provisión de múltiples servicios ecosistémicos finales (sensu Potschin y Haines-Young 2011) como la producción de madera, leña y productos forestales no madereros (Figura 2.1.1; Krieger 2001; Potschin y Haines-Young 2011). Ciertas interacciones entre especies vegetales, como el sombreado de los árboles en períodos de pocas lluvias, beneficia a las hierbas que se encuentran debajo (Callaway et al. 1997, Pugnaire & Valladares 2007). Esto conlleva una mayor producción de biomasa que puede ser utilizada como forraje

para el ganado (Jose et al., 2017; Plevich et al., 2019). Sin embargo, un excesivo sombreado reduce considerablemente la luz disponible para especies ubicadas en el sotobosque, y, por lo tanto, menor producción de biomasa (Goudriaan & Monteith 1990, Pugnaire & Valladares 2007, Caballe 2013). Muchas de las interacciones bióticas que ocurren en los bosques no son tenidas en cuenta o son desconocidas al momento de su uso silvopastoril, lo que puede derivar en la pérdida o degradación de los bosques. Por lo tanto, para que los sistemas silvopastoriles permitan hacer un uso sustentable del bosque, es necesario comprender cómo interactúan las especies que lo componen.

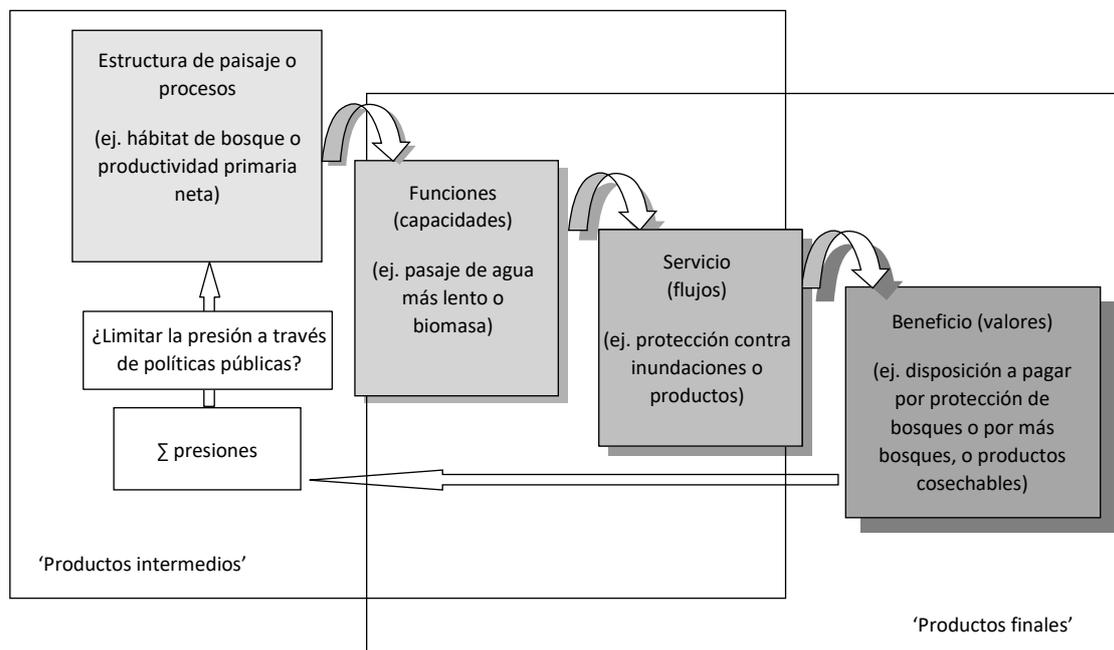


Figura 2.1.1 La cascada de servicios ecosistémicos según Haines-Young and Potschin (2010)

## 2.2 PRODUCTIVIDAD FORRAJERA EN BOSQUES NATIVOS

Estimar la receptividad ganadera en bosques nativos es clave para diseñar sistemas silvopastoriles sustentables. Los bosques nativos en todo el mundo son ampliamente utilizados para el pastoreo de ganado dado que ofrecen diferentes fuentes de forraje (Murgueitio, 2005; Araújo et al., 2016; Cameron, 2016; Peri, Hansen, et al., 2016; Bussoni et al., 2019; Iglay et al., 2019). Definiremos de aquí en adelante a especies forrajeras como todas aquellas especies vegetales que pueden llegar a ser consumidas por el ganado (Borrelli, 2012). La evaluación de la productividad forrajera total en ecosistemas forestales es clave para estimar capacidades de carga adecuadas, incluyendo además el planeamiento del manejo y decisiones referidas a períodos de descanso o clausuras, necesarias para obtener una mayor productividad forrajera

total y evitar la degradación o pérdida del bosque (La Manna et al., 2008; Peringer et al., 2016). Debido a esto, el ecosistema donde el sistema silvopastoril se implementará debe ser bien conocido para ajustar correctamente la carga ganadera y evitar deteriorar o subutilizar el recurso.

Es importante destacar que, en bosques templados, aperturas del bosque naturales dadas por las características propias de diferentes sitios ecológicos, áreas de menor densidad de canopy arbóreo o aperturas forestales creadas intencionalmente por el ser humano favorecen la productividad herbácea y arbustiva. Es en estos ambientes donde la mayor proporción del pastoreo del ganado doméstico ocurre debido a que existe mayor densidad de hierbas, pero también ocurre el ramoneo de arbustos. El ramoneo es particularmente importante en invierno cuando la nieve cubre la vegetación herbácea. Estos sitios en adelante los llamaremos 'aperturas del bosque'. Dado que la vegetación que habita debajo del canopy arbóreo es utilizada ampliamente por el ganado para su alimentación y además presenta gran heterogeneidad, es importante conocer su composición y productividad. Estimar la productividad de biomasa forrajera herbácea y arbustiva en estos bosques presenta desafíos metodológicos que deben ser abordados a diferentes escalas, especialmente en paisajes montañosos sujetos a una alta variabilidad climática espaciotemporal, dado tanto por la heterogeneidad generada por el paisaje montañoso en sí mismo como por la heterogeneidad que generan las propias condiciones ambientales del bosque.

Existen múltiples factores que determinan la productividad y calidad forrajera potencial en sistemas silvopastoriles. Los principales factores abióticos que determinan la producción y el valor nutritivo del forraje son la radiación solar, la disponibilidad hídrica, la temperatura y la disponibilidad de nutrientes en el suelo (Crawley, 1997; Peri, Hansen, et al., 2016). En cuanto a los factores bióticos, se encuentran las propias especies que pueden ser consumidas y otras especies que pueden modificar los factores abióticos previamente nombrados (Callaway et al. 1997). Una relación observada en múltiples estudios de sistemas silvopastoriles es que la radiación solar interceptada por el estrato leñoso reduce la productividad y aumenta la calidad forrajera herbácea simultáneamente (Qin et al., 2010; Baldassini et al., 2018). En particular, en bosques templados cuya principal fuente forrajera es el estrato herbáceo (Peri, Hansen, et al., 2016; Rusch et al., 2016), la producción de forraje estará determinada además por la

posibilidad de que especies forrajeras herbáceas puedan colonizar el sitio (Raffaele et al., 2011; Rusch et al., 2016).

En paisajes boscosos heterogéneos, hay ciertos factores abióticos que son clave para estimar la productividad forrajera potencial de un sitio. La disponibilidad del forraje a lo largo del año es estimada frecuentemente a través de ecuaciones matemáticas que consideran la variación en determinantes ambientales tales como las precipitaciones, temperatura o calidad del suelo (Patton et al., 2007; Golluscio, 2009). Sin embargo, en bosques heterogéneos podría haber otros determinantes ‘locales’ que afectan la productividad de biomasa, tales como la altitud, la pendiente o la orientación de la ladera. La mayoría de los estudios relaciona la variación regional en las precipitaciones o en la altitud con la productividad forrajera total, para estimar la receptividad ganadera en aperturas del bosque (Thompson et al., 1991; Masters et al., 1999; Greenberg et al., 2011; Wangchuk et al., 2015). Menos frecuentes son los estudios que relacionan un mayor conjunto de variables con la productividad forrajera en bosques nativos utilizados para producción ganadera.

Para una estimación adecuada de la productividad forrajera potencial es importante tener en cuenta además las interacciones entre especies del ecosistema y sus efectos sobre las especies forrajeras. La productividad de las especies forrajeras estará afectada por el balance de los efectos positivos y negativos del componente arbóreo sobre el herbáceo o arbustivo (Callaway et al. 1997). En cuanto a los efectos positivos se destaca que los árboles pueden mejorar la capacidad de almacenamiento de agua del suelo (Kellas et al., 1995) y modificar el ingreso de agua al suelo por el efecto de la presencia del canopy arbóreo (Geiger et al., 2009), dando como consecuencia un incremento de la productividad herbácea en los bordes de las copas de los árboles. También, al reducir los niveles de radiación debajo de ellos, pueden disminuir la temperatura y por lo tanto la demanda evaporativa de las especies del sotobosque (Holmgren et al., 1997). Esto conlleva una mayor producción de forraje en sitios ubicados bajo canopy arbóreo en comparación con sitios sin árboles, en condiciones hídricas estresantes (Jose et al., 2017; Plevich et al., 2019). En cuanto a los efectos negativos, encontramos que la radiación interceptada por el canopy puede reducir la actividad fotosintética de especies herbáceas (Pugnaire & Valladares 2007), y, por lo tanto, reducir la producción de biomasa en estratos inferiores (Goudriaan & Monteith 1990, Pugnaire & Valladares 2007, Caballe 2013). Con respecto al agua, la superposición de raíces conlleva una mayor competencia por la misma

(Schroth, 1998). En los casos que el sistema radical de las especies leñosas es profundo, la superposición entre raíces de herbáceas y arbóreas es baja, se minimiza la competencia y se incrementa el uso total del recurso (Schroth, 1998). Sin embargo, la reducción en el ingreso de agua en sitios ubicados bajo las copas de los árboles también puede reducir la productividad herbácea. Todos los procesos nombrados dependen de las características de las especies presentes y de las condiciones ambientales (Belsky, 1994; Callaway et al., 1997; Holmgren et al., 1997). En consideración a esto último, a nivel global, Mazía et al. (2016) han hallado que el efecto de facilitación está asociado al índice de aridez, generándose un efecto mayor de facilitación para valores más altos de aridez. Por todo esto, es importante considerar el efecto de especies de estratos superiores sobre especies herbáceas y arbustivas. Sin embargo, este tipo de estudios son infrecuentes en bosques nativos y son claves para una estimación adecuada de la productividad forrajera.

Los determinantes biofísicos nombrados previamente pueden operar a diferentes escalas. Mientras que la variación regional en la precipitación o la altitud puede afectar la productividad forrajera potencial en una determinada zona del bosque, la productividad real puede ser además afectada por determinantes que operan a una escala más chica, como la temperatura del aire, humedad y viento (Geiger et al., 2009). Además, procesos de competencia (ej. por la radiación solar) o facilitación (ej. a través de la reducción en la evapotranspiración) podrían ocurrir entre árboles que pertenecen al borde de las aperturas del bosque con la vegetación herbácea y arbustiva que crece dentro de las aperturas, reduciendo o aumentando la productividad de la vegetación de la apertura, respectivamente. Sin embargo, poco frecuentes son los estudios que relacionan variables del paisaje con los atributos de la vegetación que son afectados por las características de las aperturas tales como su composición de especies o las características específicas de la interfase bosque-pastizal (heterogeneidad, densidad de árboles, etc.). Por ejemplo, Özcan y Gökbülak (2017) encontraron que las características de la vegetación que crece dentro de las aperturas del bosque dependían del tamaño de la apertura. Por lo tanto, hipotetizamos que la productividad forrajera dentro de las aperturas es afectada por variables del paisaje como el tamaño, la forma y la cantidad de borde arbóreo de la apertura.

Se deben considerar además posibles cambios en los efectos de los determinantes de la productividad forrajera, ya que pueden diferir entre las estaciones. Por ejemplo, una reducción

en las precipitaciones podría no afectar la productividad al inicio del período de crecimiento, pero la puede reducir hacia el fin de dicho período (Ludewig et al., 2015), mientras que la temperatura puede afectar el crecimiento de biomasa a través de un estrés estacional en períodos extremadamente fríos o cálidos (Ergon et al., 2018). Variables de paisaje locales, como la forma y el tamaño de la apertura, pueden moderar regímenes hídricos o de temperatura dentro de las aperturas, a través de, por ejemplo, el sombreado en verano o reduciendo la velocidad del viento en invierno. Por eso, el efecto de determinantes regionales y de paisaje sobre la productividad forrajera pueden interactuar con el período analizado, pero esta interacción aún no se exploró.

Por último, la estimación de la productividad forrajera a partir del Índice de Vegetación Normalizado (IVN) presenta muchos beneficios, pero en zonas boscosas presenta desafíos metodológicos que aún no se han resuelto. La 'productividad' se define como la producción instantánea de biomasa vegetal, y puede estimarse a través del IVN obtenida mediante sensores remotos (Hanna et al. 1999, Pettorelli et al. 2005, Easdale & Aguiar 2012). El mismo se puede utilizar como predictor de la productividad del forraje en las aperturas del bosque siempre que se obtenga evitando la captura de información de áreas densas de copas de árboles (Garroutte et al., 2016; Robinson et al., 2019). En las aperturas del bosque, la correlación entre el IVN y la productividad de biomasa es positiva porque la mayor parte de la actividad fotosintética proviene de pastos y arbustos y es capturada por los sensores; sin embargo esto no sucede así en sitios con coberturas arbóreas intermedias y/o altas (Borowik et al., 2013). Debido a esto, la utilidad del IVN para predecir la productividad forrajera en zonas boscosas se encuentra con muchas limitaciones y requiere el uso de metodologías específicas (Blanco et al., 2016). Por ello, en esta tesis exploraremos la utilidad del IVN en conjunto con otras variables para predecir la productividad forrajera, en diferentes ambientes del bosque ya sea de aperturas como bajo copa de los árboles, y bajo diferentes condiciones ambientales.

Mejorar el manejo del ganado en bosques nativos heterogéneos requiere comprender la variabilidad de la producción de biomasa herbácea y arbustiva a escala regional y de campo, y en diferentes ambientes de bosque nativo. En este trabajo buscaremos comprender los principales determinantes de la productividad forrajera en bosques nativos utilizados para producción ganadera. La misma estaría afectada por variables regionales y locales, por ello nos

interesa conocer su importancia relativa y si sus efectos sobre varían a lo largo del período de crecimiento.

### 2.3 COMPROMISOS ENTRE LA RESILIENCIA DEL BOSQUE Y LA PRODUCCIÓN FORRAJERA

La estructura de la vegetación y el funcionamiento del ecosistema dependen tanto de las interacciones entre las especies como de las características del entorno abiótico (Barry et al., 2019; Berdugo et al., 2019; Zhao et al., 2019). Las especies pueden interactuar mediante procesos de facilitación o competencia que determinan su supervivencia y aptitud, y por lo tanto su permanencia o desaparición a largo plazo en el ecosistema (Bimler et al., 2018; Boutsis, 2020; Wang et al., 2020; Sanaei et al., 2021). Esto es particularmente importante para especies clave de ecosistemas boscosos (Perry, 1994; Pretzsch, 2020). Un componente clave de los bosques son los árboles: son la base fotosintética del sistema, conforman la estructura vertical, proveen hábitat y alimento para la fauna y otros organismos, son centros de actividad biológica, y cumplen funciones centrales en los ciclos de agua y nutrientes, entre otros roles (Perry, 1994). En particular, ciertas interacciones entre especies son determinantes del mantenimiento, la recuperación o la pérdida de bosques (Didion et al., 2009; Douterlungne et al., 2015; Soto et al., 2019; Toledo-Aceves et al., 2021). La hipótesis del gradiente de estrés (Bertness & Callaway 1994) despertó el interés de los ecólogos en los procesos de facilitación, ya que un proceso de competencia puede cambiar a facilitación en ambos extremos de un gradiente de estrés abiótico. Sin embargo, la facilitación no siempre ocurre en ambientes áridos (Graff & Aguiar 2011, Velasco & Becerra 2020, Guignabert et al. 2020). Comprender los procesos de facilitación y competencia entre árboles y otras especies vegetales a lo largo de gradientes de estrés abióticos puede ayudar a asegurar la permanencia de los bosques en el mediano y largo plazo. Sin embargo, debido a las condiciones cada vez más áridas producidas por el cambio climático en algunas regiones (Bonfils et al., 2020; IPCC, 2021) y la aparición de especies exóticas dentro de los bosques (Rusch et al., 2016; Kerns et al., 2020), muchos de los estos procesos aún no están claros, lo que hace que la persistencia de los bosques sea incierta.

Ciertas interacciones entre especies determinan un compromiso entre la productividad forrajera y el mantenimiento del bosque a largo plazo. El mantenimiento de la cobertura arbórea a largo plazo implica que la regeneración de los árboles no se vea impedida. En particular, las especies arbóreas deben superar la etapa de establecimiento inicial, que comprende la

germinación, la emergencia y los primeros años de vida de la plántula (Harper, 1977). Para ello, requieren sitios seguros, los cuales poseen tanto las condiciones ambientales como los recursos necesarios para la germinación (agua y oxígeno) y para el crecimiento de las plántulas (agua, oxígeno, dióxido de carbono, nutrientes y radiación). Estos 'sitios seguros' pueden ser creados o modificados por componentes bióticos presentes en el sistema, por ejemplo, animales, al generar excavaciones, madrigueras o pisoteo; o plantas, mediante la caída de árboles o ramas (Papic, 2002; Fenner et al., 2004). En particular, la existencia de sitios seguros puede ser modificada por especies herbáceas que pertenecen a una nueva estructura de la vegetación que deriva del pastoreo y de la apertura del dosel (Rusch et al., 2016). En este sentido, no hay una comprensión clara de los efectos de facilitación y competencia de especies forrajeras herbáceas sobre especies arbóreas en estadíos iniciales. Si la relación es de competencia, puede existir una relación de compromiso entre el mantenimiento del bosque y la provisión de forraje para el ganado.

La aparición de un estrato de gramíneas genera nuevos procesos de facilitación o competencia con las plántulas de árboles, modificando las condiciones requeridas para el mantenimiento del bosque. En los bosques que no han co-evolucionado con grandes herbívoros, la introducción de ganado vacuno u ovino hace que muchas de las especies nativas del sotobosque sean vulnerables debido a su palatabilidad y a la ubicación de sus tejidos meristemáticos (Vera, 2000). Como consecuencia, aparecen especies exóticas tolerantes al pastoreo como las gramíneas (Briske 1991, Oesterheld & McNaughton 1991). El establecimiento inicial de especies arbóreas se considera un cuello de botella para el mantenimiento de los bosques, ocurre en sitios seguros donde se dan ciertas condiciones ambientales y bióticas y comprende la germinación de las semillas, la emergencia y los primeros años de vida (Harper, 1977; Andersen, 1989; Clark et al., 1999). La aparición de pastos en los bosques implica la generación de coberturas herbáceas y características de micrositio heterogéneas tanto en el sotobosque como en las aperturas del bosque (Figura 2.3.1). Las relaciones de facilitación o competencia entre gramíneas y plántulas de árboles son variables, y dependen de la etapa ontogenética, de las especies involucradas, de las condiciones ambientales, de la presencia de sustancias alelopáticas y del comportamiento de los depredadores (Hierro & Callaway 2003, Vandenberghe et al. 2006, Gilliam 2007, Bhadouria et al. 2017, 2018, St-Denis et al. 2018, Tomlinson et al. 2019, Gantz & Valdivia 2020, de Lombaerde et al. 2021). Si el efecto neto es negativo, el

establecimiento de plántulas puede ser impedido, reduciendo o anulando la regeneración del bosque. Por otro lado, el efecto neto puede ser positivo, aumentando en ese caso el número de plántulas arbóreas establecidas. Muchos estudios se han centrado en el efecto de las gramíneas en el establecimiento inicial de árboles, pero el efecto neto varía (Bertness & Callaway 1994, Gilliam 2007, Griscom et al. 2009, Loranger et al. 2017, Quinteros et al. 2017, Damasceno et al. 2018, Thrippleton et al. 2018, Castro & Leverkus 2019, Vieira et al. 2019, Velasco & Becerra 2020, Caselli et al. 2021, de Lombaerde et al. 2021). Dado que las gramíneas pueden alterar los patrones de regeneración de los bosques, es importante comprender las modificaciones que las mismas pueden generar en el ambiente abiótico.

Los procesos de facilitación o competencia entre pastos y plántulas de árboles pueden cambiar a lo largo de un gradiente de estrés hídrico. Uno de los principales efectos de la presencia de gramíneas en el entorno de las semillas o las plántulas está relacionado con el agua, ya que con frecuencia es el recurso menos estable en el tiempo (Harper 1977, Moles & Westoby 2004, Leck et al. 2008, Lett & Dorrepaal 2018), especialmente en regiones que sufren períodos de sequía durante la temporada de crecimiento (Davis et al., 1999). Dondequiera que las plántulas crecen en el mismo espacio de suelo que pastos previamente establecidos, la disponibilidad de agua para las plántulas se modifica, lo que genera efectos de facilitación o competencia (Knoop & Walker 1985, Kambatuku et al. 2013). No obstante, el efecto de las gramíneas sobre la regeneración de árboles mediada por cambios en la disponibilidad de agua es variable: el establecimiento de plántulas puede ser menor (Bhadouria et al., 2017; Quinteros et al., 2017; Thrippleton, 2017; Redmond et al., 2018; Vieira et al., 2019), mayor (Castro & Leverkus 2019), o incluso no mostrar un patrón claro (Loranger et al. 2017, Velasco & Becerra 2020, Lázaro-Lobo et al. 2021). Es probable que la hipótesis del gradiente de estrés se aplique en estos casos y que el cambio en la disponibilidad de agua causado por la variación de la cobertura de pasto sea un punto clave para comprender el efecto de los pastos en el establecimiento inicial de los árboles.



Figura 2.3.1 Ejemplo de diferentes tipos de coberturas de hierbas en un bosque nativo pastoreado. Izquierda: vista típica de un bosque pastoreado con coberturas de pasto heterogéneas. Derecha: un gradiente de coberturas de gramíneas visto desde arriba: a) Cobertura total de pasto, b) Cobertura de pasto intermedia, c) Sin cobertura de pasto. Los dos círculos rojos en b) muestran diferentes características del micrositio dentro de un mismo valor de cobertura de pasto: i) libre de pastos, ii) ocupado por pastos.

Hipotetizamos que i) niveles altos de cobertura de pastos en el suelo, y ii) micrositios ocupados por pastos donde se encuentra la semilla; reducirán o anulará la emergencia de semillas o la supervivencia de las plántulas al reducir o prevenir la ingesta de agua por parte de la semilla o plántula, y iii) la hipótesis del gradiente de estrés se cumple en contenidos altos de agua del suelo, donde aparecen procesos de facilitación, pero no en contenidos bajos de agua del suelo donde ocurren procesos competitivos. Por un lado, dado que una alta cobertura de vegetación se correlaciona con altas tasas de consumo de agua (Wolf & Lundholm 2008, Yang et al. 2009), aumentar los niveles de cobertura de pasto podría implicar una menor disponibilidad de agua

para el establecimiento inicial de árboles (Kambatuku et al., 2013). Por otro lado, las semillas que caen en micrositios ocupados por pastos (Figura 2.3.1) pueden sufrir una reducción de la absorción de agua debido a su falta de contacto con el suelo mineral o debido a una superposición entre las raíces de los pastos y las de las plántulas generadas por las semillas (Vandenberghe et al., 2006). Por todo lo dicho, resulta relevante estudiar el efecto de especies herbáceas sobre el establecimiento inicial de especies arbóreas en condiciones hídricas contrastantes.

## 2.4 CASO DE ESTUDIO: LOS BOSQUES DEL NO DE PATAGONIA

Posibles compromisos entre la regeneración de especies arbóreas y la producción forrajera aún no están claros en bosques que poseen un balance hídrico con déficit estival. En esta tesis se tomará al NO de Patagonia, Argentina, como caso de estudio. En esta región, las bajas temperaturas limitan el período de crecimiento y simultáneamente los balances hídricos muestran un déficit en el verano (Peri, 2005; SMN, 2018). Además, matorrales, bosques mixtos de ladera y sus tipos de vegetación asociados, fueron afectados por disturbios, principalmente incendios, y se encuentran en recuperación (SAyDS & CIEFAP, 2016). Estas estructuras de vegetación han sido ampliamente empleadas para cría de ganado, pero el manejo realizado actualmente parece no contemplar el mantenimiento de la cobertura boscosa (Rezzano et al. 2004, Vila & Borrelli 2011, Sepúlveda & Chillo 2017). Por ello, aún se requiere una mejor comprensión del proceso de regeneración del bosque para el logro de su uso sustentable. Rusch et al. (2016) han propuesto un modelo de estados y transiciones (MET *sensu* Westoby et al. 1989; Figura 2.4.1), cuyo estado de referencia es un bosque alto de coihue (*Nothofagus dombeyi*) y ciprés de la cordillera (*Austrocedrus chilensis*, en adelante “ciprés”). Si estos bosques sufren un incendio, podrían retornar a un matorral por la aparición de especies rebrotantes, y luego a un bosque alto si ocurre la regeneración de individuos de coihue y ciprés (Cavallero et al., 2015). Sin embargo, el MET propuesto presenta la hipótesis que en matorrales posfuego pastoreados, se genera un proceso de competencia entre las plántulas de especies arbóreas y especies herbáceas exóticas ya establecidas introducidas por el ganado, impidiendo la regeneración y el retorno al estado de referencia (Figura 2.4.1, Rusch et al. 2016).

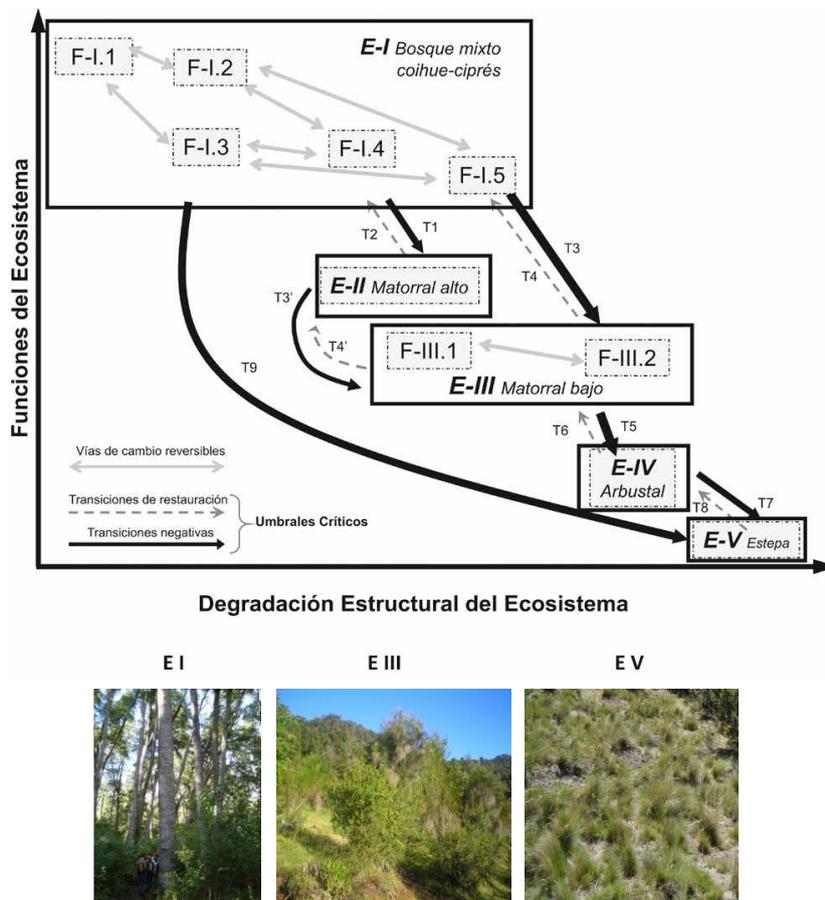


Figura 2.4.1 Modelo de estados y transiciones para sitios ecológicos de coihue-ciprés. Propuesta de Rusch et al. (2016) para un bosque mixto de *A. chilensis* y *N. dombeyi* sometido a distintas combinaciones e intensidades de factores disturbio.

Con respecto a la productividad forrajera, los recursos agua y luz, y el efecto de los árboles sobre la productividad de especies herbáceas aún no han sido objeto de estudio en ciertos sitios ecológicos de la Patagonia. A nivel regional, el efecto de la radiación y la disponibilidad hídrica parece variar en cada ecosistema (Peri et al., 2005a; Fernández et al., 2006, 2007; Peri, Bahamonde, et al., 2016). Por un lado, Fernández et al. (2006, 2007) y Caballe (2013) hallaron que el efecto del sombreado del canopeo de *Pinus ponderosa* en el crecimiento de *Festuca pallencens* depende de las condiciones de estrés hídrico del sitio. Estos autores muestran que, con una alta disponibilidad hídrica, el efecto de sombreado es positivo o neutral sobre *F. pallencens*. Cuando la disponibilidad de agua es baja, el efecto de sombreado fue netamente negativo. Por otro lado, en bosques de ñire, se ha observado un efecto diferente: en situaciones de estrés hídrico severo, una apertura intermedia del canopeo resulta en una mayor productividad herbácea; en cambio en situaciones de alta disponibilidad hídrica, la mayor productividad fue hallada con la máxima radiación (Peri et al., 2005a; Peri, Bahamonde, et al., 2016).

En la Patagonia existen investigaciones realizadas acerca de la producción de forraje de especies herbáceas en bosques de ñire (Peri et al., 2005a; Fertig et al., 2007, 2009; Peri, 2009; Peri, Hansen, et al., 2016). Sin embargo, en los sitios ecológicos de coihue-ciprés (*sensu* Rusch et al. 2016) y otros tipos de vegetación del NO de Patagonia no ocurre lo mismo, existiendo muy pocos estudios al respecto (Sarasola et al., 2008; Bonvissuto, 2012). En los sitios ecológicos de coihue-ciprés se podría esperar un efecto similar al hallado para los bosques de ñire (Peri et al., 2005a; Peri, Bahamonde, et al., 2016) por tratarse también de una situación en bosque nativo en Patagonia, pero se deben considerar características propias de las especies, por ejemplo, la ubicación superficial de las raíces de *N. dombeyi* (Veblen et al., 1992). Sin embargo, el conocimiento generado hasta el momento no permite comprender en qué medida los factores agua, temperatura y luz, que son a su vez modificados por la presencia del estrato arbóreo, determinan diferencias en la productividad y calidad forrajera en estos sitios ecológicos.

El rol de las especies herbáceas sobre las plántulas de coihue y ciprés es clave para comprender los patrones de regeneración de dichas especies arbóreas. Dezzotti y Sbrancia (2006) indican la importancia de mejorar la comprensión de las relaciones entre la arquitectura de los claros y la regeneración arbórea en bosques de coihue. En este sentido, sitios ecológicos de coihue-ciprés con canopy abierto o semiabierto utilizados por el ganado, han sido colonizados por especies forrajeras herbáceas exóticas, principalmente gramíneas (Blackhall et al., 2008; Piazza et al., 2016; Rusch et al., 2016). Estas especies poseen un sistema radical bien desarrollado ubicado en los primeros 60 cm de suelo (Schulze et al., 1996) y pueden generar altos niveles de cobertura (Raffaele et al., 2011). De esta manera pueden competir por el recurso hídrico (Davis et al., 1999) con individuos de coihue y ciprés en etapa de establecimiento inicial, de modo que la regeneración arbórea podría estar limitada parcial o completamente. Además, el efecto de especies herbáceas sobre individuos de coihue y ciprés puede variar, ya que estas dos especies poseen distintos requerimientos hídricos y lumínicos durante la etapa de establecimiento inicial (Veblen et al. 1981, Veblen 1989, 1995, Gobbi & Schlichter 1998). Se ha observado que factores como la radiación directa y la disponibilidad de agua son determinantes del establecimiento inicial y supervivencia de las plántulas (Raffaele & Veblen 1998, Kitzberger et al. 2000). Con respecto a la radiación, plántulas de coihue muestran su desempeño óptimo bajo radiación directa (Veblen et al., 1981; Veblen, 1989), mientras que el ciprés lo hace a niveles de radiación medio y alto (Veblen 1995, Gobbi & Schlichter 1998). Con

respecto al recurso hídrico, el coihue muestra mayores requerimientos que el ciprés (Piper et al., 2007).

Los sitios ecológicos de coihue y ciprés ubicados en el NO de Patagonia son adecuados para estudiar interacciones entre especies arbóreas en estadíos iniciales y gramíneas. El coihue y el ciprés dominan los bosques de Patagonia entre los paralelos 37° y 44° S. En esta región las precipitaciones caen principalmente en otoño e invierno, por lo que la deficiencia de agua del suelo en verano puede limitar la regeneración de los árboles (Licata et al., 2008; Martínez-Meier et al., 2015). Tanto el coihue como el ciprés muestran índices de regeneración más altos en las aperturas de los bosques o en sitios perturbados, donde la disponibilidad de luz es alta para el crecimiento de plántulas y retoños (Veblen, 1989; Amoroso et al., 2012). Después de perturbaciones tales como la caída de árboles, quema o tala, ambas especies pueden recolonizar estos sitios sólo a través de la regeneración por semillas, debido a su falta de mecanismos de rebrote (Kitzberger & Veblen 1999). Las modificaciones antrópicas, tales como la introducción de ganado, provocan cambios en la composición florística y aparecen especies gramíneas exóticas tolerantes al pastoreo (Blackhall et al. 2008, Raffaele et al. 2011, de Paz & Raffaele 2013, Piazza et al. 2016, 2018). Sin embargo, los efectos de facilitación o competencia que este nuevo estrato de gramíneas puede generar sobre el establecimiento inicial de coihue y ciprés en diferentes condiciones de disponibilidad de agua aún no están claros y pueden comprometer la regeneración del bosque.

Las especies presentes en estratos superiores también pueden generar procesos de competencia o facilitación sobre las plántulas de los árboles (Callaway et al. 1997). Entre los procesos de competencia podemos encontrar que los árboles reducen la radiación que ingresa al sotobosque (Goudriaan & Monteith 1990, Pugnaire & Valladares 2007, Caballe 2013). En este sentido, la regeneración de coihue bajo un canopy denso estaría reducida o impedida hasta el momento que ocurra una apertura (Veblen et al., 1981; Veblen, 1989). De manera similar sucede con el ciprés, pero en este caso la regeneración puede ocurrir en pequeñas aperturas (Veblen 1995, Gobbi & Schlichter 1998). Con respecto a los procesos de facilitación, en ambientes xéricos, resultan de importancia para individuos de ciprés los micrositos generados por arbustos (Letourneau et al., 2004). Los arbustos actúan como facilitadores, ya que producen una protección contra la radiación directa a través del efecto de sombreado (Kitzberger et al., 2000, 2005; Rovere et al., 2005; Nuñez et al., 2009). Este efecto de facilitación es mayor

para casos de estrés abiótico más severo (Letourneau et al., 2004). Alternativamente, la ausencia de cobertura de estratos medios o superiores genera una mayor demanda evaporativa, que tiene como consecuencia el cierre estomático temprano, pudiendo implicar daños en las hojas o en el tallo por sobrecalentamiento (Gyenge et al., 2007). Por lo tanto, especies ubicadas en estratos superiores podrían actuar como facilitadoras sobre individuos de ciprés en etapa de establecimiento inicial, al modificar la radiación que recibe la plántula (Kitzberger et al., 2000). Sin embargo, muchos de estos procesos de competencia o facilitación no se comprenden aún.

## 2.5 OBJETIVOS E HIPÓTESIS

### 2.5.1 Objetivo general

El objetivo general de esta tesis es comprender el servicio ecosistémico de producción de forraje y los posibles compromisos o sinergias con la regeneración arbórea de coihue y ciprés. Esto generará conocimiento que contribuya al manejo sustentable de bosques nativos del NO de Patagonia, reduciendo la incertidumbre al tomar decisiones. A su vez, mejorará la comprensión de los sistemas silvopastoriles, optimizando la provisión y uso del forraje y promoviendo los procesos regenerativos del bosque y/o evitando transiciones a estados alternativos no deseados.

### 2.5.2 Objetivos particulares

Para cumplir el objetivo general es importante comprender los procesos a diferentes escalas e interrelacionarlos. Por ello proponemos cuatro objetivos particulares, los cuales abordan diferentes escalas de estudio y se presentan en cuatro secciones separadas dentro del apartado Resultados y discusión.

*Objetivo 1: estudio a escala regional de la productividad forrajera en aperturas del bosque y en diferentes momentos del período de crecimiento.* Identificar los principales factores regionales que determinan la productividad forrajera en las aperturas de bosques nativos y evaluar si el efecto de los mismos varía dentro del período de crecimiento.

*Objetivo 2: estudio a escala regional y de sitio de la productividad y calidad forrajera en los diferentes ambientes del bosque.* Conocer patrones de productividad y calidad forrajera en diferentes ambientes ubicados en sitios ecológicos de coihue y ciprés *sensu* Rusch et al.

(2016), y asociarlos a variables ambientales. Generar modelos de aplicación práctica para predecir la productividad forrajera con diferentes fuentes de información.

*Objetivo 3: estudio a escala regional y de sitio de compromisos entre la productividad forrajera y la regeneración arbórea.* Comprender posibles compromisos entre la productividad forrajera y la regeneración de especies arbóreas bajo diferentes condiciones ambientales que existen en el bosque, en particular con el establecimiento inicial de coihue y ciprés.

*Objetivo 4: estudio a microescala de compromisos entre la productividad forrajera y la regeneración arbórea.* Conocer los efectos de diferentes niveles de cobertura herbácea y tipos de micrositio generados por especies gramíneas sobre el establecimiento inicial de coihue y ciprés bajo diferentes niveles de estrés hídrico, evitando la influencia de otros factores.

### 2.5.3 Hipótesis y predicciones

*Hipótesis 1 (relacionada con objetivos 1 y 2):* en situaciones de alta disponibilidad hídrica y considerando sistemas con pastoreo histórico, especies arbóreas generan un efecto neto negativo sobre la productividad primaria de especies herbáceas y/o arbustivas a través de un proceso de interferencia y/o competencia por la radiación.

*Predicción 1.1:* la productividad primaria neta anual herbácea y/o arbustiva será mayor para mayores aperturas del canopy arbóreo.

*Predicción 1.2:* la productividad primaria neta anual herbácea y/o arbustiva será mayor en claros del bosque cuya configuración del paisaje reduzcan la interacción entre árboles y especies herbáceas

*Hipótesis 2 (relacionada con objetivos 1 y 2):* en situaciones de baja disponibilidad hídrica y considerando sistemas con pastoreo histórico, especies arbóreas generan un efecto neto positivo sobre la productividad primaria de especies herbáceas y/o arbustivas para aperturas intermedias

*Predicción 2.1:* se observará mayor productividad primaria neta anual herbácea y/o arbustiva para aperturas intermedias de canopy arbóreo.

*Predicción 2.2:* la productividad primaria neta anual herbácea y/o arbustiva será mayor en claros del bosque cuya configuración del paisaje aumente la interacción entre árboles y especies herbáceas

*Hipótesis 3 (relacionada con objetivos 1 y 2):* especies arbóreas generan un efecto negativo sobre la productividad primaria de especies herbáceas y/o arbustivas y uno positivo sobre la calidad del forraje en todas las situaciones de disponibilidad hídrica para pequeñas aperturas de canopy arbóreo a través de un proceso de interferencia y/o competencia por radiación solar

*Predicción 3.1:* se observará la mínima productividad primaria neta anual herbácea y/o arbustiva en las menores aperturas de canopy arbóreo.

*Predicción 3.2:* la calidad de biomasa forrajera será mayor para menores aperturas del canopy arbóreo, y viceversa.

*Hipótesis 4 (relacionada con objetivos 3 y 4):* especies herbáceas establecidas limitan el establecimiento inicial de especies arbóreas a través de un proceso de competencia por el recurso hídrico. Este efecto depende de la cobertura de especies herbáceas, de la cantidad de agua que ingresa al sistema y de la especie arbórea en cuestión.

*Predicción 4.1:* medios o altos niveles de cobertura de especies herbáceas reducirán el establecimiento inicial de plántulas de especies arbóreas. Este efecto será mayor en ambientes donde el ingreso de agua sea bajo y para la especie coihue, la cual es menos tolerante a la falta de agua en comparación con el ciprés.

*Hipótesis 5 (relacionada con el objetivo 4):* especies herbáceas establecidas limitan el establecimiento inicial de plántulas de especies arbóreas a través de un proceso de competencia por interferencia, ya que dificultan el acceso de la radícula de las semillas al suelo.

*Predicción 5.1:* semillas de especies arbóreas ubicadas sobre especies herbáceas previamente establecidas no lograrán generar plántulas que sobrevivan.

*Predicción 5.2:* semillas de especies arbóreas depositadas dentro de surcos en sitios ocupados por especies herbáceas previamente establecidas lograrán generar plántulas que sobrevivan.

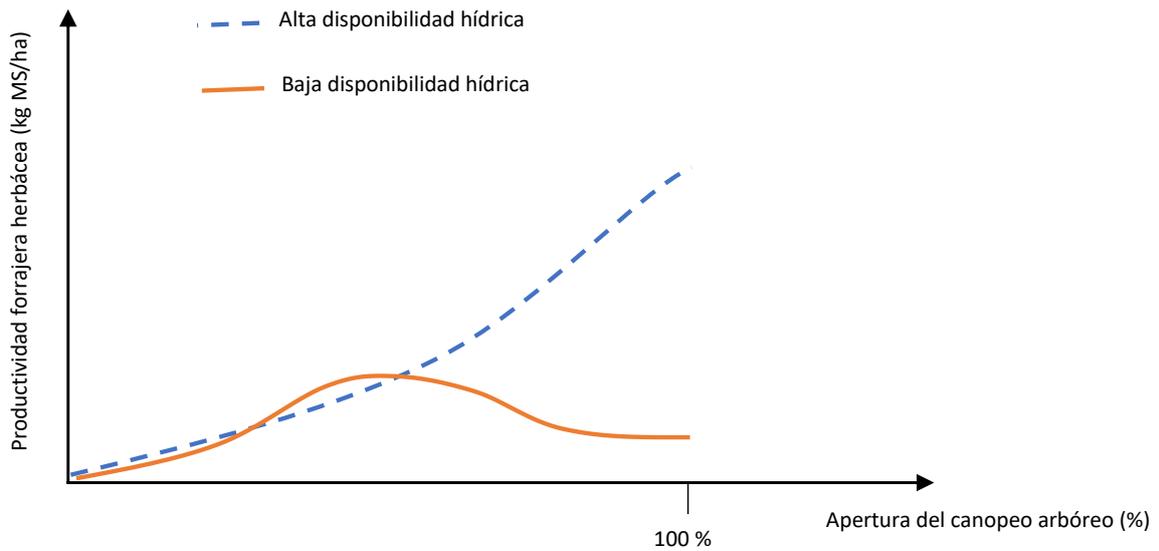


Figura 2.5.1 Predicciones de las hipótesis relacionadas con la variación de la productividad forrajera herbácea. Corresponde a las hipótesis 1, 2 y 3, y se muestra la variación de la productividad forrajera herbácea para un gradiente de apertura del canopeo, y ante dos situaciones de contenido de agua en suelo diferentes. Adaptado de Peri (2016) p. 121

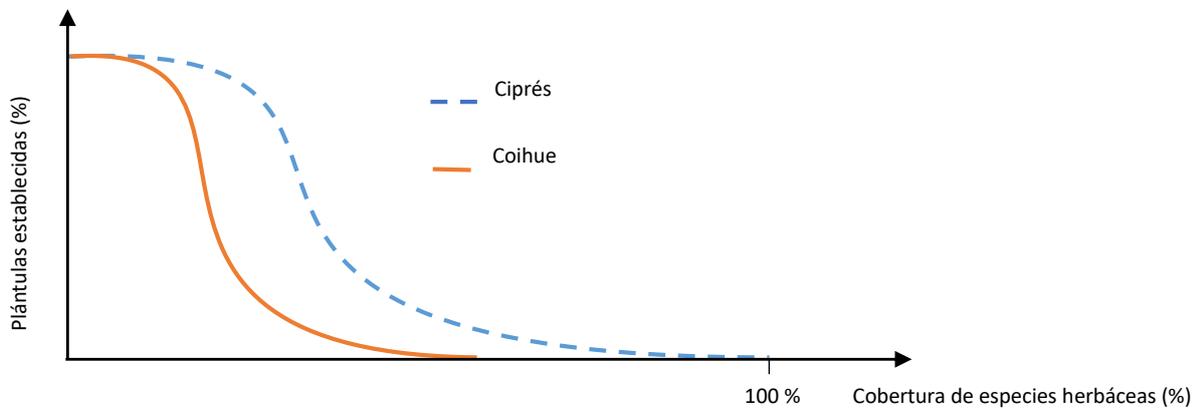


Figura 2.5.2 Predicción de la hipótesis relacionada con la regeneración arbórea en relación con la cobertura herbácea. Corresponde a la hipótesis 4, que propone que, para una determinada capacidad del suelo de retener agua y un valor de ingreso de agua y radiación al sistema, existe un valor de cobertura de especies herbáceas por encima del cual se impedirá el establecimiento inicial de plántulas de especies arbóreas

## 3 MATERIALES Y MÉTODOS

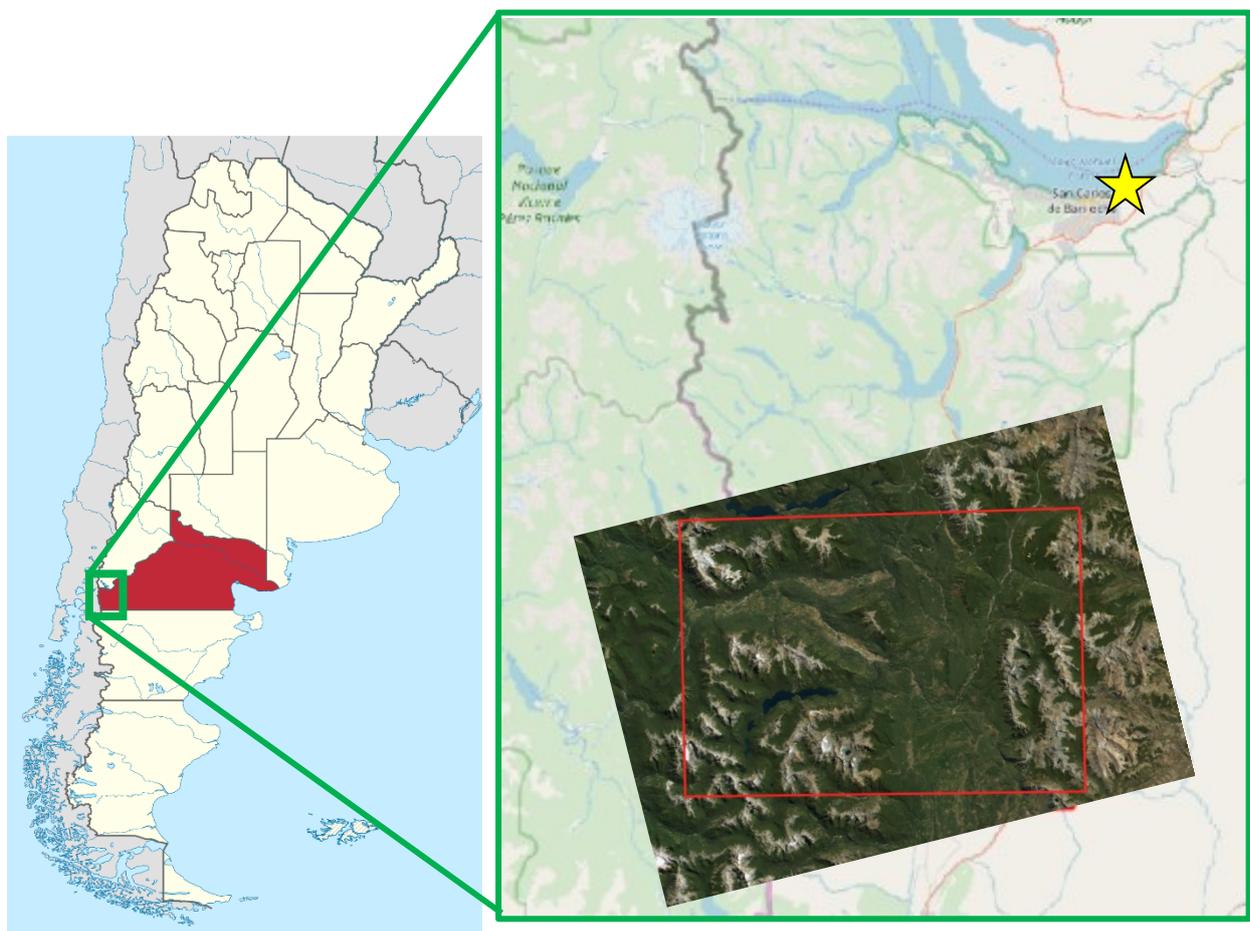
---

### 3.1 ÁREA DE ESTUDIO

Los bosques del noroeste de la Patagonia (Argentina) se encuentran entre los paralelos 37° y 44° S y la mayor cobertura de árboles es por parte de las especies coihue (*Nothofagus dombeyi* [Mirb.] Oerst.) y ciprés andino (*Austrocedrus chilensis* [D. Don] Pic. Ser. Et Bizzarri), alcanzando una cobertura superior al 60% (el área boscosa cubre 7225384 de un total de 12003908 hectáreas, SayDS & CIEFAP, 2016). El clima es templado frío y las precipitaciones son estacionales, cayendo principalmente en otoño e invierno. El área boscosa tiene valores promedio de precipitación (mm) de 598 (Error Standard “ES” = 237) para el período junio-agosto y 138 (ES = 61) para el período diciembre-febrero, y las temperaturas medias (°C) son 0.96 (ES = 2.12) y 10.48 (ES = 2.50) para los mismos períodos, respectivamente (Fundación Vida Silvestre Argentina, 2006; Cravero et al., 2017). Además, esta área tiene muchos tipos de suelos diferentes y un fuerte gradiente de precipitación oeste-este, lo que genera múltiples condiciones de disponibilidad de agua (INTA, 1990; Bianchi et al., 2016).

El área de estudio de esta tesis cubre bosques nativos templados del NO de la Patagonia y comprende los valles de El Manso y Foyel (vértice NO: S41300, W71450; vértice SE S41510, W71200, Figura 3.1.1). Esta área tiene una gran variedad de tipos de vegetación definidos por la composición de especies (SayDS & CIEFAP, 2016), entre los cuales se encuentran los tres estados alternativos pertenecientes a los sitios ecológicos de coihue-ciprés (Figura 2.4.1): E-I Bosque mixto de coihue-ciprés (o “Bosque alto”), E-III: Matorral bajo (o “Matorral mixto”) y E-V: Estepa (o “Pastizal”). Sin embargo, solo algunos de los ambientes clasificados por SayDS & CIEFAP (2016) como tipo de vegetación “Pastizal” o “Estepa” se corresponden con el E-V (Figura 2.4.1), dado que estos dos tipos de vegetación pueden corresponder a otros sitios ecológicos. En el área de estudio, la principal actividad productiva es la producción ganadera. Además, los patrones de pastoreo que se encuentran dentro del área de estudio son heterogéneos y pueden modificar la composición de las especies vegetales (Bestelmeyer et al., 2003; Piazza et al., 2016; Rusch et al., 2016). El área de estudio tiene una amplia variación en características ambientales, tales como tipos de suelo, altitudes, temperaturas medias anuales y precipitaciones (Figura 3.1.2, Godagnone & Bran 2009). Las precipitaciones caen principalmente en invierno (494 mm), y el verano suele ser más seco (144 mm); la temperatura media

oscila entre 3.8 en invierno y 15.2 °C en verano (cálculo personal a partir de información de Bianchi et al. 2016). Este clima hace que la primavera sea el período de máximo crecimiento de la vegetación porque la disponibilidad de agua no es limitante y la temperatura es lo suficientemente alta. Sin embargo, las deficiencias de agua del suelo a fines del verano podrían limitar fuertemente el crecimiento de la vegetación en algunas áreas (Licata et al., 2008; Martínez-Meier et al., 2015). Así, la temporada de crecimiento de nuestra área de estudio comienza en primavera y finaliza a fines del verano. Dado que la metodología es específica para cada tipo de estudio, subdividimos la sección de M&M explicando por separado cada estudio realizado.



*Figura 3.1.1 Ubicación del área de estudio y de los experimentos realizados. El recuadro rojo indica la extensión del área de estudio donde se han realizado los estudios mediante sensores remotos y de campo. La estrella amarilla indica la ubicación del experimento en invernadero.*

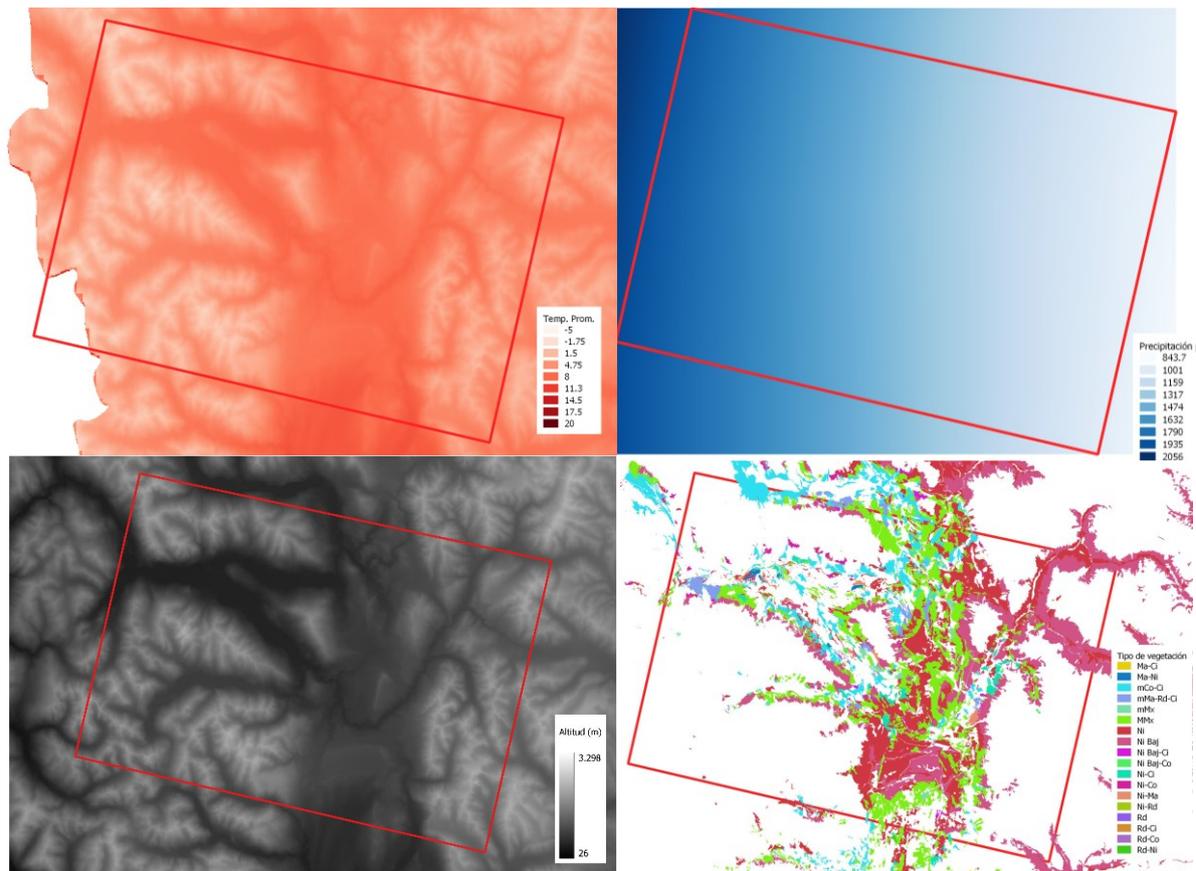


Figura 3.1.2 Valores de temperatura, precipitación promedio anual, altura sobre el nivel del mar y tipos de vegetación correspondientes al área de estudio y cercanías. El recuadro rojo corresponde al área de estudio. Las definiciones de los tipos de vegetación se detallan en el Anexo 7.4

### 3.2 PRODUCTIVIDAD FORRAJERA CON SENSORES REMOTOS

En primer lugar, estudiamos la productividad forrajera en las aperturas del bosque mediante sensores remotos. Para separar las zonas de aperturas de aquellas con canopy denso de árboles, hicimos una clasificación supervisada. Para visualizar y separar las zonas de canopy denso de árboles de las aperturas con alta precisión, utilizamos imágenes SPOT7, porque tienen una alta resolución espacial en comparación con otros sensores: 1,5 y 6 m para bandas pancromáticas y multiespectrales, respectivamente. Para maximizar la capacidad de separación de clases, generamos una nueva imagen con el método pan-sharpening Gramm Smith a partir de imágenes pancromáticas y multiespectrales en el software ENVI 5.3 (Maurer 2013, Figura 3.2.1<sup>a</sup>). Para hacer una clasificación óptima, usamos una imagen inicial libre de nubes con fecha del 10 de febrero de 2017. Usamos esta nueva imagen para hacer una clasificación supervisada de tipo red neuronal. Este tipo de clasificación logra una capacidad de separación de clases precisa si se realiza con imágenes de alta resolución espacial (Postadjian et al., 2017). Con los datos de aperturas, canopy denso de árboles, agua y roca, creamos una imagen de

clasificación supervisada de tipo red neuronal de cuatro clases con el software ENVI 5.3 (Figura 3.2.1b). Para obtener las métricas de paisaje de las aperturas, usamos el módulo 'Feature extraction' del software ENVI 5.3, con el cual generamos en primer lugar los vectores de las aperturas clasificados y en segundo lugar sus atributos de forma (Tabla 3.2.1, Tabla 3.2.2, Anexo 7.3). Con el fin de encontrar aquellas variables con más poder explicativo, utilizamos todas las métricas de paisaje de cada apertura en los análisis.

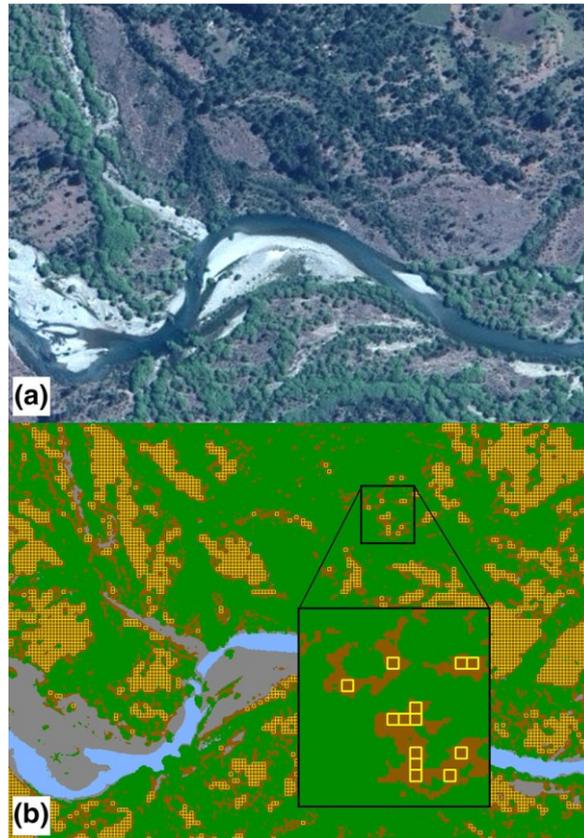


Figura 3.2.1 Obtención de imágenes de alta resolución espacial y su posterior clasificación que separa aperturas del bosque de zonas de canopeo arbóreo denso.

Detalle de la nueva imagen generada por el método pan-sharpening obtenida a partir de una imagen SPOT7©. Las áreas verdes representan una densa cobertura de árboles y las áreas marrones representan las aperturas del bosque. B) La misma zona que (a) después de la clasificación por red neuronal. Verde = dosel arbóreo denso, marrón = apertura, azul claro = agua, gris = roca. Pequeños cuadrados amarillos: selección de píxeles SPOT7 dentro de las aperturas, utilizada para calcular el IVN. CNES© 2016 y 2017, reproducido por CONAE bajo licencia de imagen Spot/AIRBUS

Estimamos la productividad de la biomasa vegetal en las aperturas del bosque a través del Índice de Vegetación Normalizada (IVN). La 'productividad' se define como la producción instantánea de biomasa vegetal, relacionada con el IVN a través de la eficiencia en el uso de la radiación, mientras que la 'productividad total' de la biomasa se define como la producción de vegetación en un lapso más extenso, por ejemplo, un año, por unidad de área (Pettorelli et al., 2005). En las aperturas del bosque, la correlación entre el IVN y la productividad de

biomasa es positiva porque la mayor parte de la actividad fotosintética proviene de pastos y arbustos y es capturada por los sensores, algo que no ocurre en áreas de densas copas boscosas (Borowik et al., 2013). A pesar de que el IVN se satura en pastizales muy densos, se puede utilizar como proxy de la productividad del forraje en las aperturas del bosque siempre que se obtenga evitando la captura de información de áreas densas de copas de árboles (Hanna et al. 1999, Easdale & Aguiar 2012, Garroutte et al. 2016, Robinson et al. 2019).

Tabla 3.2.1 Ejemplos de la variación de los índices de forma a lo largo de diferentes configuraciones

Forma de la apertura			
Área (m <sup>2</sup> )	1000	1000	1000
Elongación	bajo	alto	medio
Perímetro/área	bajo	medio	alto
Factor de forma	alto	medio	bajo
Solidez	alto	medio	bajo
Convexidad	alto	medio	bajo
Compacticidad	alto	medio	bajo

Tabla 3.2.2 Tipo, rango y promedio de las variables utilizadas para caracterizar a las aperturas del bosque

Variable	Tipo de variable	Valor mínimo	Valor promedio	Valor máximo
Tipo de vegetación	Regional	-	-	-
Altitud (m)	Regional	408.3	862.1	1400.0
Precipitación media anual (mm)	Regional	1025.6	1380.2	2029.4
Evapotranspiración potencial media anual (mm)	Regional	396.0	550.0	630.0
Pendiente (°)	Regional	0.0	17.2	66.8
Orientación de ladera (°)	Regional	-1.0	0.1	1.0
Temperatura (°C)	Regional	1.7	6.9	9.4
IVN de primavera	Productividad forrajera	0.000	0.266	0.650
IVN de verano	Productividad forrajera	0.098	0.386	0.675
IVN de fines de verano	Productividad forrajera	0.000	0.393	0.757
Perímetro (m)	Paisaje	36	213	25920
Superficie (m <sup>2</sup> )	Paisaje	65.2	1055.6	352269.0
Perímetro / Área	Paisaje	0.061	0.320	0.622
Factor de forma	Paisaje	0.005	0.320	0.698
Compacticidad	Paisaje	0.042	0.179	0.266
Convexidad	Paisaje	1072	1482	8726
Solidez	Paisaje	0.192	0.759	0.961
Alargamiento	Paisaje	1000	1691	14786
Longitud del eje mayor (m)	Paisaje	10.1	46.7	1341.4
Longitud del eje menor (m)	Paisaje	7.5	27.3	559.9
Dirección principal (°)	Paisaje	0.0	87.1	180.0
Número de agujeros del polígono	Paisaje	0.0	0.8	344.0
Solidez de los agujeros del polígono	Paisaje	0.669	0.996	1.000
Ajuste rectangular	Paisaje	0.136	0.551	0.863

Para estudiar situaciones contrastantes dentro de la temporada de crecimiento debido a las diferentes temperaturas y humedades del suelo que se pueden encontrar en el área de estudio (Martinez-Meier et al. 2015), calculamos el IVN de las aperturas en tres estaciones diferentes: i) Primavera (imagen del 12 de octubre de 2017), alta humedad del suelo: 79.6 mm

registrados en los últimos 30 días y baja evapotranspiración; ii) Verano (imagen del 10 de febrero de 2016), humedad media del suelo: precipitaciones de 17.8 mm registradas en los últimos 30 días y alta evapotranspiración; iii) Fines del verano (imagen del 20 de marzo de 2016), baja humedad del suelo: no se registraron eventos de precipitación los 30 días previos. Los eventos de precipitación detallados anteriormente se obtuvieron de dos estaciones locales del valle de El Manso (SIPHN, 2019). Usamos imágenes SPOT7 dado que poseen alta resolución espacial, seleccionando aquellas sin nubes en toda el área de estudio, por lo que los cálculos del IVN fueron confiables para predecir la actividad fotosintética (Pettorelli et al. 2005). El IVN de cada apertura para cada fecha se calculó como la media de todos los píxeles dentro de la apertura con el software QGIS3.8 (Figura 3.2.1b). Para evitar píxeles mixtos (mixtos = hierbas/arbustos + árboles), sólo aquellos píxeles contenidos completamente dentro de las aperturas (sólo hierbas/arbustos) se utilizaron para calcular la media del IVN de la apertura; esta operación se realizó con el software QGIS3.8 (Figura 3.2.1b).

Además, utilizando diferentes fuentes, recopilamos y calculamos los atributos ambientales de todos los polígonos clasificados como aperturas forestales para relacionarlo con la productividad de la vegetación (Tabla 3.2.2, ver Anexo 7.2). Para clasificar cada apertura por su tipo de vegetación, se utilizó la clasificación de SayDS & CIEFAP (2016), la cual se realizó con información de la composición de especies. Analizamos un conjunto de datos de aperturas forestales ubicadas en 21 tipos de vegetación diferentes por debajo de 1400 msnm; por debajo de esta altitud se encuentran los ambientes más utilizados para el pastoreo de ganado (ver Figura 3.2.2 y Anexo 7.4, SayDS & CIEFAP 2016). Debido a que la cantidad de aperturas a analizar fue alta ( $n = 26228$ ), omitimos aquellas con datos incompletos y luego hicimos una muestra aleatoria dentro del área de estudio seleccionando un máximo de 375 aperturas de cada tipo de vegetación. El número final de aperturas forestales analizadas fue de 5966. Los rangos de variables obtenidos y calculados para estas aperturas se encuentran en la Tabla 3.2.2.

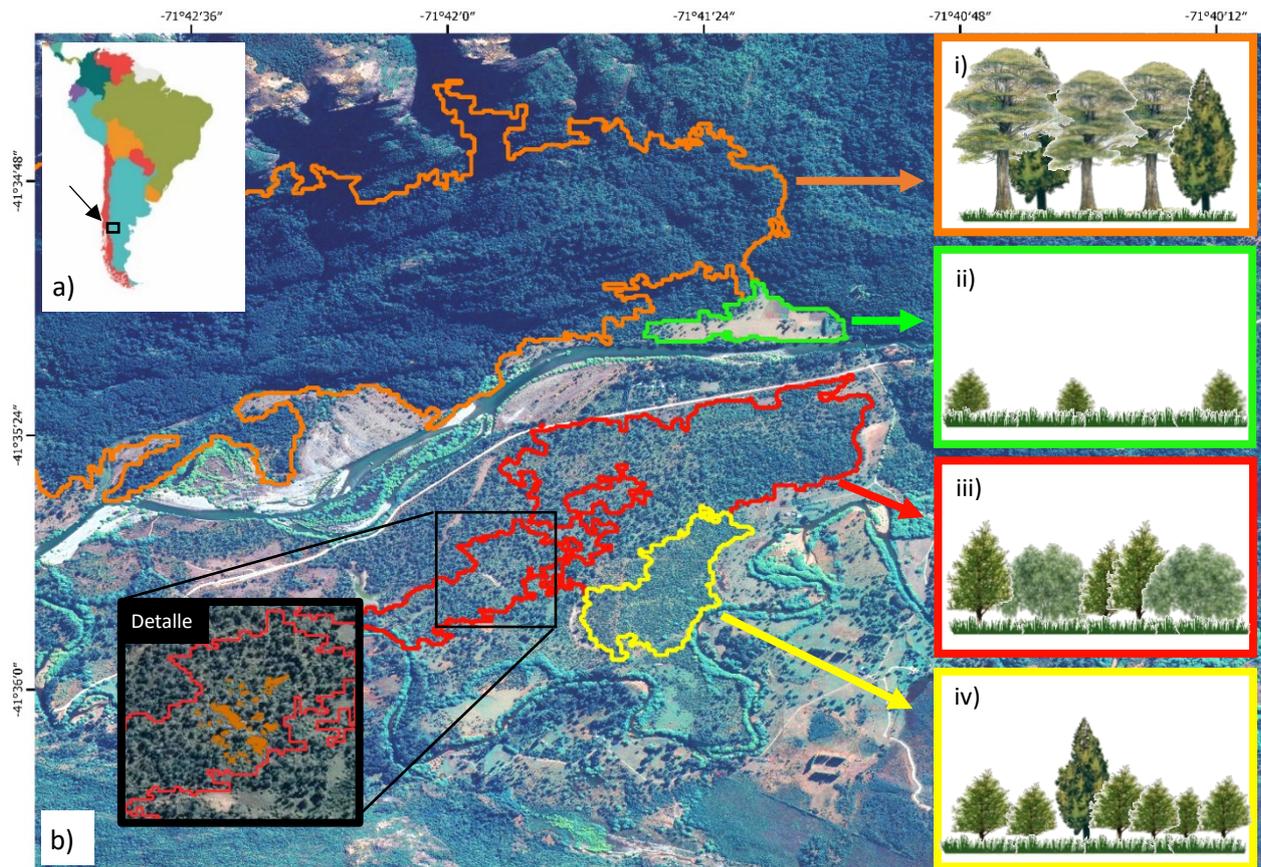


Figura 3.2.2 Ejemplo de diferentes tipos de vegetación que se observan dentro del área de estudio. Ubicación del área de estudio. B) Cuatro diferentes tipos de vegetación que aparecen en una sección del área de estudio. Mapa de fondo: imagen satelital. Polígonos con bordes coloreados: cada uno de los cuatro tipos de vegetación. En esta figura sólo se muestran a modo de ejemplo 4 del total de 21 tipos de vegetación analizados: i) bosque alto mixto, ii) pastizal, iii) bosque mixto medio, iv) matorral con árboles de altura media. Detalle: algunas aperturas del bosque se muestran rellenas de naranja a modo de ejemplo, son el objeto de nuestro estudio

Para explorar los datos y la correlación entre variables, y debido a que puede haber relaciones no lineales entre las variables, utilizamos el Escalamiento Multidimensional No Métrico (NMDS por sus siglas en inglés) a través del método “Bray” para calcular una matriz de disimilitud (Oksanen, 2015). Como primer paso, hicimos un ordenamiento en tres ejes de todas las aperturas seleccionadas para el análisis, incluyendo todas las variables predictoras regionales y de paisaje; este paso es comparable con un análisis de componentes principales; la ventaja del NMDS es que funciona adecuadamente con variables que poseen relaciones no lineales. Como segundo paso, ajustamos los valores de IVN y los diferentes tipos de vegetación sobre el primer ordenamiento. Para obtener una mejor correspondencia entre las variables y los ejes NMDS, realizamos una rotación de los ejes NMDS. Calculamos la correlación entre variables y elipses de confianza con un nivel de confianza de 95% para cada tipo de vegetación después de su ordenamiento sobre el eje NMDS. Para ello usamos el paquete estadístico “vegan” (versión 2.5-5, Oksanen 2015) en el software R3.5.2.

### 3.3 PRODUCTIVIDAD FORRAJERA Y REGENERACIÓN ARBÓREA A CAMPO

#### 3.3.1 Campos seleccionados

Además del análisis mediante sensores remotos, realizamos un experimento a campo dentro del área de estudio (Figura 3.1.1). Con el objetivo de obtener una mejor comprensión de la productividad y calidad forrajera dentro del área de estudio, así como posibles compromisos con la regeneración arbórea, realizamos un experimento a campo de la productividad y calidad de biomasa, y de la regeneración arbórea en diferentes ambientes pertenecientes a sitios ecológicos de coihue-ciprés *sensu* Rusch et al. (2016). Para ello seleccionamos seis campos en el área de estudio (Figura 3.3.1), buscando abarcar diferentes valores de precipitaciones y temperaturas medias anuales, altitudes y pendientes (Figura 3.1.2). Asimismo, utilizamos el trabajo realizado por Lopez y Gaitán (2007), el cual divide a los suelos por sus principales características, definiendo unidades cartográficas. La clasificación de las unidades cartográficas se basa en posiciones topográficas y características de la vegetación, y depende además de variables subyacentes como características de los suelos, así como de elementos meso climáticos. Sin embargo, en una misma unidad cartográfica es posible encontrar una variedad de tipos de vegetación. El detalle de las unidades en las cuales trabajamos se detalla en el Anexo 7.5.

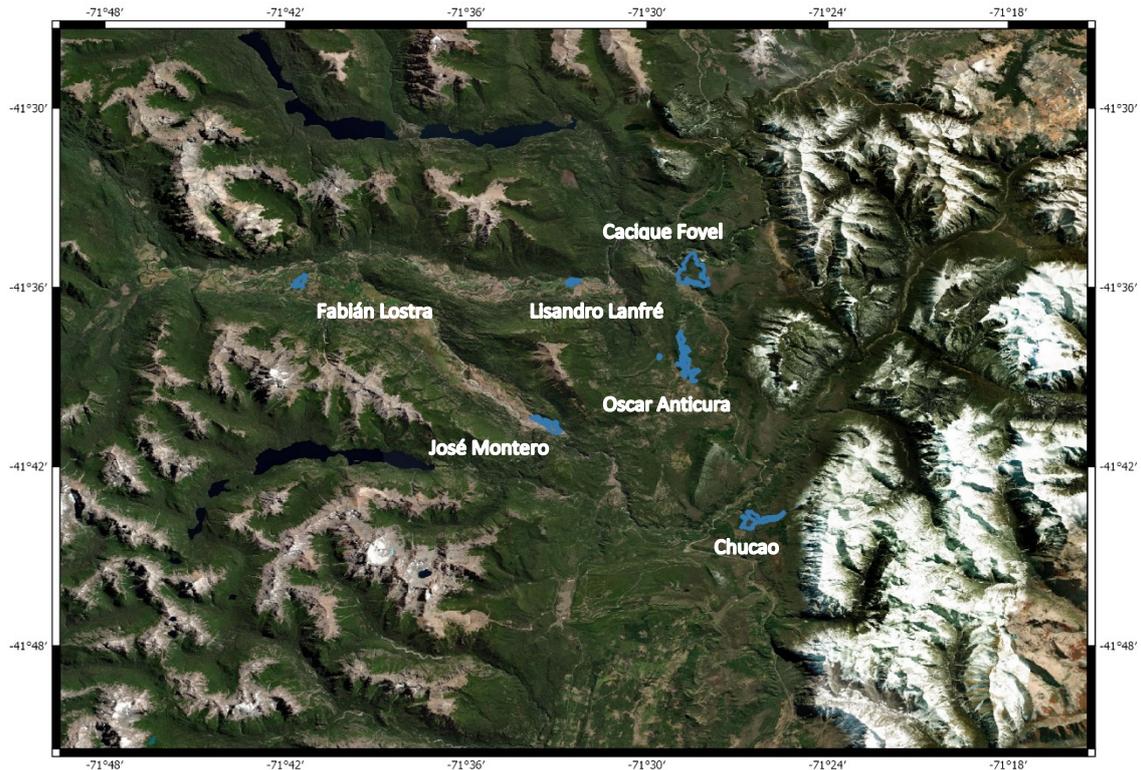


Figura 3.3.1 Ubicación de los campos seleccionados para realizar los estudios de campo. El área de extensión del mapa corresponde al área de estudio.

### 3.3.2 Muestreo en clausuras

Para analizar diferentes situaciones ambientales y posibles compromisos entre los tres principales estados alternativos (E-I, E-III y E-V) en los que podemos encontrar a sitios ecológicos de coihue-ciprés *sensu* Rusch et al. (2016, Figura 2.4.1), colocamos un total de 36 clausuras a campo. Las mismas se distribuyeron en los seis campos previamente nombrados (Figura 3.3.1), buscando abarcar un gradiente de apertura del canopy arbóreo y los tres estados alternativos, colocando así seis clausuras en cada campo (Tabla 3.3.1): dos clausuras en bosque mixto coihue-ciprés, tres en matorral bajo y una en pastizal (“Estepa” *sensu* Rusch et al., 2016). Dado que solo algunos de los tipos de vegetación clasificados por SayDS & CIEFAP (2016) como “Pastizal” o “Estepa” se corresponden con el E-V (Figura 2.4.1), fue necesaria una caracterización del sitio, especialmente observando las especies presentes, para determinar con la mayor certeza posible que el ambiente pertenecía al sitio ecológico de coihue-ciprés. La ubicación de las clausuras según las unidades cartográficas se detalla en el Anexo 7.5. Las clausuras se diseñaron para formar un círculo de 90 cm de diámetro y se ubicaron en sitios cubiertos por especies herbáceas en el estrato 0 a 50 cm. La mitad de la clausura que se encontraba del lado sur se utilizó para responder a los objetivos de productividad y calidad

forrajera; la otra mitad se utilizó para estudiar la regeneración arbórea (Figura 3.3.2). Las clausuras se colocaron durante la primavera de 2017. Éstas fueron caracterizadas por las especies presentes para relacionar posteriormente la productividad, la calidad forrajera y la regeneración arbórea con la diversidad florística.

Tabla 3.3.1 Ubicación de las clausuras colocadas dentro de cada campo seleccionado, según el estado alternativo del bosque y las características del ambiente lumínico

Estado alternativo del bosque	Apertura de canopy arbóreo
<b>Bosque mixto coihue-ciprés</b>	1) Alta 2) Baja
<b>Matorral bajo</b>	1) Alta 2) Baja 3) Muy baja
<b>Pastizal</b>	1) Alta

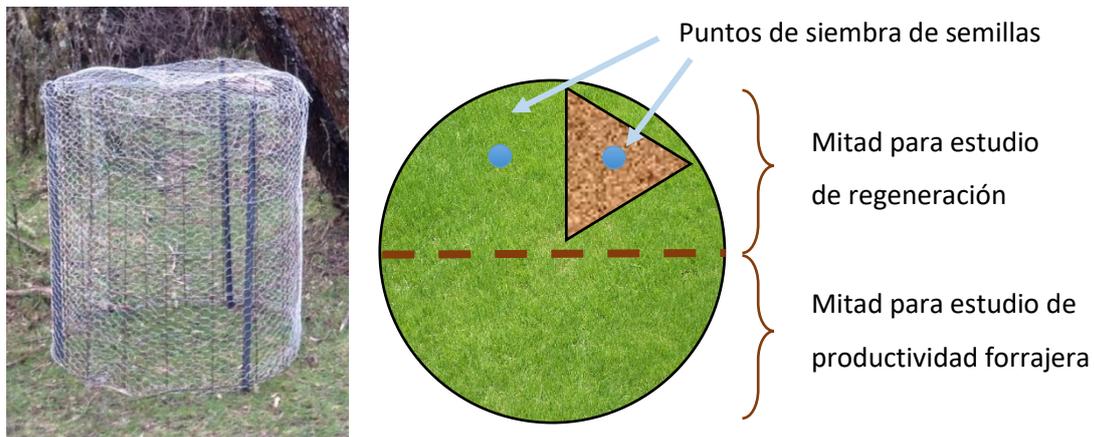


Figura 3.3.2 Diseño de las clausuras ubicadas a campo.

Izquierda: fotografía de una clausura armada. Derecha: esquema de una clausura vista desde arriba, observándose dos mitades dentro de la misma utilizadas para estudiar productividad y regeneración arbórea.

Las fechas de muestreo de biomasa para estudio de productividad y calidad forrajera fueron enero y mayo de 2019, enero de 2020 y enero de 2021. En cada fecha de muestreo se cosecharon con tijera de esquila todas las plantas ubicadas dentro de la mitad de la clausura destinada a productividad forrajera. En los meses de muestreo que correspondieron a enero, se cortó a una altura de un puño para evitar dañar los tejidos meristemáticos de las gramíneas y simular el pastoreo del ganado. En la cosecha de mayo de 2019 se cosechó hasta la altura de dos dedos para recolectar todo el crecimiento restante, cuidando también de no dañar los tejidos meristemáticos. El material se depositó en bolsas de papel grandes, rotuladas.

Para estimar la productividad forrajera se hicieron mediciones de biomasa fresca y seca. La biomasa cosechada se pesó fresca en balanza. Luego, para obtener el peso de la biomasa seca

y para que no se produzca la desnaturalización de las proteínas, las muestras se secaron en estufa a temperatura constante de 60°C durante 72 horas, y luego pesadas en balanza. Con respecto a la calidad nutritiva del forraje, se considera que un forraje tiene alta calidad cuando tiene aproximadamente 70% de digestibilidad in vitro de la materia seca, fibra detergente neutra menor al 50% y proteína bruta mayor al 15%; por lo contrario, en uno de baja calidad, la digestibilidad in vitro de la materia seca es menor al 50%, la fibra detergente neutro mayor al 65% y la proteína bruta menor al 8% (di Marco, 2011). Con el fin de obtener valores de calidad nutritiva del forraje, se enviaron las muestras compuestas secas (todas las especies juntas) a un laboratorio de INTA ubicado en Rafaela, Santa Fe: 72 muestras de forraje, 36 correspondientes al muestreo de enero de 2019 y 36 correspondientes al muestreo de mayo de 2019. Los análisis realizados fueron: Materia Seca (MS), Proteína Bruta (PB), Fibra Detergente Neutro (FDNa), Fibra Detergente Ácido (FDAs), Lignina Detergente Ácido (LDA), Cenizas (Cz) y Digestibilidad In Vitro Materia Seca (DIVMS, di Marco 2011).

Para cumplimentar los objetivos relacionados al estudio de la regeneración arbórea de coihue y ciprés en estadíos iniciales, en primer lugar, se obtuvieron las semillas para realizar la siembra. Para ello, se recolectaron semillas de coihue y ciprés de árboles cercanos a la ciudad de San Carlos de Bariloche en otoño de 2019 (Figura 3.3.3 y Tabla 7.8.1 en Anexo). La recolección, manipulación, almacenamiento y estratificación de semillas se llevaron a cabo siguiendo las recomendaciones para estas especies (Varela & Aparicio 2011, Varela et al. 2011, Casares 2013). Los conos (ciprés) y frutos (coihue) se secaron a temperatura ambiente durante dos semanas y se tamizaron dos veces; las semillas se extrajeron manualmente, y finalmente se conservaron a -18 °C hasta su uso. Para seleccionar los mejores lotes para la siembra, evaluamos las proporciones de semillas llenas en cada lote (Tabla 7.8.2 en Anexo). Para mejorar la proporción de semillas de coihue llenas, enviamos los dos mejores lotes a un laboratorio de semillas especializado en Esquel. Allí han seleccionado semillas a partir de un lote inicial para generar un nuevo lote de semillas con mayor proporción de viabilidad (Anexo 7.9). Este paso no fue necesario para las semillas de ciprés porque la proporción de semillas llenas era lo suficientemente alta (> 80%). Después de la selección de semillas, realizamos dos pruebas de viabilidad de emergencia real para cada especie: se sembró una muestra aleatoria de 100 semillas en una mezcla de arena y turba, y se regó todos los días en condiciones ambientales óptimas (Tabla 7.8.3 en Anexo).



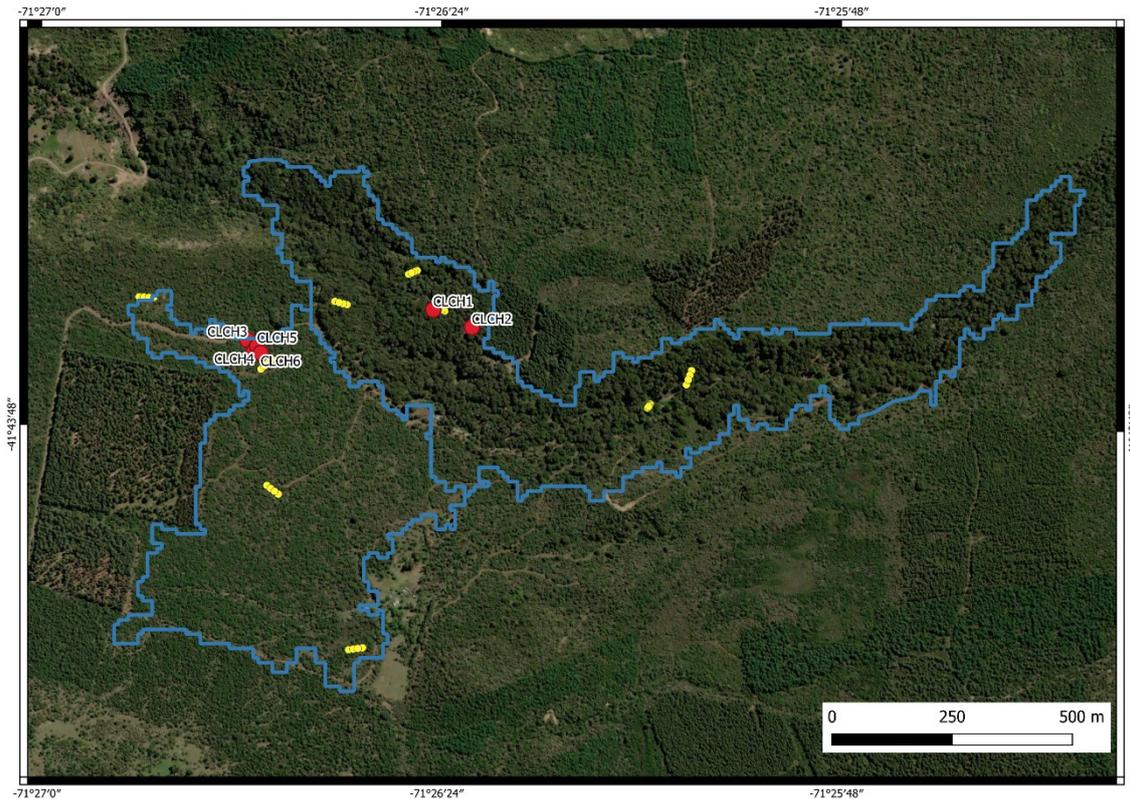
*Figura 3.3.3 Ubicación de los árboles en los cuales se cosecharon las semillas utilizadas en los experimentos de regeneración arbórea a campo e invernadero. Los coihues se indican con puntos verdes y los cipreses con puntos azules. Ubicación del mapa: alrededores de la ciudad de San Carlos de Bariloche.*

Para el experimento de regeneración a campo se utilizó la mitad de las clausuras ubicadas del lado norte, para reducir las interferencias lumínicas que podrían ocasionar especies vegetales que crecen en la otra mitad de la clausura y que se manipularon para el estudio de productividad y calidad forrajera. En la mitad de la clausura destinada al estudio de regeneración arbórea se colocaron tres chapas en forma de triángulo equilátero de lado 40 cm, enterradas en el suelo de forma vertical de 20 a 30 cm aproximadamente, para evitar o reducir el ingreso de raíces vecinas (Figura 3.3.2, ver fotografías en Anexo 7.1.4). Dentro del mismo se extrajeron todas las especies herbáceas, quedando un ambiente de suelo desnudo/mantillo. Los días 7 y 8 de octubre de 2019, y 15 y 16 de octubre de 2020 se colocó sustrato con semillas de ambas especies, coihue y ciprés, previamente estratificadas y listas para sembrar, tanto en una zona con pasto como en la zona sin pasto generada artificialmente (Figura 3.3.2). La cantidad de semillas sembradas en cada zona fue aproximadamente de 27 semillas de coihue, y 10 semillas de ciprés. Se hicieron siembras en todas las clausuras, a excepción de aquellas ubicadas en el ambiente lumínico tipo “Matorral muy cerrado” dado que no alcanzaron las semillas (Tabla 3.3.1). Las semillas se sembraron en el centro del triángulo de la zona sin cobertura herbácea, y en un punto indicado con una estaca dentro de la zona con cobertura herbácea. Luego de la siembra, se le agregó una capa pequeña de tierra tamizada y se lo regó (ver fotografías en

Anexo 7.1.4). Con el fin de conocer si la presencia o ausencia de especies herbáceas modificó la humedad del suelo, dado que la hipótesis se relaciona con la competencia por el recurso hídrico entre hierbas y plántulas arbóreas, se midió la humedad del suelo en tres fechas dentro del período de crecimiento correspondiente a 2019-2020 en los primeros 20 cm en las zonas con y sin cobertura herbácea con equipo IMKO TRIME-FM. Se realizaron tres mediciones por punto en todas las clausuras en cada fecha de muestreo y se promedió para obtener un valor representativo de la zona sin pasto y la zona con pasto de cada clausura en cada fecha de medición.

### 3.3.3 Muestreo en transectas

Para conocer los patrones de regeneración de especies arbóreas y posibles compromisos con la presencia de especies herbáceas en aquellos ambientes donde se colocaron las clausuras, se han realizado entre dos y cinco transectas en dichos ambientes (Figura 3.3.4). Para determinar la extensión del ambiente representado por las clausuras, utilizamos la clasificación de tipos de vegetación realizada por SayDS & CIEFAP (2016); el polígono que delimitó al tipo de vegetación en el cual se encontraban las clausuras determinó la extensión del ambiente representado. En ciertos casos, fue necesaria una corrección manual de la extensión de los ambientes debido a la falta de precisión de ciertos polígonos, lo hicimos utilizando imágenes satelitales del software Google Earth Pro© versión 7.3.4.8248 (64-bit). Para asegurar la significancia estadística de los datos y la representatividad de las transectas sobre los polígonos asignados, la ubicación dentro del polígono y la dirección de las transectas fue al azar. La ubicación fue generada con la función *Puntos aleatorios dentro de polígonos* en el software QGIS© 3.18 y la dirección fue generada con números aleatorios en el rango {0,1} multiplicada por 360°.



*Figura 3.3.4 Ejemplo de ambientes representados por las clausuras ubicadas a campo. El ejemplo corresponde al campo Chucao. Los polígonos azules indican la extensión de los tipos de vegetación de interés, los puntos rojos y amarillos indican la ubicación de las clausuras y transectas relevadas, respectivamente.*

Las transectas se utilizaron para conocer las especies presentes en los diferentes estratos y la dinámica de la regeneración arbórea. Cada transecta consistió en la ubicación de una cinta métrica a lo largo de 30 metros horizontales en puntos previamente asignados al azar, y en una medición sistemática de especies presentes cada diez centímetros a lo largo de un metro, repitiéndose la medición cada tres metros. De esta manera se obtuvieron cien puntos relevados por transecta. En cada punto se evaluó qué especies tocaban una varilla en los estratos 0-10 cm, 10-50 cm, y 50-200 cm (Figura 3.3.5). En caso de no haber especies vegetales en el primer estrato, se indicó el tipo de cobertura en el suelo, mantillo o suelo desnudo. Además, se registró la regeneración de todas las especies arbóreas presentes de altura mayor a 10 cm a dos metros de cada lado de cada metro de censado sobre la cinta métrica. El total de individuos de especies vegetales y elementos genéricos relevados con la varilla fue  $n=72698$  y el total de individuos de especies arbóreas que se encontraron regenerando fue  $n=776$ . Con el fin de obtener la cantidad de luz que recibe cada punto muestreado tomamos fotografías hemisféricas con cámara lente ojo de pez. Las mismas se tomaron a los 0, 10, 20 y 30 metros sobre la transecta, y a dos alturas: 2 metros, y al nivel del suelo (Figura 3.3.5). Para obtener información del porcentaje de apertura del canopeo, cada una de estas imágenes se ha

analizado con el software Gap Light Analyzer© versión 2.0. Ver fotografías y capturas de pantalla del procesamiento de las imágenes hemisféricas de ejemplo en el Anexo 7.1.4 y la ubicación de los relevamientos a campo en el Anexo 7.6.

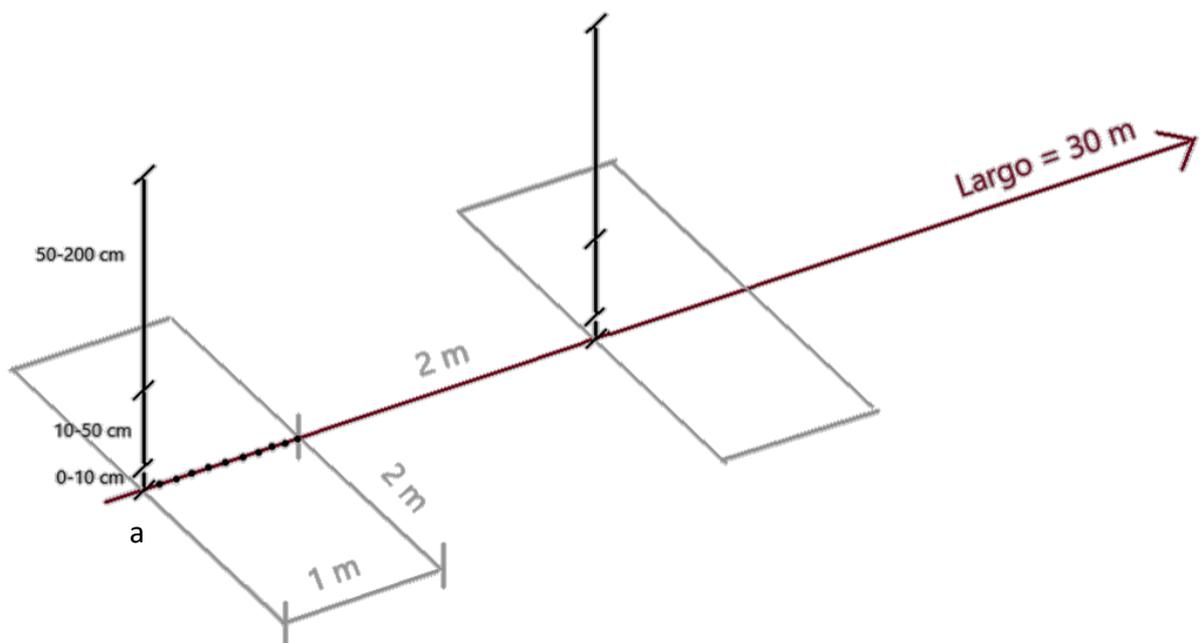
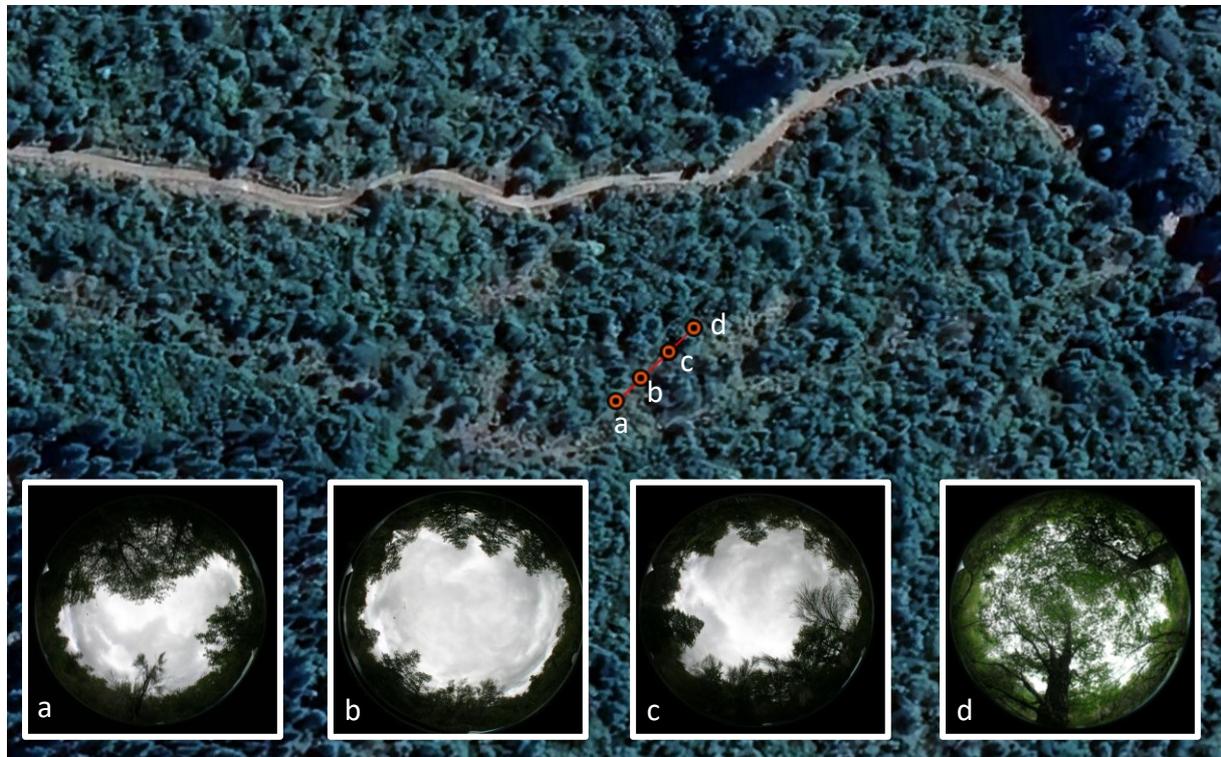


Figura 3.3.5. Metodología de medición de las transectas ubicadas a campo.

Arriba: ejemplo de la ubicación de una transecta a campo. Cuatro puntos de cada transecta (a, b, c, d) han sido caracterizado con fotografías hemisféricas. Abajo: esquema de medición en cada transecta. La línea roja representa la cinta métrica, la línea negra la varilla, cada punto negro indica la repetición de medición con la varilla y el rectángulo gris el área dónde se evaluó regeneración arbórea. Este esquema de medición se repitió cada tres metros.

Tabla 3.3.2 Todas las mediciones realizadas en cada transecta según la distancia al origen de esta.

Distancia (metros)	0	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	
Nombre del punto	a										b										c										d	
Fotografías hemisféricas (n)	2										2										2											2
Censo (número de puntos)	10			10						10						10				10											10	
Regeneración arbórea	si			si						si						si				si											si	

### 3.3.4 Determinación del valor de dieta

Para conocer el grado de importancia en que el conjunto de especies relevadas en cada transecta aporta a la dieta del ganado doméstico, calculamos en primer lugar la proporción de especies que son consumidas más frecuentemente por el ganado. Para ello nos basamos en el estudio de Borrelli (2012), quién estudió la ingesta de ganado doméstico en ambientes similares a los abordados en esta tesis, ubicados en los alrededores de las localidades de El Foyel y Mallín Ahogado (Provincia de Río Negro), y San Martín de los Andes (Provincia de Neuquén). La proporción resultante de este análisis se muestra en la Tabla 3.3.3. Luego se le asignó a cada especie el valor promedio de dieta según la familia a la que perteneció bajo el supuesto que todas las especies de una misma familia fueron consumidas en la misma proporción (columna “Dieta promedio” de la Tabla 3.3.3). Luego se calculó para cada transecta el promedio del valor de dieta todas las especies. De esta manera, valores de dieta de transecta más altos implican que dicha transecta posee especies que se consumen en mayor medida por parte del ganado doméstico. Además, añadimos en el análisis otra variable “Dieta x cobertura” que es el resultado de multiplicar el valor de dieta de la transecta por la cobertura de esta, de modo que transectas con mayores valores de dieta y mayores valores de cobertura estiman una mayor cantidad de biomasa vegetal forrajera.

Tabla 3.3.3 Proporción de especies presentes en una dieta promedio de ganado doméstico en la zona de estudio.

Datos calculados a partir de Borrelli (2012)

Familia	Proporción de especies consumidas			
	El Foyel	Mallín Ahogado	San Martín de los Andes	Promedio
Gramíneas	61%	33%	49%	47.7%
Graminoideas	2%	24%	8%	11.5%
Árboles y arbustos	26%	17%	25%	22.8%
Otras hierbas	8%	20%	14%	13.9%
Hemiparásitas	3%	2%	3%	2.8%
No vasculares	0%	4%	0%	1.3%
Total	100%	100%	100%	100.0%

### 3.3.5 Análisis estadísticos

La orientación de ladera es una variable relevante debido a las diferencias en la profundidad del suelo y la insolación recibida (la Manna, 2005; la Manna et al., 2020). Debido a que el efecto de la orientación de la ladera es proporcional a la pendiente del terreno, generamos una nueva variable que fue el producto entre la orientación de ladera (0=NO, 1=SE) y la pendiente (0 a 20°). Esta nueva variable la incluimos en los modelos estadísticos para predecir la productividad forrajera también elevada al cuadrado, ya que fue el modo en que mostró mayor poder predictivo (Anexo 7.7). Con el fin de obtener métodos alternativos para estimar la productividad forrajera de un sitio, dado que la disponibilidad de información puede diferir, estimamos cinco modelos estadísticos con diferentes variables predictoras a partir de un mismo modelo completo. El modelo completo a partir del cual se desprenden los cinco modelos estadísticos fue generado a partir de una primera selección de variables. Esta selección se realizó a partir de la información disponible en fuente bibliográficas, del primer estudio realizado mediante sensores remotos, de datos relevados a campo y una selección multimodelo, reteniendo aquellas variables que mostraron los valores de importancia más altos en predecir la productividad forrajera medida. Luego se adicionaron aquellas interacciones simples que consideramos más relevantes. El modelo completo con todas las variables e interacciones seleccionadas se muestra en la Ecuación 3.3.1. Los modelos restantes se obtuvieron a partir de la remoción de variables del modelo completo (Tabla 3.3.4).

*Ecuación 3.3.1 Modelo estadístico completo que posee todas las variables seleccionadas.  
A partir del mismo se estimaron otros modelos con menor cantidad de variables. “:” indica interacción.*

$$\text{Productividad forrajera} \sim \text{IVN} : (\text{estado alternativo del bosque} + \text{apertura del canopy}) + \text{altitud} + \text{orientación} * \text{pendiente} + (\text{orientación} * \text{pendiente})^2 + \text{precipitación} : (\text{apertura del canopy} + \text{cobertura del estrato herbáceo} + \text{proporción de gramíneas} + \text{estado alternativo del bosque})$$

Dado que la productividad forrajera toma valores mayores o iguales a cero, se seleccionó una distribución binomial para la variable respuesta en Modelos Lineales Generalizados, corridos en el software R4.0.5©. Con el fin de conocer cuáles variables fueron las más importantes en explicar la variabilidad observada en la productividad forrajera en cada modelo, realizamos una selección multimodelo con cada modelo mostrado en la Tabla 3.3.4 (Garibaldi et al., 2019), obteniendo como resultado la importancia que posee cada una de las variables en explicar dicha variabilidad y además el modelo más parsimonioso (el “modelo mínimo adecuado”). La selección multimodelo la realizamos con las funciones *dredge* y *importance*, ambas funciones del paquete *MuMIn* (versión 1.43.17). Para evitar que el factor de inflación de la varianza de algunas variables resulte mayor a 3 si se incluían simultáneamente ciertas variables (Garibaldi et al., 2019), decidimos remover aquellas de menor interés, resultando en el modelo indicado en la Ecuación 3.3.1. La bondad de ajuste la estimamos con la devianza elevada al cuadrado ( $D^2$ , Garibaldi et al. 2019). En todos los casos se probaron los supuestos de los modelos (Garibaldi et al., 2019).

Tabla 3.3.4 Variables utilizadas en los diferentes modelos estimados para predecir la productividad forrajera a campo. Se indica con una "x" si la variable fue incluida en el modelo. Se muestran además los valores mínimo, promedio y máximo de cada variable

Variables	Modelo					Valor mínimo	Valor promedio	Valor máximo
	Completo	Regionales y de sitio	Variables regionales	Variables de sitio	IVN			
Estado alternativo del bosque	x	x	x	x	x	n/c	n/c	n/c
IVN	x				x	0,41	0,61	0,73
Precipitación promedio anual	x	x	x			1184,43	1372,19	1708,95
Altitud	x	x	x			445,00	623,53	890,00
Orientación * pendiente	x	x		x		0,00	2,95	9,86
Apertura del canopeo	x	x		x	x	10,43	29,63	67,25
Cobertura del estrato herbáceo	x	x		x		0,05	0,18	0,39
Proporción de gramíneas	x	x		x		0,00	0,40	0,85

Para explorar los datos y la correlación entre la calidad nutritiva del forraje y variables de interés ya que puede haber relaciones no lineales, utilizamos el Escalamiento Multidimensional No Métrico (NMDS por sus siglas en inglés). El estrés de un ordenamiento NMDS es una medida de la bondad de ajuste (Oksanen, 2015), valores aceptables de estrés para realizar interpretaciones se encuentran en el rango {0-0.15} (Dexter et al., 2018). Como primer paso, hicimos un ordenamiento en tres ejes de todas las clausuras según su composición de especies para obtener un valor de estrés aceptable para la interpretación de los resultados. Como segundo paso, ajustamos las variables ambientales y la calidad nutritiva del forraje. Usamos el paquete estadístico *vegan* (versión 2.5-5, Oksanen 2015) en el software R4.0.5©.

Con el fin de conocer el efecto de las variables presencia de herbáceas, el tiempo desde la siembra, la apertura del canopeo arbóreo y la precipitación promedio anual sobre la humedad del suelo medida en clausuras, generamos un modelo lineal generalizado de efectos mixtos con variable aleatoria "Clausura". Las variables asociadas a las condiciones diferenciales entre cada clausura quedarán explicadas por esta variable aleatoria y podremos conocer específicamente el efecto de las variables analizadas. El modelo generado se muestra en la Ecuación 3.3.2. Con el fin de conocer el efecto de las variables manipulativas sobre la regeneración arbórea en estadíos iniciales, generamos un modelo lineal generalizado de efectos mixtos con variable aleatoria "Campo". Las variables asociadas a las condiciones meteorológicas diferenciales entre campo quedarán explicadas por esta variable aleatoria y podremos conocer específicamente el efecto de las variables manipulativas. La distribución de la variable fue binomial con  $n = \{0-4\}$  ya que analizamos conteos. Las variables manipulativas fueron: i) Especie

sembrada, ii) Presencia o ausencia de especies herbáceas, iii) Estado alternativo del bosque (bosque mixto de coihue-ciprés, matorral mixto o pastizal), iv) Tiempo transcurrido desde la siembra. El modelo analizado se muestra en la Ecuación 3.3.3. La selección de modelos y la evaluación de la importancia de las variables se realizó con las funciones *dredge* y *importance*, ambas funciones del paquete MuMIn (Versión 1.43.17, Garibaldi et al. 2019). En todos los casos se probaron los supuestos de los modelos (Garibaldi et al., 2019).

*Ecuación 3.3.2 Modelo estadístico formulado para explicar la variación en la humedad del suelo medida en las clausuras ubicadas a campo*

$$\text{humedad} \sim \text{presencia de herbáceas} * \text{tiempo desde siembra} \\ * \text{apertura del canopeo arbóreo} * \text{precipitación} + (1|\text{clausura})$$

*Ecuación 3.3.3 Modelo estadístico formulado para explicar la variación de la regeneración arbórea a partir de siembra manual en las clausuras ubicadas a campo*

$$\text{existencias} \sim \text{estado alternativo del bosque} * \text{presencia de herbáceas} \\ * \text{tiempo desde siembra} * \text{especie} + (1|\text{campo})$$

### 3.4 REGENERACIÓN ARBÓREA EN INVERNADERO

Con el fin de complementar los resultados hallados a campo, generamos un experimento en invernadero en el cual estudiamos bajo condiciones controladas los efectos de la cobertura de especies herbáceas, el nivel de estrés hídrico y la especie coihue y ciprés sobre los patrones de regeneración de especies arbóreas en estadíos iniciales.

#### 3.4.1 Experimento preliminar

Comprender cuál fue el efecto de asegurar el contacto de las semillas con el suelo mineral fue clave para llevar a cabo el experimento principal. Para probar este efecto, realizamos un experimento preliminar en macetas con pasto, con dos tratamientos: semillas de árboles cuidadosamente depositadas dentro de pequeños surcos hechos a mano en el suelo y semillas de árboles depositadas en microambientes sin surcos (Figura 3.4.1). Aplicamos tratamientos ‘con surco’ y ‘sin surco’ a macetas con gramíneas previamente establecidas y un nivel de riego que mantuvo todas las macetas en estrés hídrico moderado. Los resultados de este experimento preliminar fueron que la creación manual de pequeños surcos y la deposición cuidadosa de las semillas en su interior permitió la emergencia de las semillas y la supervivencia de las plántulas de los árboles, mientras que la siembra en suelo con pasto sin surcos mostró una supervivencia nula de las plántulas (Figura 3.4.1, derecha).

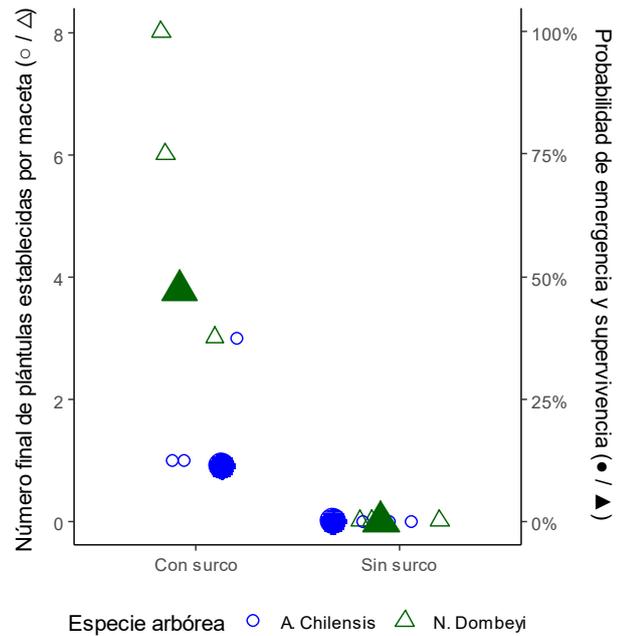
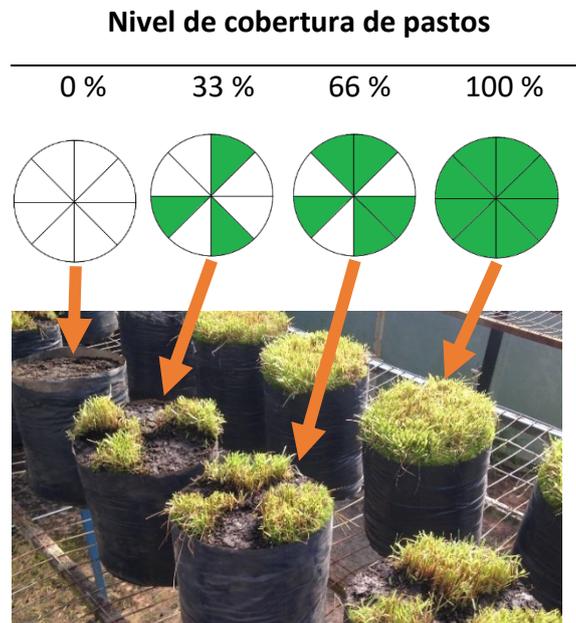


Figura 3.4.1 Experimento preliminar para evaluar el efecto de la creación de surcos sobre la emergencia de las semillas. Izquierda: ejemplo de dos microambientes, con surco y sin surco, generados en macetas con pasto. Derecha: establecimiento final de plántulas y probabilidad de emergencia y supervivencia para microambientes con surco y sin surco. Los símbolos vacíos se refieren a los números finales de plántulas establecidas y los símbolos llenos se refieren a las probabilidades predichas.

### 3.4.2 Experimento principal

Preparamos macetas con diferentes niveles de cobertura de pastos y tipos de micrositio para el experimento principal. Mezclamos cuatro partes de tierra negra, dos de compost y una de suelo inorgánico para llenar 36 macetas de 56 litros aproximadamente cada una (diámetro = 40 cm, altura = 45 cm). La altura de la maceta fue la suficiente para prevenir hipoxia en el espacio ocupado por las raíces de los pastos y las plántulas de los árboles, y para recrear una situación lo más cercana posible a las condiciones de campo, con una alta succión de agua en la parte superior de las macetas (Passioura, 2006). Los valores físicos del suelo obtenidos fueron: Punto de Marchitez Permanente (PMP) = 19.68% masa/masa, Capacidad de Campo (CC) = 34.29% masa/masa. En cada maceta sembramos dos gramos de la especie gramínea *Festuca arundinacea*, variedad *Titán Ultra* en noviembre de 2018. Utilizamos esta especie porque su morfología es similar a las especies gramíneas que se observan en los bosques pastoreados y hay posibilidad de adquirir semillas. A partir de dicha fecha, todas las macetas se mantuvieron a capacidad de campo dentro de un invernadero. *F. arundinacea* creció libremente hasta abril del 2019. Para obtener iguales altura de pastos en todas las macetas, mantuvimos los pastos a una altura de 7 cm con cortes semanales hasta el final del experimento. De forma aleatoria seleccionamos las macetas para generar cuatro niveles de cobertura de pastos: 0,

33, 66 y 100%. Estos niveles de coberturas se generaron a través de la división de la superficie de cada maceta en ocho divisiones iguales, y removiendo la capa superficial del suelo junto con el pasto en cada división según corresponda para generar el nivel de cobertura asignado, siguiendo un esquema predefinido. Luego de la generación de dichas coberturas, aparecieron micrositios con y sin pasto en las macetas (Figura 3.4.2).



*Figura 3.4.2 Niveles de coberturas de hierbas utilizados en el experimento en invernadero.*

*Arriba: esquema de una vista superior de cuatro macetas experimentales con diferentes niveles de cobertura de pastos. Las zonas verdes y blancas corresponden a micrositios ocupados por pastos y suelo desnudo, respectivamente. Abajo: una fotografía de los niveles de cobertura resultantes en las macetas experimentales.*

Los microambientes donde se sembró coihue y ciprés simularon tanto las coberturas de pasto como las precipitaciones variables que caracterizan a los bosques nativos del NO de Patagonia. Para prevenir el ataque de hongos y reducir el movimiento de semillas entre divisiones debido al riego, sembramos las semillas de coihue y ciprés en las macetas lo más cerca posible de la fecha de emergencia natural de la semilla en el bosque, dicha fecha fue el 24 de septiembre de 2019. Se hicieron pequeños surcos en ambos tipos de micrositios: con pastos y en suelo desnudo (Figura 3.4.2) Para asegurar la emergencia de las semillas, las mismas se depositaron cuidadosamente en el interior de los surcos. Para obtener un número similar de semillas viables entre especies en cada maceta, y debido a que la viabilidad de las semillas fue menor para coihue, colocamos en cada división de cada maceta 14 y 11 semillas de coihue y ciprés, respectivamente. Esta siembra dio como resultado 112 semillas totales de coihue por maceta (de las cuales se estima que 12 eran viables) y 88 semillas de ciprés (de las cuales se estima que 15 eran viables).

Se generaron tres niveles de estrés hídrico para simular el gradiente de precipitación que caracteriza la distribución real de las especies (ver M&M, primer párrafo): capacidad de maceta (sensu Passioura, 2006), estrés hídrico medio y severo. Esto se hizo estableciendo tres niveles de riego: alto, medio y bajo, respectivamente. Para simular el alto contenido hídrico del suelo que caracteriza al área de estudio al comienzo de la temporada de crecimiento (Martinez-Meier et al., 2015), nos aseguramos de que todas las macetas comenzaran el experimento con un estado de agua inicial de capacidad de maceta (Figura 7.12.1 en Anexo). Después de la siembra asignamos aleatoriamente un nivel de riego a cada maceta. Los niveles de riego se distribuyeron equitativamente entre los tratamientos de cobertura de pastos para garantizar el mismo número de repeticiones por tratamiento, lo que resultó en tres repeticiones por tratamiento de maceta.

Para evitar la entrada de agua por lluvia natural y controlar contenido de agua en la maceta, colocamos las macetas dentro de un invernadero. La ubicación de cada maceta dentro del invernadero también fue aleatoria, para evitar diferencias debido a las características propias del invernadero. El riego se realizó una vez por semana durante la primavera y otoño, y dos veces por semana durante el verano. El agua agregada en el nivel de riego alto fue aquella cantidad de agua necesaria para llegar a capacidad de maceta. El agua agregada en los niveles de riego medio y bajo correspondió a dos tercios y un tercio del agua utilizada en el nivel de riego alto, respectivamente, calculada por separado en cada día de riego. Además, como una mayor cobertura de pastos podría significar niveles más altos de evapotranspiración, se realizó un cálculo de agua para los niveles de riego medio y bajo para cada cobertura de pasto por separado; por ejemplo, si la cantidad promedio de agua agregada para alcanzar la capacidad de maceta en el tratamiento de cobertura de pasto del 66% fue de 3 litros, las cantidades de agua agregada a los niveles de riego medio y bajo de las macetas de cobertura de pasto del 66% fueron de 2 litros y 1 litro, respectivamente. Finalmente, los tratamientos resultaron de la combinación de diferentes coberturas de pasto, niveles de riego y tipos de micrositios:

*4 niveles de cobertura pasto x 3 niveles de riego = 12 tratamientos de macetas*

*4 niveles de cobertura pasto x 3 niveles de riego x 2 tipos de micrositios  
= 24 tratamientos de micrositios*

Se registró el agua agregada y el contenido de agua en cada maceta en cada evento de riego. Para estimar el contenido y el consumo de agua en cada maceta, se registró el peso de la maceta al comienzo del experimento (capacidad de maceta) y antes de cada evento de riego. Se registró el número de plántulas existentes cada dos semanas desde el 11 de octubre de 2019 hasta el final del experimento el 2 de abril de 2020. Al final del experimento se registró el número final de plántulas establecidas, junto con la altura y diámetro de cada plántula. La temperatura de la superficie del suelo se registró el 2 de marzo de 2019 con un termómetro infrarrojo de pistola láser GM550, tres veces en cada tipo de división (pasto o suelo desnudo) de cada maceta, por la mañana (10 a 12 h) y por la tarde (14 a 16 h) de dicho día. En algunas macetas aparecieron insectos que podían alterar las condiciones experimentales, por lo tanto, los eliminamos aplicando insecticida por única vez en todas las macetas el 29 de noviembre de 2019. Para disuadir a las aves de entrar al invernadero utilizamos discos compactos que giraban libremente colgando de hilos.

### 3.4.3 Análisis estadísticos

Analizamos el efecto de la cobertura de pasto, el nivel riego, el tipo de micrositio (pasto o suelo desnudo) y la especie (coihue o ciprés) sobre la emergencia, la supervivencia y el número final de plántulas establecidas, y el tamaño final de las mismas. Para analizar la proporción de emergencia (%) se calculó la relación entre semillas emergidas y semillas viables por maceta y por tipo de micrositio. La proporción de supervivencia (%) se calculó a partir de la relación entre las plántulas supervivientes y las semillas emergidas por maceta y por tipo de micrositio. La proporción final de plántulas establecidas (%) se calculó a partir de la relación entre las plántulas finales establecidas y las semillas viables estimadas por maceta y por tipo de micrositio. La biomasa de las plántulas por unidad de superficie ( $[\text{mm}^3/\text{mm}^2]$ ) se calculó como la suma del volumen del tallo de cada plántula ( $\pi * r^2 * h = [\text{mm}^3]$ ) por tipo de micrositio en cada maceta, dividido por la superficie total del micrositio de la división de la maceta  $[\text{mm}^2]$ . El contenido de agua de las macetas en cada fecha se calculó como el peso de la maceta antes de regar más el peso del agua añadida, menos el peso estimado de la maceta sin agua. La estimación del peso de cada maceta sin agua se realizó utilizando el valor del peso inicial de la maceta a la capacidad de la maceta y el valor obtenido de la capacidad de campo del suelo. Debido al diseño del experimento, los análisis estadísticos requirieron dos modelos separados para cada variable respuesta. Debido a que no ocurrieron todas las combinaciones de

tratamientos, no pudimos probar el efecto de cobertura de pasto y micrositio simultáneamente en todas las macetas; por ejemplo, el micrositio de suelo desnudo no apareció en macetas con cobertura de pasto del 100%. Por lo tanto, para evaluar el efecto de la especie, la cobertura de pasto y el nivel de riego, analizamos los micrositios pasto y suelo desnudo por separado, mientras que para evaluar el efecto del tipo de micrositio usamos solo las macetas con 33 y 66% de cobertura de pasto en el análisis. Usando esta metodología, analizamos por separado la emergencia, la supervivencia y el número final de plántulas establecidas, la altura, el diámetro, la biomasa y la temperatura. Estas variables se probaron con las siguientes variables explicativas: la cobertura de pasto, el nivel de riego, la especie y el micrositio, con la excepción de la temperatura de la superficie del suelo, que se evaluó con la cobertura de pasto, el nivel de riego, el tipo de micrositio y la hora de medición. El agua agregada y el agua dentro de las macetas se probaron con la cobertura de pasto y el nivel de riego como variables explicativas. La emergencia, la supervivencia y el número final de plántulas establecidas se analizaron utilizando modelos binomiales con la función *glm* (R Core Team, 2021). La altura, el diámetro, la biomasa, la temperatura superficial del suelo, el agua dentro de las macetas y el agua agregada se analizaron utilizando modelos lineales de regresión múltiple con la función *lm* (R Core Team, 2021). En todos los casos probamos los supuestos del modelo: normalidad mediante la prueba de distribución de Kolmogorov (Marsaglia et al., 2003), e independencia, homogeneidad de varianza y linealidad al graficar los residuos vs. valores predichos (Garibaldi et al., 2019). En cuanto a la inferencia estadística, se utilizó la inferencia multimodelo (Burnham et al., 2011). La selección del modelo y la importancia de las variables se llevó a cabo con las funciones de *dredge* y *importance*, respectivamente (paquete *MuMIn* versión 1.43.17, Burnham & Anderson, 2002) utilizando valores AICc (peso corregido del criterio de información de Akaike) como criterio de rango. Seleccionamos los modelos con el valor más bajos de AICc como modelo mínimo adecuado para obtener el efecto y los valores de Error Estándar (EE) para cada variable de respuesta (Garibaldi et al., 2017, 2019). Todos los modelos fueron corridos en el software R4.0.5©.

## 4 RESULTADOS Y DISCUSIÓN

---

### 4.1 SENSORES REMOTOS

#### 4.1.1 Exploración de datos con escalado multidimensional no métrico: correlación entre IVN y variables predictoras

La variable categórica tipo de vegetación apareció como una variable importante que explicó el ordenamiento de las aperturas dentro del primer plano del análisis NMDS ( $R^2 = 0.16$ ,  $p < 0.001$ , Figura 4.1.1 panel superior). Las variables regionales y paisajísticas (Tabla 3.2.2) se relacionaron con el IVN, y la correlación de cada variable con el IVN dependió de la estación (Figura 4.1.1). La bondad de ajuste ( $R^2$ ) de IVN sobre el ordenamiento NMDS indica cuánto se ajustan los valores de IVN a dicho ordenamiento; sus valores correspondieron a 0.27, 0.06 y 0.10 para primavera, verano y fines de verano, respectivamente. El IVN de primavera se correlacionó positivamente con la temperatura (correlación= 1.00,  $p < 0.04$ ), pero negativamente con la altitud y la pendiente (correlación= -1.00,  $p < 0.06$ ). Tanto el IVN de verano como el de fines de verano se correlacionaron negativamente con el área (correlación = -0.86,  $p < 0.34$ ) y el perímetro de la apertura (correlación = -0.86,  $p < 0.34$ ). Los resultados completos del NMDS se muestran en el Anexo 7.13.1.

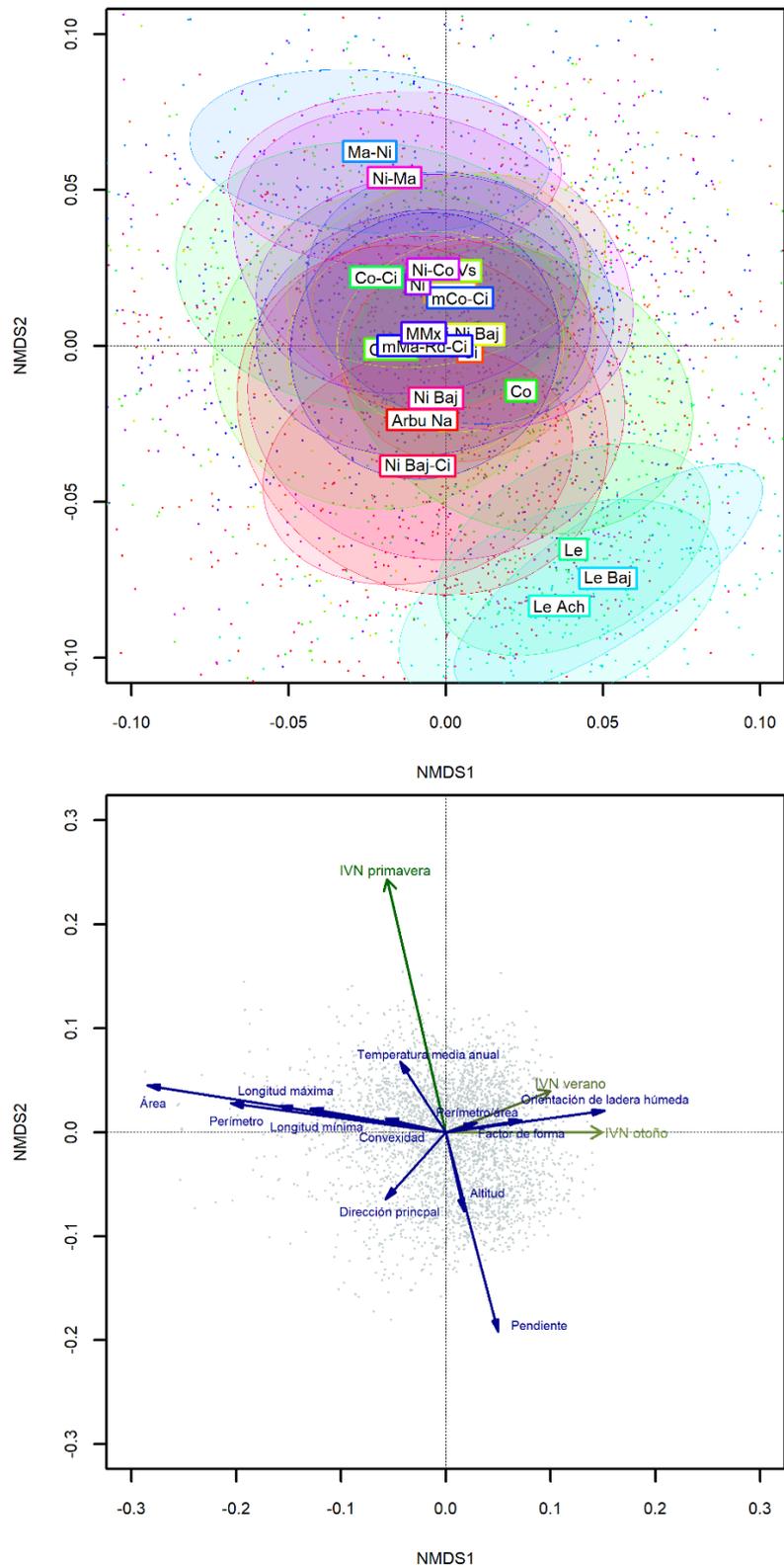


Figura 4.1.1 Primer plano del Ordenamiento Multidimensional No Métrico de las aperturas del bosque, caracterizadas por variables regionales y de paisaje.

Cada punto representa una apertura del bosque. Panel superior: ubicación de los tipos de vegetación dentro del ordenamiento NMDS, se muestran las elipses de confianza (nivel de confianza = 0,95) de cada tipo de vegetación analizado, cada tipo de vegetación está representado por un color diferente. Panel inferior: relación entre variables ambientales e IVN de cada fecha trazadas con flechas rellenas de azul y con flechas verdes simples, respectivamente. Las coordenadas de cada flecha indican la correlación con cada eje NMDS. La definición de las métricas del paisaje y de los tipos de vegetación se encuentran en el Anexo 7.3 y 7.4, respectivamente.

#### 4.1.2 Predicción del IVN con modelos lineares de regresión múltiple

La regresión lineal múltiple utilizada para predecir el IVN tuvo valores  $R^2$  ajustados de 0.54, 0.31 y 0.26 para primavera, verano y fines de verano, respectivamente. El tipo de vegetación fue la variable más importante que explica el IVN en las aperturas del bosque. Esta única variable explicó el 45%, 26% y 16% de la varianza del IVN en primavera, verano y fines del verano. Las siete variables predictoras que sumaron la mayor importancia en todas las estaciones, ordenadas por importancia decreciente, fueron: tipo de vegetación, orientación de ladera, altitud, factor de forma, relación perímetro/área, elongación y precipitación media anual. Entre las variables cuantitativas, la altitud, la pendiente y tres variables de paisaje (alargamiento, redondez y perímetro/área) tuvieron las mayores importancias relativas en el modelo de primavera, mientras que la precipitación media anual, la orientación de ladera y cuatro variables de paisaje (redondez, factor de forma, alargamiento y perímetro/área) tuvieron las mayores importancias relativas en el modelo de finales de verano (Figura 4.1.2, izquierda).

Los modelos mostraron diferencias en los tamaños del efecto por parte de las variables predictoras sobre el IVN a lo largo de las estaciones. El mayor efecto fue un efecto negativo de la altitud en primavera, seguido por un efecto negativo de la relación perímetro/área en la misma estación (Figura 4.1.2, derecha). La precipitación media anual, la orientación de ladera, el factor de forma y la relación perímetro/área mostraron los mayores efectos positivos sobre el IVN en verano y a fines del verano (Figura 4.1.2, derecha). La relación perímetro/área varió el signo y tamaño del efecto según la estación: mostró un efecto negativo sobre el IVN en primavera ( $p < 0.001$ ) que cambió a positivo a fines del verano ( $p < 0.001$ ). Las relaciones entre perímetro/área y el IVN de las aperturas del bosque se muestran con un ejemplo en la Figura 4.1.3. Para ver los resultados completos de los modelos, consulte el Anexo 7.13.1

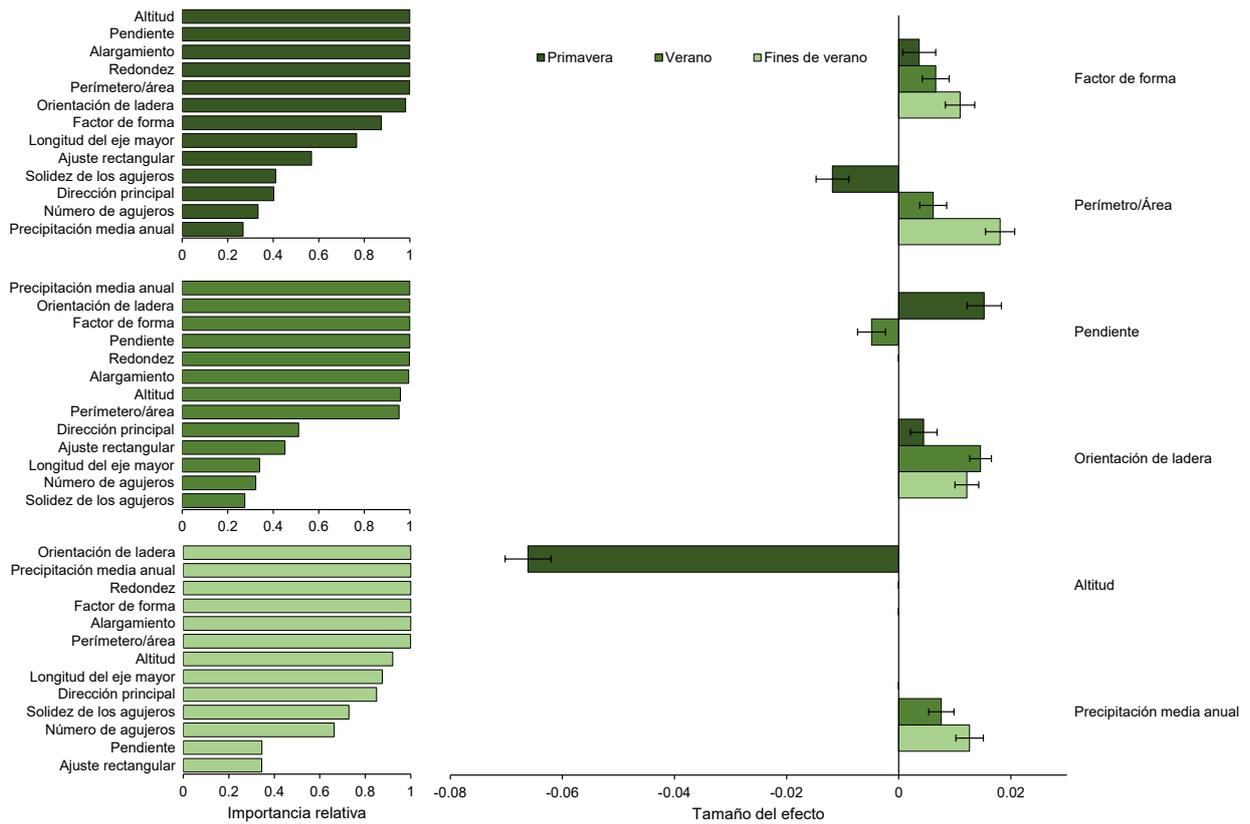


Figura 4.1.2 Resultados de los modelos de regresión lineal múltiple para predecir el IVN en aperturas del bosque en tres fechas diferentes.

Izquierda: importancia relativa de las variables. Derecha: tamaño del efecto de variables cuantitativas que sumaron las mayores importancias a lo largo de todas las estaciones. Las barras indican intervalos de confianza del 95%. Tamaños del efecto que contienen el cero en sus intervalos de confianza se muestran como efectos nulos.

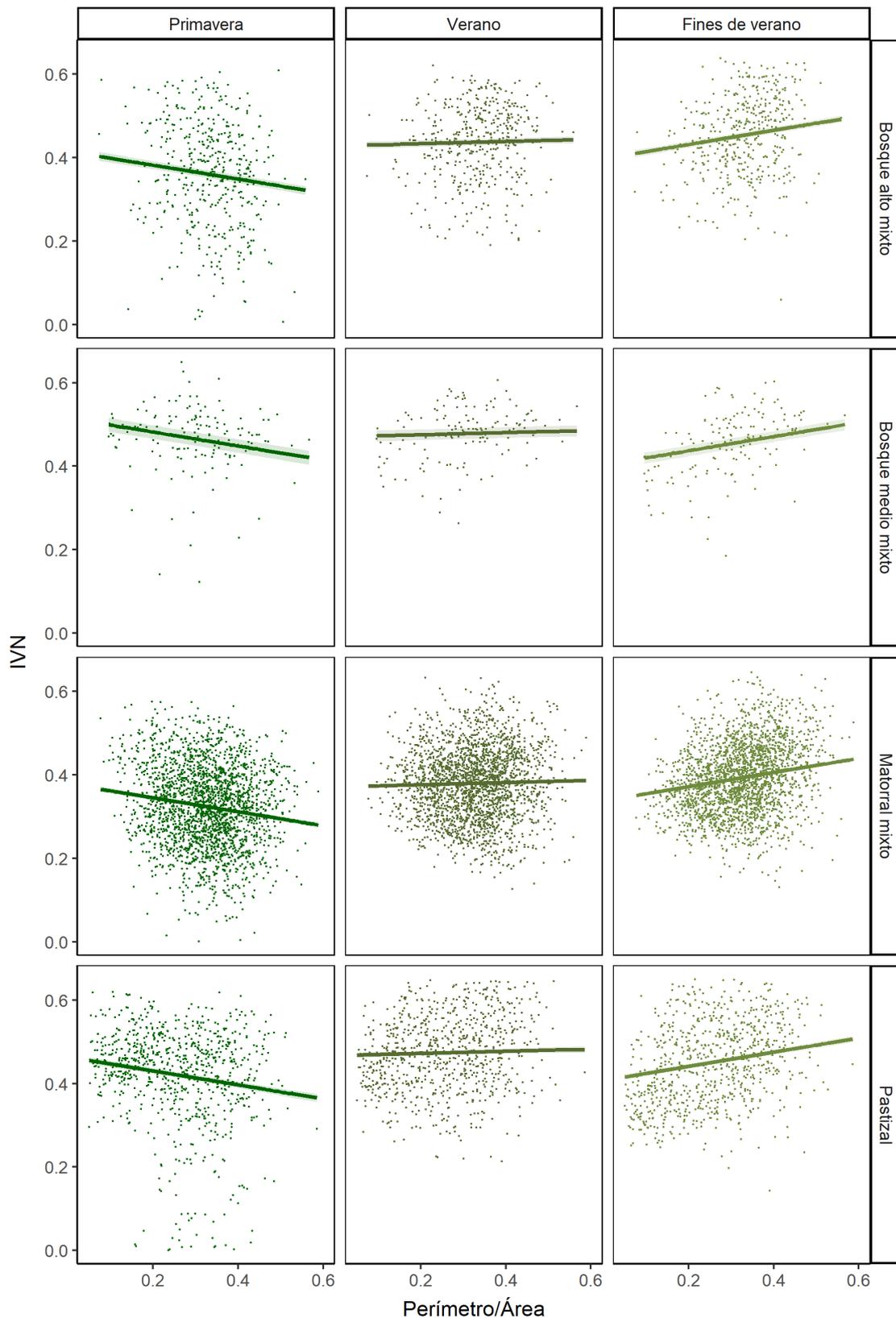


Figura 4.1.3 Predicción del IVN en aperturas del bosque en diferentes estaciones, variando la relación perímetro/área. El resto de las variables predictoras se mantiene en sus valores promedio. Se muestran sólo 4 de un total de 21 tipos de vegetación analizados, al igual que en la Figura 3.2.2. Las líneas y el sombreado indican las predicciones del modelo y los intervalos de confianza del 95%, respectivamente. (\*) Indica efecto significativo ( $p < 0.001$ )

### 4.1.3 Discusión

Nuestros resultados brindan evidencia a favor de la hipótesis de que la productividad de biomasa herbácea y arbustiva en las aperturas del bosque, estimada a través del IVN, no sólo se explica por variables regionales tales como el tipo de vegetación, la altitud o la precipitación, sino también por la configuración del paisaje reflejado en la forma y el tamaño de dichas aperturas. Además, nuestros resultados muestran que el mejor conjunto de variables para predecir el IVN varía según la estación, al igual que su efecto relativo sobre el IVN.

El tipo de vegetación apareció como la variable más importante que determina el IVN en las aperturas de bosque. Se observa la relación del tipo de vegetación y el IVN en la Figura 4.1.1 donde las elipses que representan a cada tipo de vegetación se asocian a diferentes valores de IVN en cada uno de los tres momentos del año analizados. Los tipos de vegetación que se asociaron a mayor productividad en primavera fueron los bosques de maitén y ñire, y los de menor productividad en primavera fueron los bosques de lenga (Figura 4.1.1). Esta variable está asociada con ciertos determinantes de la productividad forrajera tales como la temperatura media anual, el tipo de suelo, la composición de especies y los patrones de pastoreo (Bestelmeyer et al., 2003; Briske et al., 2005; López and Gaitán, 2007; Fong-Long and Chang-Ching, 2018; Yu et al., 2020). Por un lado, tanto en el análisis NMDS como en los modelos lineales de regresión múltiple, los predictores cuantitativos mostraron efectos similares sobre el IVN (comparar Figura 4.1.1 y Figura 4.1.2). Por otro lado, la variable categórica tipo de vegetación apareció como una variable importante en el análisis NMDS y también en los modelos de regresión lineal múltiple de todas las estaciones (Figura 4.1.2). Esta variable eventualmente contribuyó a explicar la heterogeneidad causada por diferentes temperaturas promedio anuales, tipos de suelo, composición de especies y patrones de pastoreo, que varían dentro del área de estudio (Lopez & Gaitán 2007). Todos los modelos mostraron la bondad de ajuste más baja para las estimaciones de productividad de la biomasa a fines del verano (fin del período de crecimiento). Una posible explicación podría ser la variabilidad de la carga ganadera en las aperturas del bosque en un contexto de baja disponibilidad de forraje a fines del verano, algo que aumenta aún más la heterogeneidad del IVN.

El peso relativamente alto de las variables del paisaje en la predicción del IVN fue un resultado novedoso. En los modelos lineales, de las seis variables con mayor importancia después del tipo de vegetación (Figura 4.1.2, derecha), cuatro fueron regionales: precipitación, altitud,

pendiente y aspecto, y dos se asociaron con la configuración del paisaje: relación perímetro/área y factor de forma. Si bien la importancia de los determinantes regionales se ha estudiado frecuentemente (por ejemplo, Sanaei et al. 2019), nuestro estudio muestra que las métricas del paisaje también exhibieron correlaciones significativas con el IVN.

La relación entre el IVN y las seis variables predictoras cuantitativas (factor de forma, perímetro/área, pendiente, orientación de ladera, altitud y precipitación media anual) varió a lo largo del período de crecimiento. En primavera, la disponibilidad de agua generalmente no limita el crecimiento de la vegetación en esta región, mientras que las temperaturas van en aumento y afectan positivamente el IVN. El efecto negativo de la altitud sobre el IVN resulta de la relación inversa entre la temperatura y la altitud, lo que lleva a reducir la actividad fotosintética y ralentizar el crecimiento de la vegetación. Además, el efecto negativo de la relación perímetro/área de las aperturas sobre el IVN de primavera implica que las aperturas pequeñas con mucho borde de dosel arbóreo poseen una menor productividad de forraje herbáceo y arbustivo en dicha fecha, probablemente debido a una menor radiación incidente en los estratos bajos (Belsky, 1994; Kellas et al., 1995; Baldassini et al., 2018). Por el contrario, la precipitación media anual y las métricas de paisaje adquirieron mayor relevancia sobre el IVN de las aperturas en verano y finales de verano. Regionalmente, este es el período con mayores déficits hídricos debido a las menores precipitaciones y mayores temperaturas (Bianchi et al., 2016). En esta temporada, el IVN fue más alto en orientaciones de laderas más húmedas (sur y sureste) probablemente debido a un mayor contenido de agua en el suelo (la Manna, 2005; la Manna et al., 2020). Esto es porque las laderas con estas orientaciones tienen menor exposición solar, por lo tanto, menor evapotranspiración. Además, el IVN fue más alto cuando las aperturas tenían bajos valores de factor de forma, es decir, mayores longitudes de borde del dosel arbóreo. Esta última correlación puede deberse probablemente a un efecto de facilitación de los árboles sobre la vegetación que crece dentro de la apertura en los períodos secos del año.

Nuestros hallazgos sugieren que un proceso de competencia por la luz entre árboles y pastos en primavera cambia a facilitación en verano, debido a cambios en la humedad del suelo. Cuando la humedad del suelo no es un factor limitante, como sucede a principios de la primavera, los pastos compiten principalmente por la luz con los árboles circundantes (Belsky, 1994; Holmgren et al., 1997; Bahamonde et al., 2012). Por el contrario, cuando el agua del suelo es

limitante, la facilitación en aperturas pequeñas o con mayores longitudes de borde del dosel arbóreo puede ocurrir a través de la sombra de los árboles, como también lo encontraron Karki & Goodman (2015). La sombra disminuye las pérdidas por evaporación de agua cuando las temperaturas son altas y, en consecuencia, aumenta la disponibilidad de agua para el crecimiento de la vegetación (van Miegroet et al., 2010). Una hipótesis alternativa es la existencia de un efecto facilitador de los árboles por reducción de la velocidad del viento (Geiger et al., 2009). El viento afecta el microclima de las aperturas del bosque de múltiples formas. El efecto global de una reducción en la velocidad del viento podría resultar en una reducción de la evapotranspiración a lo largo del año. De esta forma, la disponibilidad de agua en verano y finales de verano será mayor para el crecimiento de la vegetación en pequeñas aperturas o con mayores longitudes de bordes arbóreos.

Nuestros resultados están parcialmente confirmados por los hallazgos de otros autores. Quienes también encontraron un cambio de competencia a facilitación a medida que se incrementa la aridez fueron Mazía et al. (2016) a escala global y Peri et al. (2005b, 2016b) a escala regional. Estos estudios han encontrado dicho efecto en diferentes circunstancias espaciales, mientras que en nuestro caso el cambio fue determinado por variaciones temporales. Por el contrario, Baldassini et al. (2018) encontraron una reducción en la producción de hierbas que crece debajo de los árboles como consecuencia de la competencia por la luz incluso en una zona árida. En su caso, sin embargo, los eventos de precipitación ocurrieron principalmente dentro del período de crecimiento, probablemente anulando los efectos de facilitación de los árboles sobre los pastos.

La predicción de la productividad total del forraje en las aperturas del bosque a través del IVN sigue siendo un desafío, ya que la confiabilidad de los modelos predictivos depende de las características del bosque (Borowik et al., 2013; Gautam et al., 2019). A pesar de los altos valores de bondad de ajuste obtenidos, los modelos lineales presentados en esta sección sólo son adecuados para explorar tendencias de la productividad de forraje y su relación con las variables de interés. Sin embargo, la estimación de la productividad real del forraje para calcular la capacidad de carga debe utilizar un análisis más complejo, como es el IVN integrado de muchas fechas a lo largo del período de crecimiento (Pettorelli et al., 2005). Dicho análisis debe complementarse con mediciones de campo de cortes de biomasa, accesibilidad a los sitios de pastoreo, preferencia y valores nutritivos del forraje (Bestelmeyer et al., 2017). Esto

se debe a que la preferencia depende de muchos factores, como es el caso del pastoreo continuo, que reduce la densidad de aquellas especies más palatables y, si el pastoreo se mantiene en el tiempo, aumenta la herbivoría sobre especies menos palatables (Forbes et al., 2019; González-Hernández et al., 2020). Estos aspectos se han abordado en esta tesis en los experimentos de campo y se detallan en la sección 4.2 Productividad y calidad forrajera en clausuras ubicadas a campo.

Este estudio muestra que existe una variación esperada en el crecimiento de la vegetación en diferentes ambientes y a lo largo del año, dependiendo de las características del bosque. Además, puede haber configuraciones más convenientes de forma y tamaño de las aperturas del bosque. En nuestra área de estudio, las aperturas grandes, de formas regulares y con perímetros cortos parecen ser la configuración más conveniente para maximizar la productividad de los pastizales en el pico de producción, es decir, a principios de la primavera. Por otro lado, las aperturas pequeñas, alargadas o con bordes de copa de árboles irregulares parecen ser el diseño más apropiado cuando el objetivo es producir forraje a lo largo de todo el período de crecimiento, incluyendo verano y fines de verano. Los productores locales de los valles de El Manso y de El Foyel hablan de "pasto seco" en grandes aperturas en verano, una observación empírica que confirma las tendencias observadas en nuestro análisis. Aunque nuestro estudio se centra en los bosques de Patagonia Norte, los resultados que aquí se presentan son potencialmente relevantes para los bosques templados de todo el mundo. Sin embargo, es probable que el tamaño y la importancia del efecto dependan de la ubicación específica, ya que se ven afectados por el clima, el tipo de suelo y la vegetación.

## 4.2 PRODUCTIVIDAD Y CALIDAD FORRAJERA EN CLAUSURAS UBICADAS A CAMPO

### 4.2.1 Productividad forrajera

En el modelo utilizado para estimar la productividad forrajera con todas las variables predictoras, aquellas que obtuvieron las importancias relativas más importantes en estimar la productividad forrajera en las clausuras ubicadas a campo fueron: el estado alternativo del bosque, el IVN, la precipitación, la altitud, la orientación de ladera multiplicada por la pendiente, la apertura del canopy arbóreo, la cobertura estrato herbáceo y las interacciones entre la precipitación y las siguientes variables: apertura del canopy, cobertura del estrato herbáceo y el estado alternativo del bosque (Tabla 4.2.1). El modelo mínimo adecuado obtenido de la

selección multimodelo obtuvo una bondad de ajuste ( $D^2$ ) de 0.707. Los valores de productividad de biomasa obtenidos en los años 2018, 2019, 2020 y 2021 se muestran en la Figura 4.2.1.

Tabla 4.2.1 Importancia de las variables de modelos para estimar la productividad forrajera utilizando diferentes fuentes de información: variables regionales, de sitio e IVN. La importancia de las variables se obtuvo mediante selección multimodelo. Importancias mayores a 0.8 se han resaltado con negrita. “-“ = no evaluado

<b>Modelo</b>	<b>Completo</b>	<b>Regional y de sitio</b>	<b>Regional</b>	<b>De sitio</b>	<b>IVN</b>
<i>Estado Alternativo del bosque (EA)</i>	<b>1.00</b>	<b>1.00</b>	<b>1.00</b>	<b>0.79</b>	<b>0.99</b>
<i>IVN</i>	<b>1.00</b>	-	-	-	<b>0.94</b>
<b>Variables regionales</b>					
<i>Precipitación promedio anual (PP)</i>	<b>1.00</b>	<b>1.00</b>	<b>1.00</b>	-	-
<i>Altitud</i>	<b>0.93</b>	<b>0.94</b>	0.27	-	-
<i>Orientación*pendiente</i>	<b>1.00</b>	<b>0.96</b>	<b>1.00</b>	-	-
<i>(Orientación*pendiente)<sup>2</sup></i>	<b>0.91</b>	0.46	<b>1.00</b>	-	-
<b>Variables de sitio</b>					
<i>Apertura del Canopeo (AC)</i>	<b>1.00</b>	<b>1.00</b>	-	<b>1.00</b>	<b>1.00</b>
<i>Cobertura del estrato herbáceo (CH)</i>	<b>0.95</b>	<b>1.00</b>	-	<b>0.76</b>	-
<i>Proporción de gramíneas (PG)</i>	0.31	0.29	-	0.42	-
<b>Interacciones</b>					
<i>PP:AC</i>	<b>0.99</b>	<b>0.99</b>	-	-	-
<i>PP:CH</i>	<b>0.90</b>	<b>1.00</b>	-	-	-
<i>PP:EA</i>	<b>0.98</b>	<b>0.98</b>	0.14	-	-
<i>PP:PG</i>	0.10	0.07	-	-	-
<i>IVN:AC</i>	0.23	-	-	-	0.73
<i>IVN:EA</i>	0.28	-	-	-	0.70

En el modelo utilizado para estimar la productividad forrajera sólo con variables regionales y de sitio, las variables que obtuvieron las importancias relativas más importantes en predecir la productividad forrajera fueron el estado alternativo del bosque, la precipitación, la altitud, la orientación de ladera multiplicada por la pendiente, la apertura del canopeo arbóreo, la cobertura estrato herbáceo y las interacciones entre la precipitación y las siguientes variables: apertura del canopeo, cobertura del estrato herbáceo y el estado alternativo del bosque (Tabla 4.2.1). El modelo mínimo adecuado obtenido de la selección multimodelo obtuvo una bondad de ajuste ( $D^2$ ) de 0.648.

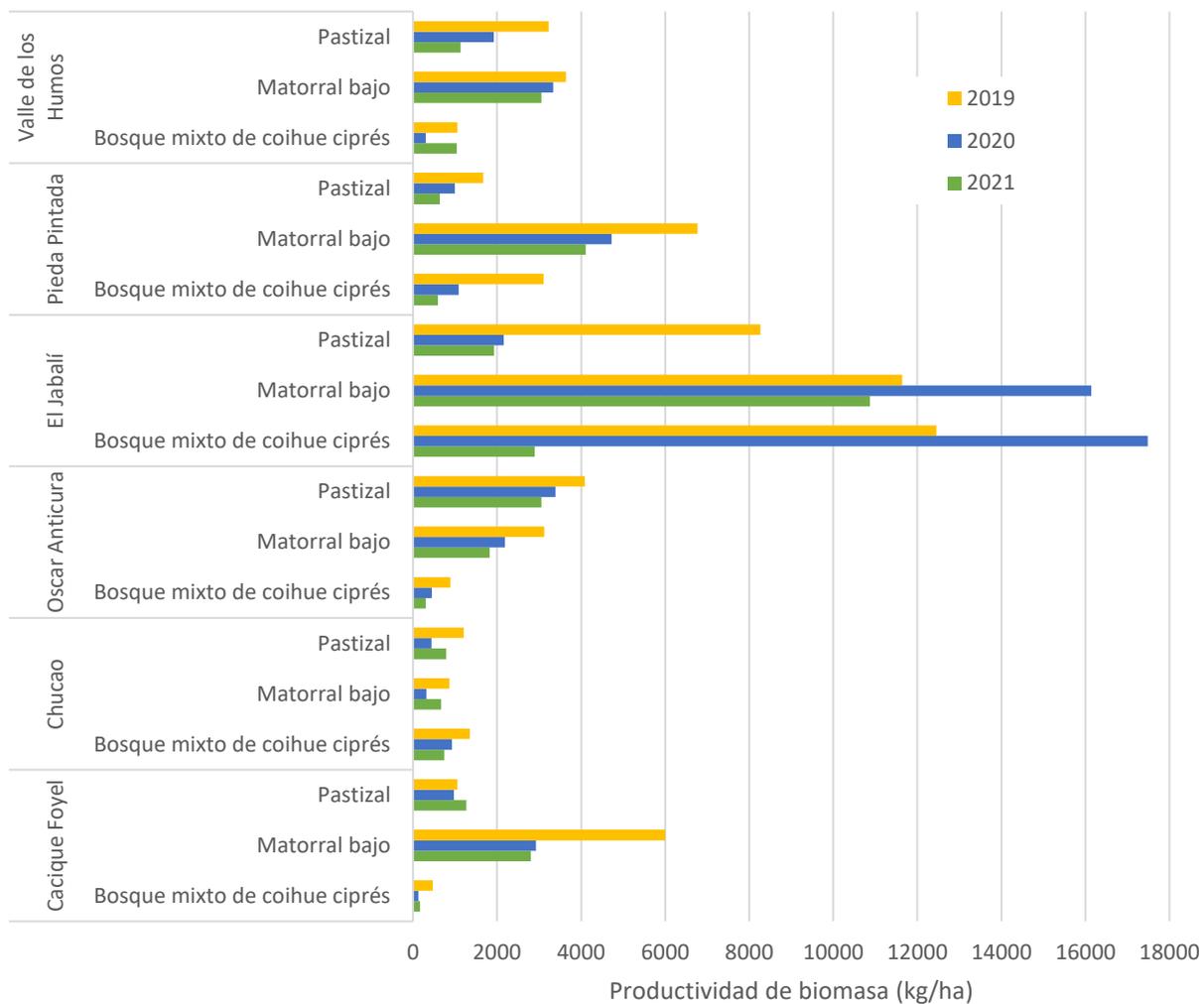


Figura 4.2.1 Valores obtenidos a campo de materia seca según el campo muestreado, el estado alternativo del bosque y la fecha de muestreo

En el modelo utilizado para estimar la productividad forrajera con variables únicamente regionales, las variables que obtuvieron las importancias relativas más importantes en predecir la productividad forrajera fueron: el estado alternativo del bosque, la precipitación y la orientación de ladera multiplicada por la pendiente (Tabla 4.2.1). El modelo mínimo adecuado obtenido de la selección multimodelo obtuvo una bondad de ajuste ( $D^2$ ) de 0.488 (Figura 4.2.2).

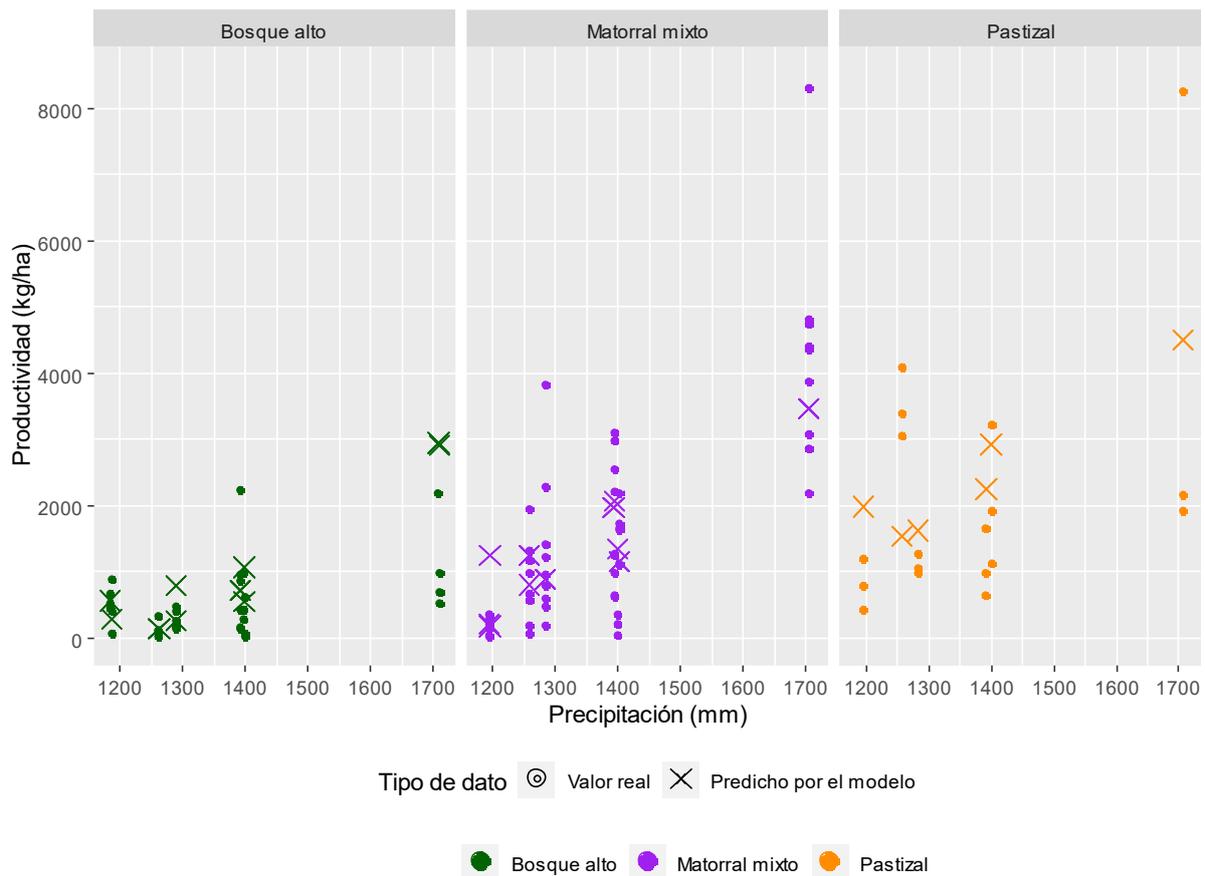


Figura 4.2.2 Predicción de la productividad forrajera con el modelo de variables regionales.

Se muestran las observaciones a campo (puntos redondos) y estimaciones obtenidas por el modelo mínimo adecuado que incluyó solamente variables regionales como variables predictoras (cruces) de la productividad forrajera (eje Y) en 36 clausuras ubicadas dentro del área de estudio. La precipitación (eje X) ha mostrado un efecto positivo sobre la productividad forrajera. Los datos se han subdividido según el estado alternativo del bosque (columnas). Bondad de ajuste ( $D^2$ ) = 0.488

En el modelo utilizado para estimar la productividad forrajera con variables únicamente de sitio, las variables que obtuvieron las mayores importancias relativas en predecir la productividad forrajera fueron el estado alternativo del bosque, la apertura del canopy y la cobertura del estrato herbáceo (Tabla 4.2.1). El modelo mínimo adecuado obtenido de la selección multimodelo obtuvo una bondad de ajuste ( $D^2$ ) de 0.351.

En el modelo utilizado para estimar la productividad forrajera con el IVN y la apertura de canopy, las variables que obtuvieron las importancias relativas más importantes en predecir la productividad forrajera fueron el estado alternativo del bosque, el IVN, la apertura del canopy y las interacciones entre el IVN con la apertura del canopy, por un lado, y con el estado alternativo del bosque por otro (Tabla 4.2.1). El modelo mínimo adecuado obtenido de la selección multimodelo obtuvo una bondad de ajuste ( $D^2$ ) de 0.391 y la correlación del IVN dependió de la apertura del canopy del sitio (Figura 4.2.3). Los estimadores de los parámetros

de los modelos nombrados se pueden encontrar en la Tabla 4.2.2. Las salidas completas de los modelos estadísticos se encuentran en el Anexo 7.13.2.

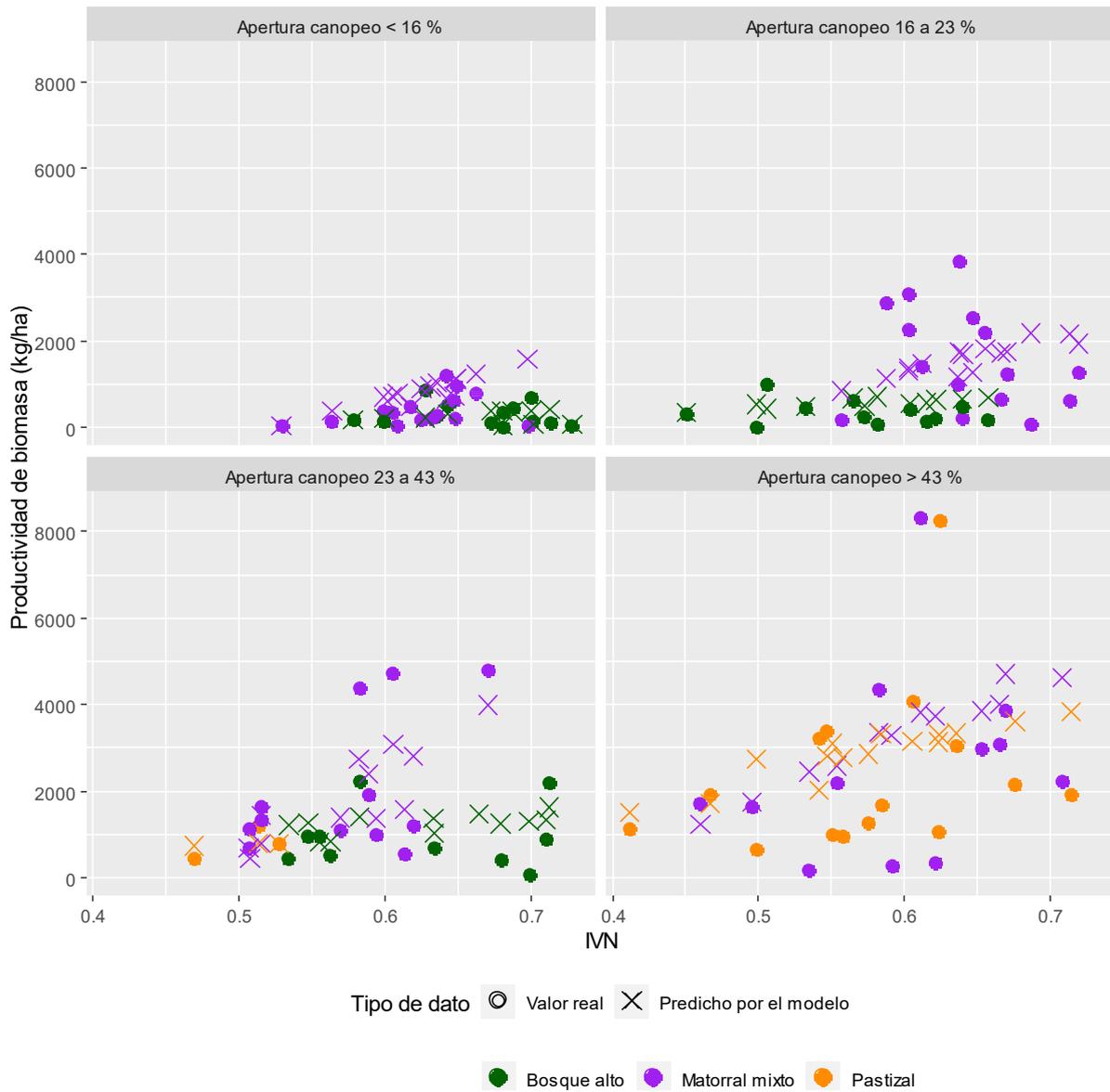


Figura 4.2.3 Predicción de la productividad forrajera con el modelo IVN. Observaciones a campo (puntos redondos) y estimaciones obtenidas por el modelo mínimo adecuado (cruces) de la productividad forrajera (eje Y) en 36 clausuras ubicadas dentro del área de estudio. El IVN (eje X) ha mostrado un efecto positivo sobre la productividad forrajera cuando la apertura del canopyo es alta. Los datos se han subdividido según el estado alternativo del bosque (colores) y rangos de apertura del canopyo (paneles). Los rangos de apertura se han seleccionado únicamente para fines de visualizar los resultados. Bondad de ajuste ( $D^2$ ) = 0.391

Tabla 4.2.2 Comparativa de modelos para estimar la productividad forrajera utilizando diferentes fuentes de información: variables regionales, de sitio e IVN. Los modelos que se muestran son los mínimos adecuados para cada conjunto de variables. Los coeficientes de los parámetros están en kg MS/ha año. “-” = no evaluado

<b>Modelo</b>	<b>Completo</b>	<b>Regional y de sitio</b>	<b>Regional</b>	<b>De sitio</b>	<b>IVN</b>
<i>Bondad de ajuste (D<sup>2</sup>)</i>	0.707	0.648	0.488	0.351	0.391
<i>AIC</i>	1678	1695	1728	1757	1753
<i>Grados de libertad</i>	13	11	5	5	7
<b>Estimador (error estándar)</b>					
<i>Ordenada al origen</i>	16090 (4930)	23171 (5415)	-5852 (1038)	-1380 (367)	1106 (1730)
<i>Matorral mixto</i>	-1731 (1576)	-5851 (1396)	627 (108)	33 (182)	-2990 (1242)
<i>Pastizal</i>	19683 (5338)	15874 (5840)	1566 (465)	-1994 (709)	5494 (6447)
<i>IVN</i>	3344 (674)	-	-	-	-3907 (2864)
<b>Variables regionales</b>					
<i>Precipitación promedio anual (PP)</i>	-13 (3.43)	-17 (3.82)	4.52 (0.82)	-	-
<i>Altitud</i>	-2.99 (0.86)	-3.21 (1.06)		-	-
<i>Orientación*pendiente</i>	216 (52)	78 (16)	427 (85)	-	-
<i>(Orientación*pendiente)<sup>2</sup></i>	-15 (5.56)		-40 (8.21)	-	-
<b>Variables de sitio</b>					
<i>Apertura del Canopeo (AC)</i>	-393 (103)	-422 (111)	-	99 (19)	-120 (116)
<i>Cobertura del estrato herbáceo (CH)</i>	-41400 (10144)	-42703 (11624)	-	1635 (983)	-
<i>Proporción de gramíneas (PG)</i>			-	188 (363)	-
<b>Interacciones</b>					
<i>PP:AC</i>	0.35 (0.09)	0.36 (0.09)	-	-	-
<i>PP:CH</i>	33 (7.98)	34 (9.25)	-	-	-
<i>PP:Matorral mixto</i>	1.67 (1.24)	4.81 (1.13)		-	-
<i>PP:Pastizal</i>	-16 (4.34)	-13 (4.75)		-	-
<i>IVN:AC</i>		-	-	-	373 (205)
<i>IVN:Matorral mixto</i>		-	-	-	5430 (2204)
<i>IVN:Pastizal</i>		-	-	-	-12847 (12311)

#### 4.2.2 Composición y calidad forrajera de los estratos bajos

El ordenamiento de especies relevadas en transectas y clausuras mediante un análisis NMDS de tres ejes obtuvo un valor de estrés de 0.178. Las variables cuantitativas precipitación, pendiente, altitud, orientación de ladera, cobertura de cada estrato, apertura del canopy y dieta x cobertura resultaron significativas para explicar la distribución de las especies ( $p < 0.01$ ). La bondad de ajuste ( $R^2$ ) cambió según la variable en cuestión, desde un valor de 0.528 para la variable *Cobertura de 0 a 10 cm*, hasta un valor de 0.123 para la variable *Dieta x cobertura* (Anexo 7.13.2.7). Con respecto a las variables cualitativas, tanto las unidades cartográficas como los estados alternativos del bosque resultaron relevantes para explicar la distribución de las especies ( $p < 0.001$ ,  $R^2 = 0.185$  y  $0.149$  respectivamente). Las salidas completas de los modelos estadísticos se encuentran en el Anexo 7.13.2.7.

El análisis NMDS para analizar la heterogeneidad de ambientes realizado mediante la distribución de especies en transectas muestra que la composición florística se relacionó con las características dadas por variables ambientales (Figura 4.2.4). En primer lugar, se destaca que mayores proporciones de la apertura del canopy arbóreo se relacionaron positivamente con mayor proporción de gramíneas y una mayor cobertura del estrato 0-10 cm. Asimismo, en dichos ambientes se asociaron al estado alternativo pastizal, donde se halló la mayor proporción de especies más consumidas por el ganado (representado por la variable Dieta). Estos ambientes se asociaron a la presencia de especies exóticas como *Trifolium pratense*, *Medicago lupulina*, *Hypochaeris radicata* y *Crepis capillaris*, entre otras (ver todas las especies asociadas en Figura 4.2.4 y Figura 4.2.6). En segundo lugar, ambientes con mayores precipitaciones, temperaturas y evapotranspiración potencial se asociaron a bajas altitudes y pendientes. Esto se asocia mayormente a sitios ubicados al oeste del área de estudio y fondos de valle, donde se cumplen estas características ambientales. Estos ambientes se asociaron a la dominancia de especies también exóticas de alto valor forrajero como *Dactylis glomerata*, *Holcus lanatus* y *Lotus tenuis*, entre otras (ver todas las especies asociadas en Figura 4.2.4 y Figura 4.2.6); sin embargo, también se asociaron a la presencia y dominancia de *Rosa rubiginosa*, especie invasora que ocupó grandes coberturas en estos sitios altamente productivos. Por último, ambientes ubicados a altas altitudes y con altas pendientes se asociaron a mayores coberturas en el estrato 50-200 cm y a especies nativas propias del bosque mixto de coihueciprés. El ordenamiento de las clausuras y transectas representados en cada campo según el

estado alternativo del bosque analizado se muestran en la Figura 4.2.5 y la Figura 4.2.7. La variación de la cobertura del estrato 0 a 50 cm según el estado alternativo del bosque analizado y la apertura del canopy arbóreo se muestra en la Figura 4.2.8.

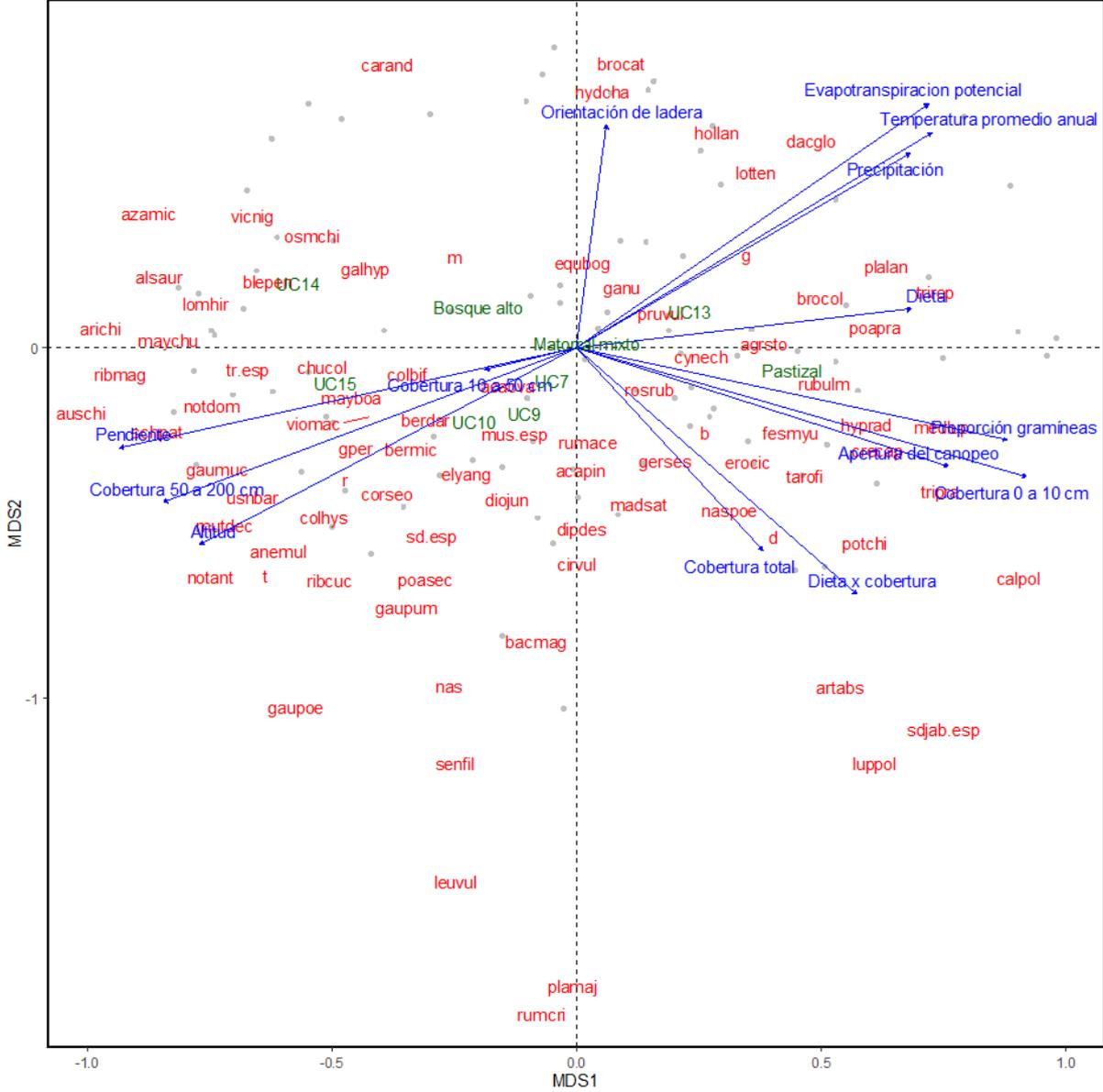


Figura 4.2.4 Primer plano del Ordenamiento Multidimensional No Métrico según las especies relevadas en las transectas y clausuras.

Se muestran las especies relevadas (texto en rojo) y ajuste de las variables cuantitativas (flechas y textos azules) y cualitativas (textos verdes). UC= Unidad cartográfica. El significado de las siglas de las especies relevadas se puede hallar en el Anexo 7.10.

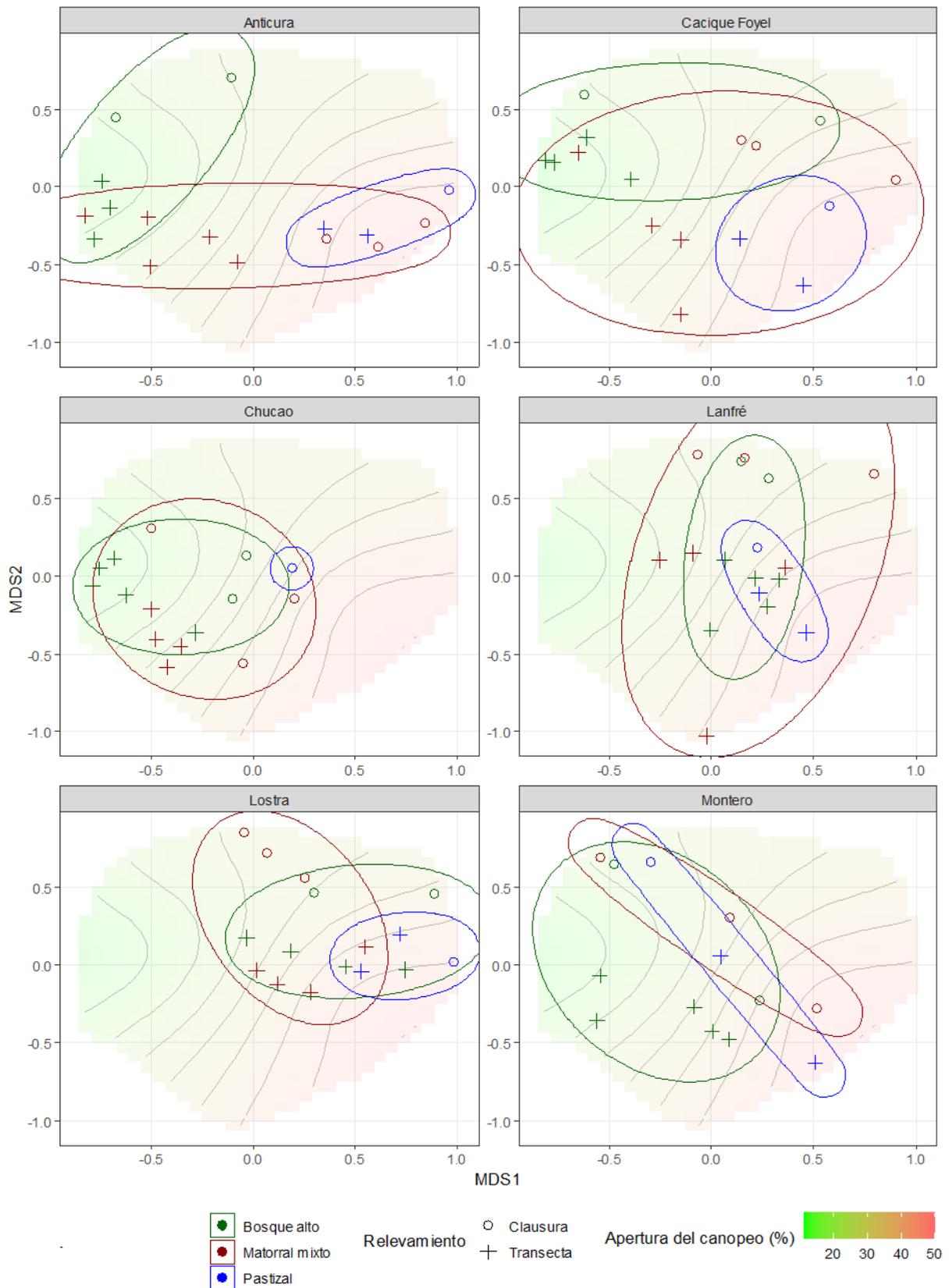


Figura 4.2.5 Primer plano del Ordenamiento Multidimensional No Métrico según las especies relevadas en las transectas y clausuras. Cada uno de los paneles representan a los campos relevados (n=6). Cada punto representa un relevamiento, indicado con un símbolo diferente según sea transecta o clausura. Los estados alternativos del bosque se muestran con tres colores diferentes y englobados por una elipse. La apertura del canopeo arbóreo se muestra con un gradiente de color, e indicadas en gris las isolíneas.



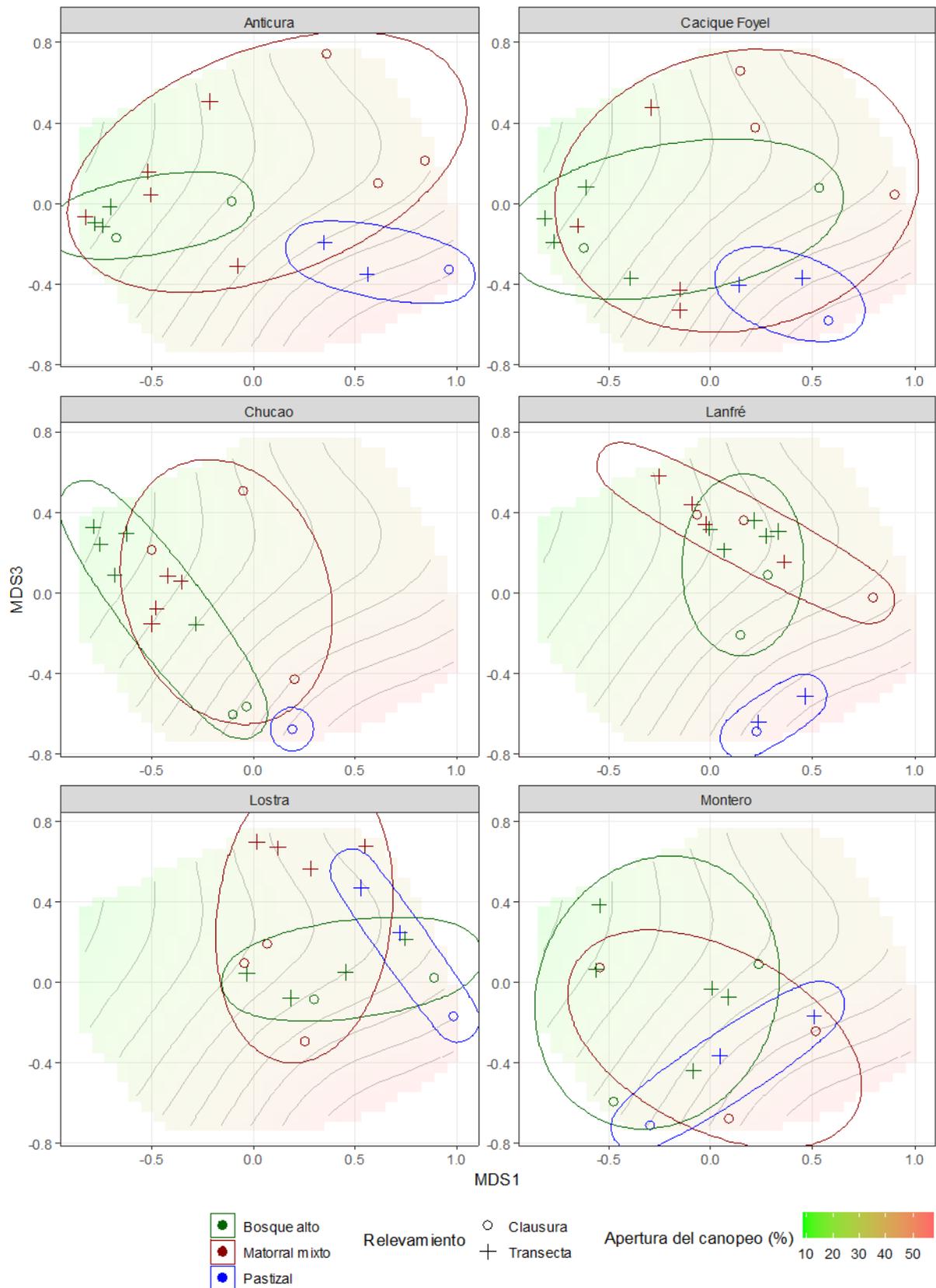


Figura 4.2.7 Ordenamiento Multidimensional No Métrico según las especies relevadas en las transectas y clausuras, ejes 1 y 3.

Cada uno de los paneles representan a los campos relevados (n=6). Cada punto representa un relevamiento, según sea transecta o clausura. Los estados alternativos del bosque se muestran con tres colores diferentes y englobados por una elipse. La apertura del canopeo arbóreo se muestra con un gradiente de color, indicadas en gris las isolíneas.



Figura 4.2.8 Variación de la cobertura del estrato de vegetación de 0 a 50 cm según el estado alternativo del bosque analizado y la apertura del canopy arbóreo

Con respecto al muestreo en clausuras, las muestras de biomasa obtenidas de la cosecha se encuentran en un punto medio entre los forrajes de alta y baja calidad, indicando que la calidad forrajera es media según la clasificación de di Marco (2011, Figura 4.2.9). El ordenamiento de especies mediante un análisis NMDS de tres ejes obtuvo un valor de estrés de 0.099 (ejes 1 y 2: Figura 4.2.10, ejes 1 y 3: Figura 4.2.11). Las variables ambientales que explicaron en mayor medida la presencia de las especies relevadas en las clausuras fueron la precipitación promedio anual, la evapotranspiración, la altitud, la orientación de ladera, la apertura de canopy y el estado alternativo del bosque ( $p < 0.02$ ). La bondad de ajuste ( $R^2$ ) fue mayor a 0.27 para todas las variables cuantitativas nombradas, mientras que para el estado alternativo del bosque resultó en un valor de 0.19. Las variables indicadoras de la calidad del forraje que mostraron mejores bondades de ajuste fueron la proporción de materia seca de enero ( $R^2 = 0.15$ ,  $p < 0.14$ ), la proporción de fibra detergente neutro de enero ( $R^2 = 0.10$ ,  $p < 0.3$ ), la proporción de lignina detergente ácido de enero ( $R^2 = 0.12$ ,  $p < 0.21$ ) y mayo ( $R^2 = 0.14$ ,  $p < 0.18$ ), y la digestibilidad in vitro de enero ( $R^2 = 0.13$ ,  $p < 0.18$ , Anexo 7.13.2.6). La productividad forrajera obtuvo una bondad de ajuste ( $R^2$ ) de 0.17 en promedio para enero y mayo ( $p < 0.15$ ). El informe

completo de calidad forrajera del laboratorio y las salidas completas de los modelos estadísticos se encuentran en el Anexo 7.11 y 7.13.2.6 respectivamente.

Tabla 4.2.3 Resultados de calidad de biomasa forrajera obtenida a campo en las clausuras, para diferentes estados alternativos del bosque.

Los valores se presentan mediante el valor promedio y entre paréntesis el desvío estándar. Análisis realizados: Materia Seca (MS), Proteína Bruta (PB), Fibra Detergente Neutro (FDNa), Fibra Detergente Ácido (FDAs), Lignina Detergente Ácido (LDA), Cenizas (Cz) y Digestibilidad In Vitro Materia Seca (DIVMS).

Estado alternativo	Variable	Enero	Mayo
Bosque mixto de coihue-ciprés	PB%	9,06 (2,73)	8,61 (1,59)
	FDNa%	58,71 (4,73)	55 (12,03)
	FDAs%	33,93 (2,7)	31,56 (5,11)
	LDA%	11,72 (8,21)	12,18 (4,37)
	DIVMS%	60,47 (2,1)	62,32 (3,98)
Matorral bajo	PB%	8,6 (1,93)	10,14 (2,47)
	FDNa%	55,61 (7,61)	56,79 (6,67)
	FDAs%	31,52 (2,72)	31,01 (2,16)
	LDA%	13,62 (7,87)	10,85 (4,62)
	DIVMS%	62,35 (2,12)	62,75 (1,69)
Pastizal	PB%	6,43 (2,09)	9,01 (2,49)
	FDNa%	57,33 (7,48)	55,87 (10,08)
	FDAs%	34,13 (4)	33,38 (3,9)
	LDA%	6,69 (1,72)	11,44 (6,05)
	DIVMS%	60,32 (3,11)	60,9 (3,04)

Algunos sitios muestreados han obtenido mayores índices de calidad forrajera en comparación con otros. La relación entre las variables ambientales y la calidad forrajera fue baja ( $R^2 < 0.15$  para todas las variables), sin embargo, se hallaron algunas relaciones significativas. En particular, estados alternativos del bosque que son pastizales, con mayores valores de apertura del canopy y mayores temperaturas promedio mostraron valores relativamente más altos de fibra detergente neutro, lo que reduciría la calidad forrajera. Por otro lado, mayores altitudes y menores valores de evapotranspiración potencial y precipitaciones promedio anuales se asociaron a valores mayores de digestibilidad in vitro. Se ha observado un mayor contenido de proteína bruta total a medida que la apertura del canopy arbóreo disminuye o que la orientación de ladera es más húmeda. Por último, las especies presentes se asociaron poco a la productividad forrajera de un sitio, indicado por la baja bondad de ajuste de dicha variable ( $R^2=0.17$ ), y se asociaron a sitios con mayores precipitaciones, orientaciones de ladera húmeda, altos valores de evapotranspiración y baja altitud.

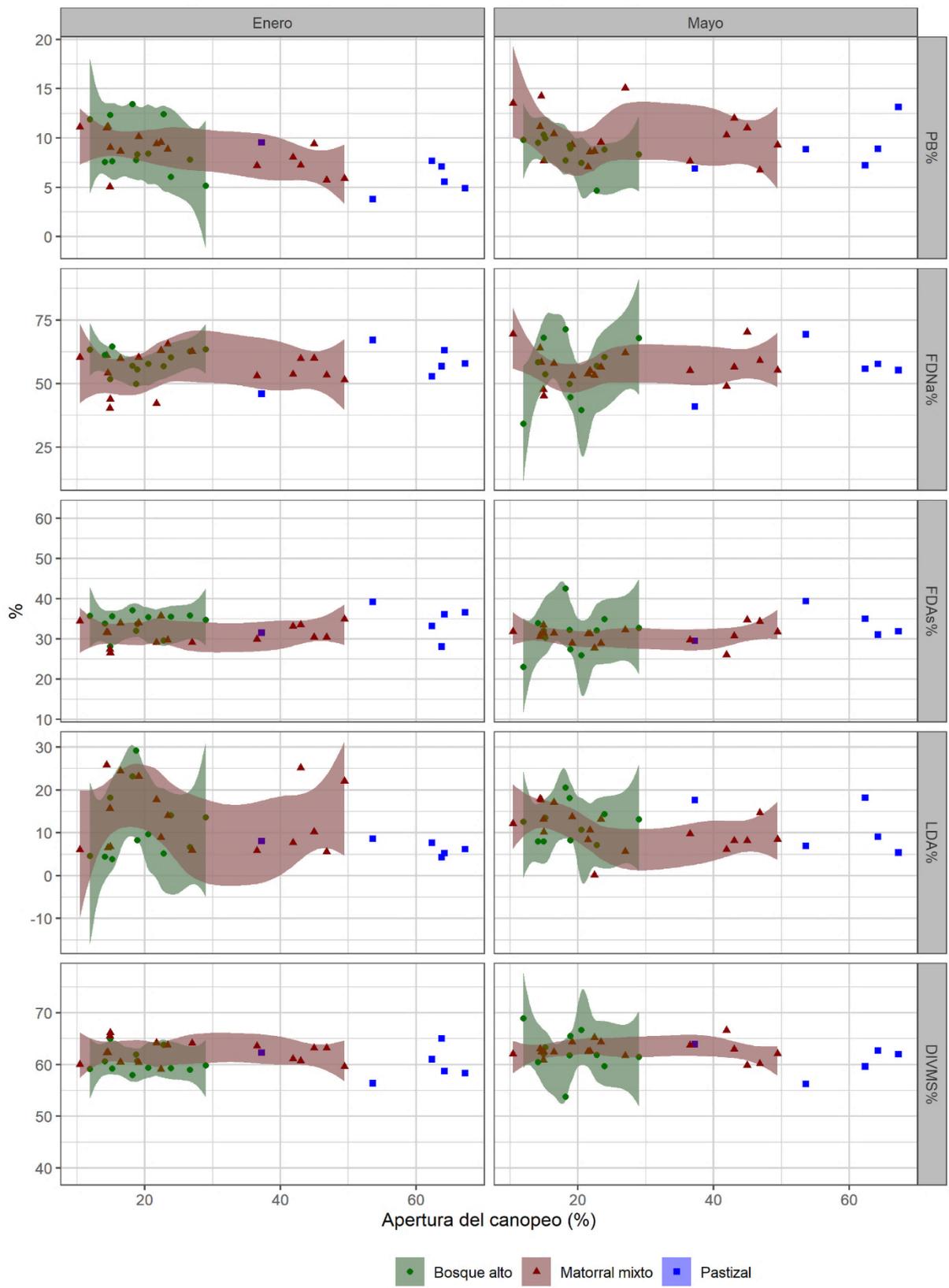


Figura 4.2.9 Variación de la calidad del forraje según la apertura del canopeo y la fecha. Datos obtenidos de las cosechas de biomasa a campo en dos fechas: enero y mayo de 2019, columna izquierda y derecha respectivamente. El estado alternativo del bosque fue diferenciado con tres colores y símbolos diferentes. PB = Proteína Bruta, FDNa = Fibra Detergente Neutro, FDAs = Fibra Detergente Ácido, LDA = Lignina Detergente Ácido, EE = Extracto Etéreo, DIVMS = Digestibilidad In Vitro.

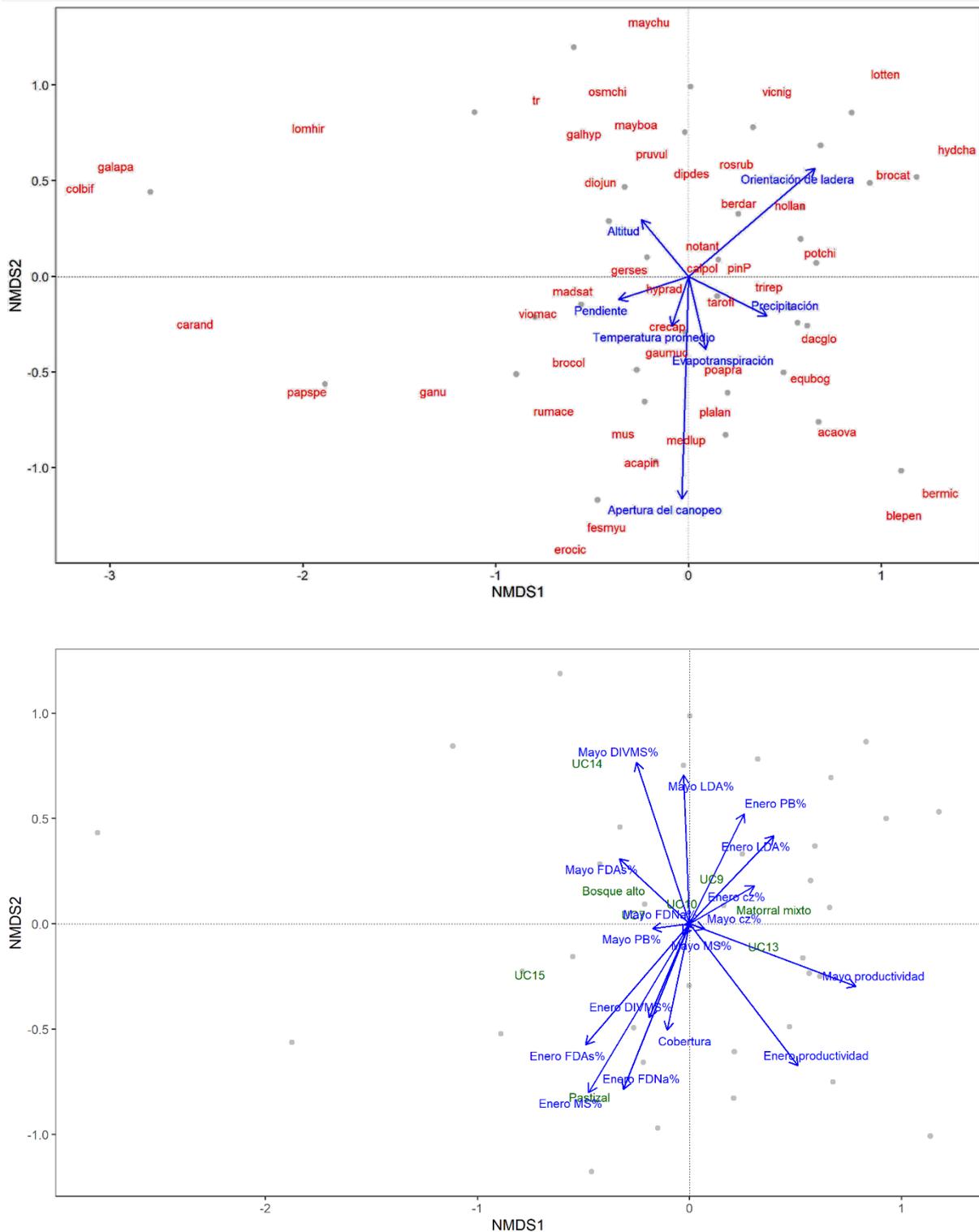


Figura 4.2.10 Primer plano del Ordenamiento Multidimensional No Métrico (NMDS por sus siglas en inglés) según las especies presentes de las clausuras en las cuales se han hecho cortes de biomasa.

Se muestra la ubicación de las clausuras como puntos grises. Panel superior: se muestran las especies relevadas (texto en rojo) y ajuste de las variables ambientales (flechas y textos azules). Panel inferior: se muestran las unidades cartográficas y estados alternativos del bosque (textos azules) y ajuste de los parámetros de calidad de forraje (flechas y textos verdes).

Definiciones: MS = Materia Seca, PB = Proteína Bruta, FDNa = Fibra Detergente Neutro, FDAs = Fibra Detergente Ácido, LDA = Lignina Detergente Ácido, EE = Extracto Etéreo, Cz = Cenizas, DIVMS = Digestibilidad In Vitro Materia Seca, UC= Unidad Cartográfica. El significado de las siglas de las especies relevadas, así como su origen (nativo/exótico) se puede hallar en el Anexo 7.10.

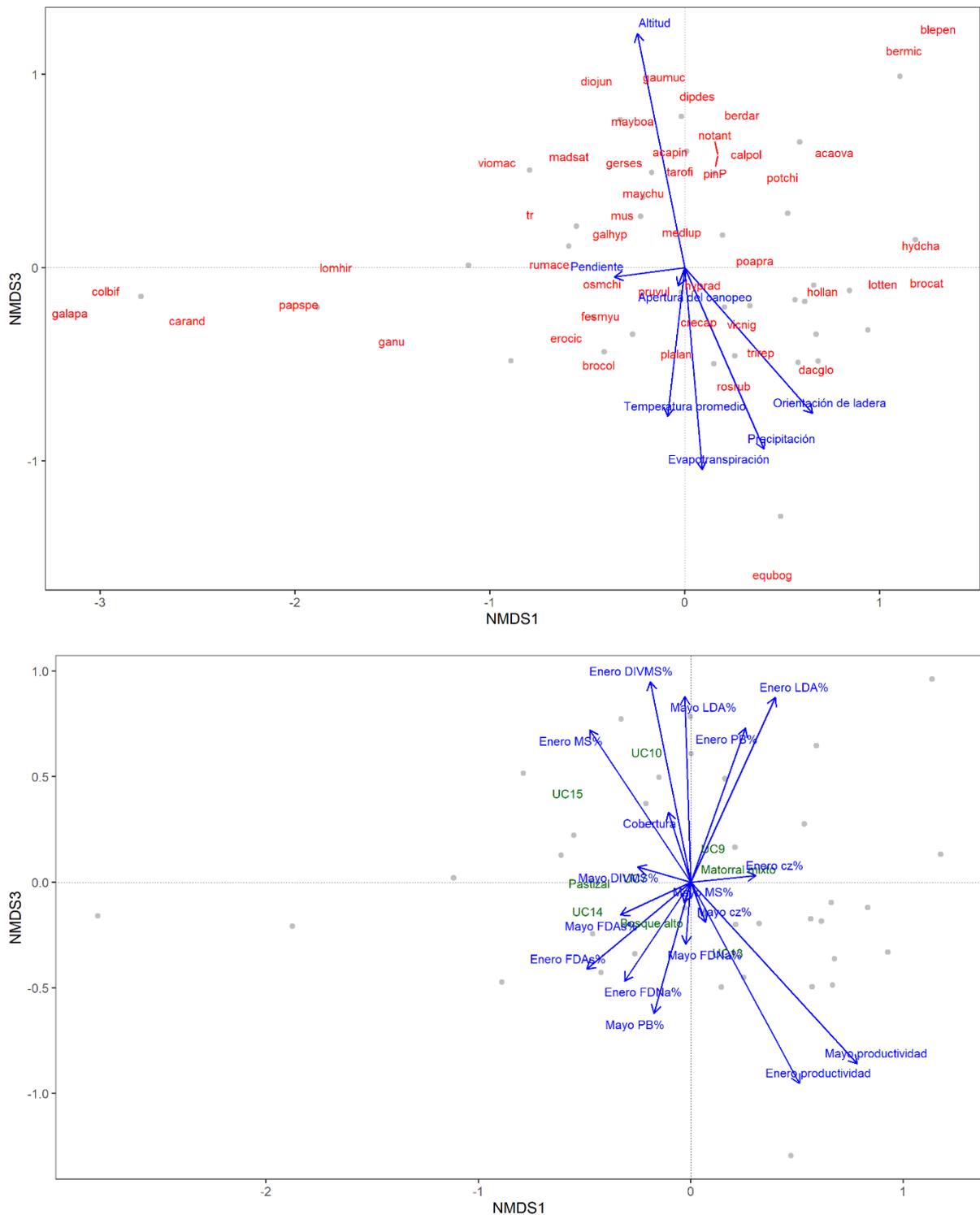


Figura 4.2.11: Ordenamiento Multidimensional No Métrico (NMDS por sus siglas en inglés) según las especies presentes de las clausuras en las cuales se han hecho cortes de biomasa, ejes 1 y 3. Se muestra la ubicación de las clausuras como puntos grises. Panel superior: se muestran las especies relevadas (texto en rojo) y ajuste de las variables ambientales (flechas y textos azules). Panel inferior: se muestran las unidades cartográficas y estados alternativos del bosque (textos azules) y ajuste de los parámetros de calidad de forraje (flechas y textos verdes). Definiciones: MS = Materia Seca, PB = Proteína Bruta, FDNa = Fibra Detergente Neutro, FDAs = Fibra Detergente Ácido, LDA = Lignina Detergente Ácido, EE = Extracto Etéreo, Cz = Cenizas, DIVMS = Digestibilidad In Vitro Materia Seca. El significado de las siglas de las especies relevadas, así como su origen (nativo/exótico) se puede hallar en el Anexo 7.10.

### 4.2.3 Discusión

El modelo mínimo adecuado obtenido a partir del modelo completo, es decir, con todas las variables, obtuvo la mayor bondad de ajuste ( $D^2 = 0.707$ ). A pesar de que la interpretación de este modelo es compleja porque incluye tanto variables explicativas regionales, de campo como de sensores remotos, resulta relevante para concluir que la gran heterogeneidad de ambientes presentes en los bosques nativos del NO de Patagonia requiere la inclusión y el análisis de múltiples factores, si el objetivo es estimar con precisión la productividad forrajera de un sitio. A continuación, analizaremos por separado los modelos estudiados, interpretando las importancias y coeficientes obtenidos para las variables predictoras. Finalmente se discutirá sobre la heterogeneidad de ambientes relevados mediante transectas y la calidad nutritiva del forraje obtenido en clausuras.

El modelo que incluyó variables regionales y de sitio como predictoras resultó tener una bondad de ajuste más alta que el modelo que incluyó sólo variables regionales ( $D^2 = 0.648$  y  $0.488$  respectivamente). Este resultado indica la importancia de conocer la heterogeneidad de ambientes a escala de campo de los bosques del NO de Patagonia si el objetivo es estudiar la productividad forrajera. Esto se explica por la alta importancia relativa que obtuvieron dos variables de sitio: apertura del canopy y cobertura del estrato herbáceo (Tabla 4.2.1). Mayores valores de apertura del canopy se asocian a una mayor disponibilidad de luz para el crecimiento de la vegetación de estratos inferiores (Goudriaan & Monteith 1990, Pugnaire & Valladares 2007, Caballe 2013). Por otro lado, la cobertura propia de las especies presentes en los estratos inferiores está muy relacionada con la productividad de biomasa de un sitio: bajas coberturas implican generalmente baja productividad, y viceversa.

En el modelo mínimo adecuado que incluyó variables regionales y de sitio como predictoras, el efecto negativo de las variables predictoras apertura del canopy arbóreo, cobertura estrato herbáceo y precipitación media anual sobre la productividad forrajera se comprende si se analiza en simultáneo con el efecto positivo de las interacciones apertura del canopy y precipitación, y cobertura del estrato herbáceo y precipitación. Esto es así ya que tanto la apertura del canopy arbóreo, la cobertura del estrato herbáceo y la precipitación tienen un efecto sinérgico: a medida que una variable incrementa su valor, incrementa el efecto positivo de la otra. Por ejemplo, un incremento en la apertura del canopy arbóreo tendrá un efecto positivo mayor a medida que las precipitaciones se incrementen. Lo mismo sucede con la

cobertura del estrato herbáceo. Por lo tanto, este modelo muestra la relevancia de considerar variables de sitio que influyen sobre la productividad forrajera, así como interacciones con otras variables ambientales para determinar su efecto contrastante según la situación analizada.

El modelo que incluyó solamente variables regionales como predictoras resultó tener una bondad de ajuste aceptable ( $D^2 = 0.488$ ) si tenemos en cuenta la gran heterogeneidad de ambientes que componen a los bosques del NO de Patagonia. Más allá que era esperable que la precipitación promedio anual resulte una variable importante para predecir la productividad forrajera (Patton et al., 2007; Golluscio, 2009), han aparecido el estado alternativo del bosque y la 'orientación de ladera x pendiente' como variables predictoras importantes de la misma (Tabla 4.2.1). El estado alternativo bosque mixto de coihue-ciprés tuvo un efecto neto negativo importante de -5852 kg MS/ha año sobre la productividad forrajera, mientras que los estados alternativos de matorral mixto y pastizal obtuvieron un efecto positivo sobre la misma (906.7 y 1668 kg MS/ha año respectivamente, Tabla 4.2.2). Una posible explicación del efecto negativo del bosque mixto de coihue-ciprés es que las bajas aperturas de canopy que genera este estado alternativo (Figura 4.2.4 y Figura 4.2.8) reducen la radiación que llega a la vegetación herbácea y arbustiva que crece en el sotobosque, afectando negativamente la productividad forrajera de ese sitio (Goudriaan & Monteith 1990, Caballe 2013). Contrariamente, el efecto positivo del estado alternativo matorral mixto o pastizal se explica porque árboles más bajos o la ausencia de los mismos, respectivamente, implican una mayor disponibilidad del recurso lumínico para el crecimiento de hierbas y arbustos (Figura 4.2.4 y Figura 4.2.8). Resultados similares del efecto del canopy arbóreo sobre la productividad forrajera se han hallado en el Chaco semi árido (Baldassini et al., 2018). Por otro lado, el efecto negativo de la altitud se puede deber a que sitios más altos suelen ser más fríos, y, por lo tanto, menos productivos en términos de biomasa. Resulta relevante considerar que el efecto de la pendiente se relacionó con la orientación de ladera: la productividad forrajera fue más alta en orientaciones de laderas húmedas y con pendientes medias, probablemente debido a una mayor capacidad de retención de agua por poseer suelos más profundos (la Manna, 2005; la Manna et al., 2020) y una menor pérdida de agua debido a una menor tasa de evapotranspiración en estos ambientes (Geiger et al., 2009).

Los resultados obtenidos para el modelo IVN resaltan la relevancia de conocer la apertura del canopy arbóreo para predecir adecuadamente la productividad forrajera con el IVN. Esto se explica por el alto valor de importancia relativa de la variable apertura de canopy. La bondad de ajuste en el modelo que poseía solamente al IVN como variable predictora fue muy baja en comparación con el modelo que incluyó la apertura del canopy y su interacción con el IVN ( $D^2 = 0.013$  y  $0.301$  respectivamente, análisis realizado ad hoc para la discusión, ver Anexo 7.13.2.5). El IVN captura la actividad fotosintética de toda la vegetación abarcada por el píxel bajo análisis (Pettorelli et al., 2005). Si el píxel bajo estudio tiene una apertura del canopy arbóreo alta, la vegetación arbórea será baja o nula, y la mayor proporción de la actividad fotosintética de la vegetación será herbácea y arbustiva; en este caso el IVN permite detectar los cambios en la actividad fotosintética herbácea y arbustiva y consecuentemente estimar la productividad forrajera del sitio (Figura 4.2.3, paneles inferiores). En cambio, si la apertura del canopy es baja, la cobertura arbórea será alta, con lo cual la información obtenida desde el sensor remoto a través del IVN se corresponderá con la actividad fotosintética del estrato arbóreo, sin capacidad de obtener mucha información del estrato herbácea y arbustivo, a excepción que se realicen análisis estadísticos específicos (Blanco et al., 2016). En los casos que la apertura del canopy fue baja, el IVN no resultó relevante para explicar la productividad forrajera (Figura 4.2.3, paneles superiores).

Del modelo estadístico de variables regionales y de sitio, hemos hallado que la apertura del canopy tuvo un efecto positivo sobre la productividad forrajera. Por ello, es posible inferir que una apertura del canopy baja implica que gran parte de la irradiancia será captada por las especies arbóreas, quedando una menor proporción disponible para hierbas y arbustos, reduciéndose así la productividad forrajera. Nuestros resultados se corresponden con los valores del IVN hallados en zonas de bosque y pastizal del este de Polonia por Borowik et al. (2013). Además, el estado alternativo del bosque obtuvo un valor alto de importancia relativa. Este resultado implica que el estado alternativo del bosque es un factor relevante para estimar la productividad forrajera, respondiendo a los compromisos que surgen entre la productividad forrajera y el mantenimiento del bosque. Por lo tanto, el modelo propuesto que incluye el IVN como variable predictora permite realizar una estimación de la productividad forrajera si se cuenta con información de la apertura del canopy del sitio en cuestión, y una aproximación más precisa si se conoce además el estado alternativo del bosque analizado.

La cobertura y composición florística del estrato inferior se asocian en gran medida a cambios en el ambiente lumínico y al pastoreo animal. Del análisis de heterogeneidad de ambientes observamos que ambientes con alta pendiente y baja apertura de canopy poseen una composición florística mayormente nativa y no adaptada al pastoreo de grandes herbívoros domésticos (Figura 4.2.4 y Figura 4.2.6). Por el contrario, en ambientes de baja pendiente, con valores de apertura de canopy altas observamos una mayor proporción de gramíneas y dominancia de especies adaptadas o resistentes al pastoreo (Figura 4.2.4 y Figura 4.2.6). Cambios en la apertura del canopy arbóreo son generados en ciertas ocasiones de forma antrópica: la remoción de árboles por parte de los pobladores el pastoreo y pisoteo del ganado doméstico que reduce la regeneración arbórea a largo plazo (Blackhall et al., 2008, 2015, 2017; Raffaele et al., 2011); como consecuencia la apertura del canopy arbóreo aumenta. En otras ocasiones, la variación en la apertura del canopy está determinada por el sitio ecológico. Además, la presencia del ganado está generalmente determinada por la pendiente: ambientes de bajas pendientes son propensos al pastoreo, mientras que en ambientes con altas pendientes la presencia del ganado es baja o nula (Holechek 1988, Seoane 2015). Por lo tanto, la cobertura y la diversidad florística del estrato inferior es, en algunos casos, consecuencia de la actividad humana y ganadera presente mediante procesos de corto y largo plazo. De esta manera la flora nativa se conserva en ambientes no accesibles por el ganado y se modifica fuertemente en ambientes pastoreados y de gran apertura de canopy, apareciendo gramíneas exóticas adaptadas al pastoreo y especies invasoras resistentes al pastoreo, como la rosa mosqueta.

Por último, los resultados de calidad forrajera muestran una relación de compromiso leve entre productividad y calidad forrajera, observándose una tendencia de mayores índices de calidad de forraje en sitios más altos, con menor apertura de canopy arbóreo, con menores precipitaciones y menores índices de evapotranspiración. Resultados similares a los hallados en nuestro trabajo fueron encontrados por Baldassini et al. (2018) en el norte argentino, quienes observaron mejores valores de digestibilidad del forraje en ambientes más sombreados por el canopy arbóreo. De este análisis se desprende la relevancia de contar con diversidad de ambientes en una misma unidad productiva, para que se puedan generar, por un lado, mayores cantidades de biomasa forrajera por ejemplo en pastizales, pero a su vez asegurando

que existan otros ambientes con mejores índices de calidad forrajera, como ocurre en sitios de bosque mixto de coihue-ciprés o matorral mixto.

### 4.3 REGENERACIÓN ARBÓREA A CAMPO

#### 4.3.1 Humedad del suelo

Las variables con mayor importancia relativa en predecir la humedad del suelo fueron el tiempo desde siembra y la presencia/ausencia de hierbas. El modelo mínimo adecuado resultó ser el siguiente:  $\text{humedad} \sim \text{tiempo desde siembra} + (1|\text{clausura})$ . La bondad de ajuste ( $R^2$  marginal) en el modelo mínimo adecuado fue de 0.55. En dicho modelo, la fecha inicial, es decir la fecha de siembra de las semillas de coihue y ciprés a campo, tuvo un efecto de +12.85 %vol/vol sobre la humedad del suelo ( $t > 20$ ). La evolución de la humedad del suelo en cada clausura se muestra en la Figura 4.3.1. Las salidas completas del modelo mínimo adecuado se encuentran en el Anexo 7.13.2.8.

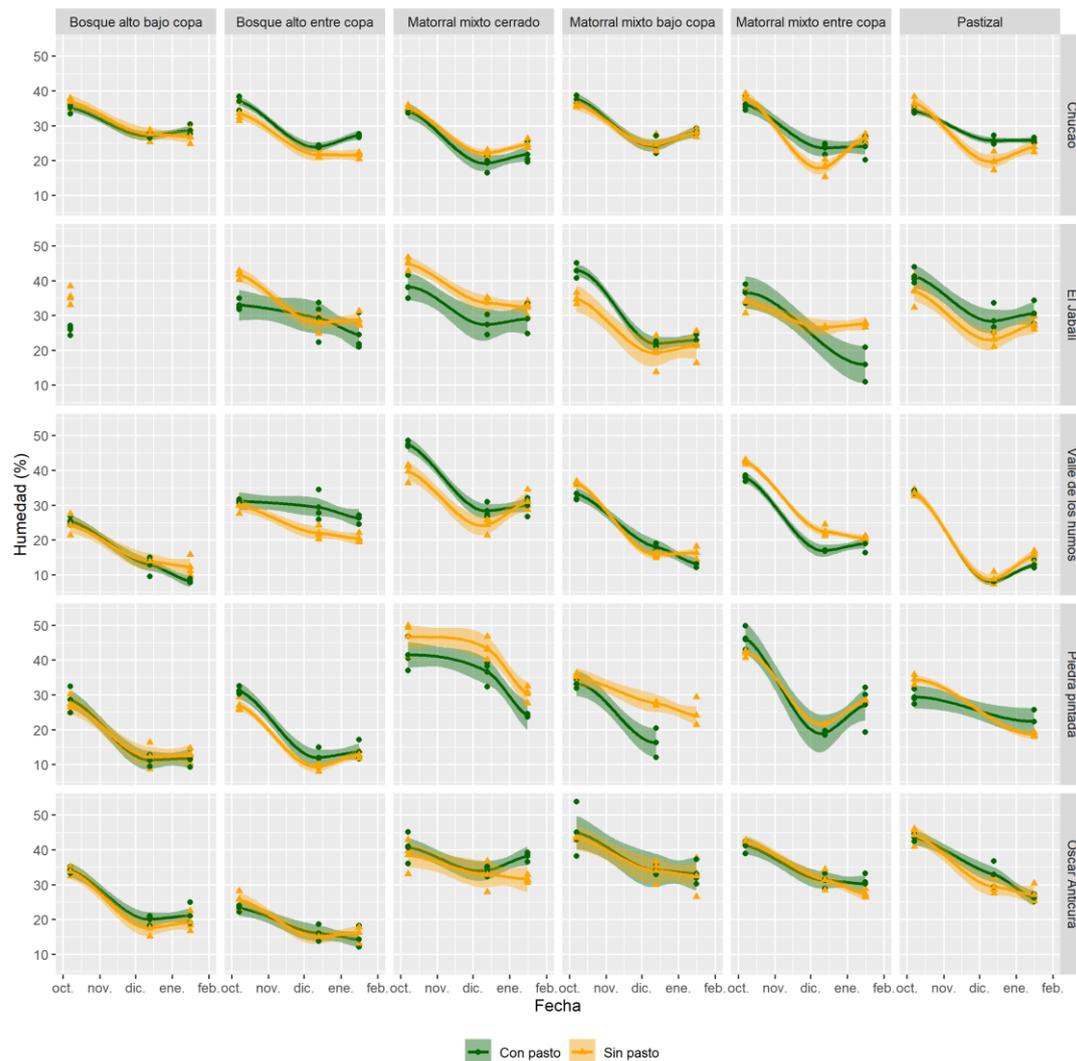


Figura 4.3.1 Evolución de la humedad del suelo de las clausuras ubicadas a campo a lo largo del período de crecimiento. La presencia o ausencia de especies herbáceas se muestra con colores verde y amarillo, respectivamente. En el campo “El Jabali” en el “Bosque alto bajo copa” hay faltante de datos debido a que hubo problemas en la medición.

#### 4.3.2 Regeneración en clausuras

Todas las variables manipulativas (especie, tiempo transcurrido desde la siembra, presencia/ausencia de especies herbáceas y estado alternativo del bosque) han obtenido el máximo valor de importancia relativa (1) en explicar la regeneración arbórea en estadíos iniciales (Figura 7.13.3 en Anexo). En el experimento de regeneración en clausuras se observaron índices de regeneración desde 0 a 4 plántulas de coihue o ciprés en los puntos de siembra (Anexo 7.1.4). El modelo mínimo adecuado obtenido de la selección multimodelo obtuvo una bondad de ajuste ( $R^2$ ) de 0.105 y resultó ser el siguiente:  $existencias \sim estado\ alternativo\ del\ bosque + presencia/ausencia\ de\ especies\ herbáceas + tiempo\ desde\ siembra + especie + presencia/ausencia\ de\ especies\ herbáceas:estado\ alternativo\ del\ bosque + (1 | campo)$ . La ausencia de herbáceas aumentó en 27% el número de plántulas respecto del máximo observado ( $p < 0.001$ ). El

tiempo desde la siembra redujo en 17% la emergencia luego de 4 y 12 meses desde la siembra, y en 54% plántulas luego de 15 meses desde la siembra ( $p < 0.01$ ), respecto de la máxima emergencia observada. La especie coihue mostró una emergencia 38% mayor en comparación con el ciprés respecto del máximo observado ( $p < 0.0001$ ). El estado alternativo pastizal anuló el efecto positivo de la ausencia de pasto observado en el matorral mixto y en el bosque alto ( $p < 0.02$ ). Las salidas completas de los modelos estadísticos se encuentran en el Anexo 7.13.2.8.

#### 4.3.3 Regeneración en transectas

El ordenamiento NMDS de dos ejes obtuvo un valor de estrés menor a 0.1, lo que implica que el análisis del primer plano es adecuado para estudiar las relaciones entre las variables ambientales y la regeneración arbórea (Dexter et al., 2018). Las variables cuantitativas proporción de gramíneas, dieta, cobertura 0-10 cm y 50-200 cm, apertura del canopy, precipitación promedio anual, evapotranspiración potencial, temperatura promedio, pendiente y altitud resultaron significativas para explicar los patrones de regeneración arbórea ( $p < 0.01$ ). Las especies relevadas que mostraron regeneración de plantas mayores a 10 cm de altura en transectas fueron *Nothofagus dombeyi* (coihue), *Austrocedrus chilensis* (ciprés), *Lomatia hirsutia* (radal), *Nothofagus antartica* (ñire), *Prunus avium* (guindo), *P. contorta* var. *murrayana* (pino murrayana), *Azara microphylla* (chin chin), *Maytenus boaria* (maitén) y *Diostea juncea* (retamo). El ordenamiento de la regeneración arbórea mediante un análisis NMDS de dos ejes obtuvo un valor de estrés de 0.075 (Figura 4.3.2). La bondad de ajuste ( $R^2$ ) cambió según la variable en cuestión, desde un valor máximo de 0.186 para la variable altitud, hasta un valor mínimo de 0.044 para la variable cobertura 50-200 cm. Con respecto a las variables cualitativas, tanto las unidades cartográficas como los estados alternativos del bosque resultaron relevantes para explicar la distribución de las especies arbóreas que regeneran ( $p < 0.001$ ,  $R^2 = 0.30$  y  $0.23$  respectivamente). Sitios de bosque alto y caracterizados como Unidad cartográfica 14, con mayores pendientes, menores aperturas de canopy arbóreo, menor cobertura del estrato 10-50 cm y menores proporciones de gramíneas, hierbas y arbustos se asociaron a mayores índices de regeneración de coihue y ciprés. Por el contrario, sitios de pastizal, con menores pendientes, mayores aperturas de canopy arbóreo, mayor cobertura del estrato 10-50 cm y mayores proporciones de gramíneas, hierbas y arbustos se asociaron a mayores índices de regeneración de *D. juncea* y *M. boaria*, asociados a la Unidad cartográfica 13.

Los mayores índices de regeneración de *P. avium* y *P. contorta* se asociaron a los valores más bajos de apertura del canopy. Por último, la regeneración de *L. hirsutia* y *N. antartica* se asoció a sitios de menores temperaturas promedio, con mayores coberturas del estrato 50-200 cm, orientaciones de ladera húmedas y con dominancia de especies arbóreas o suelo desnudo. La inercia explicada en conjunto por todas las variables explicativas previamente nombradas resultó ser del 44%. Los resultados completos de los modelos se pueden encontrar en el Anexo 7.13.2.10. Las características de las unidades cartográficas en las cuales trabajamos se detallan en el Anexo 7.5.

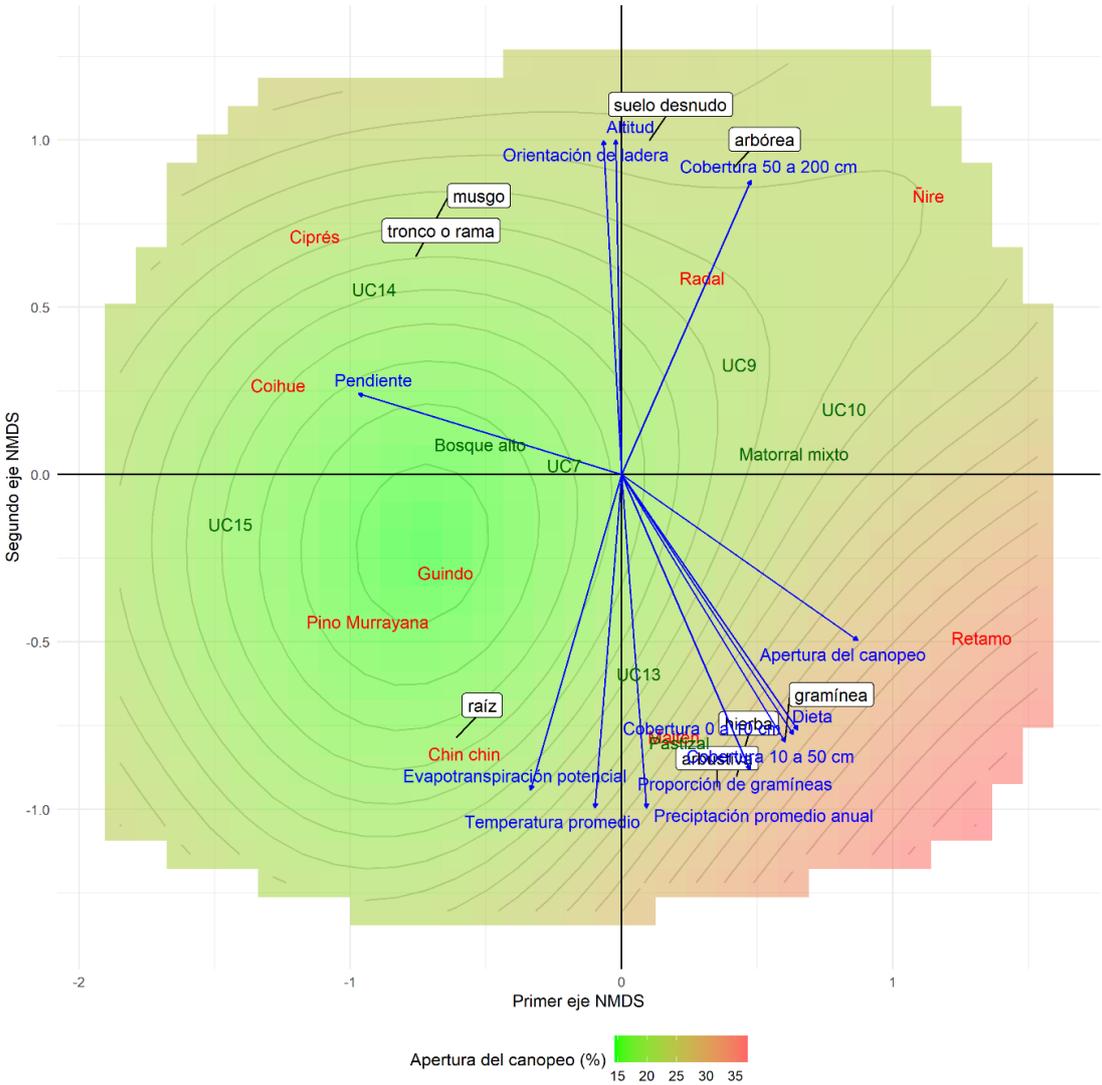


Figura 4.3.2 Ordenamiento Multidimensional No Métrico (NMDS por sus siglas en inglés) de los patrones de regeneración arbórea observados en las transectas y asociación con variables ambientales cuanti y cualitativas. Se muestran las especies arbóreas (textos en rojo), las variables ambientales ajustadas cuantitativas (textos y flechas azules) y cualitativas (textos en verde), así como diferentes grupos de interés relevados en las transectas (textos negros en recuadros blancos).

#### 4.3.4 Discusión

La regeneración de especies arbóreas en clausuras fue afectada por variables manipulativas, aunque gran parte de la variación observada se debió a otros factores. La bondad de ajuste del modelo fue baja ( $R^2=0.105$ ) lo que indica que hubo otros factores relevantes en determinar la regeneración arbórea. Sin embargo, este modelo nos permite conocer posibles efectos que la presencia o ausencia de especies herbáceas tienen sobre el establecimiento inicial de coihue y de ciprés. La ausencia de especies herbáceas tuvo un efecto positivo en la regeneración. Resultados similares fueron hallados por diversos autores para especies de los bosques patagónicos (Quinteros et al., 2017; Caselli et al., 2019, 2021), así como para otras zonas (Bhadouria et al., 2017; Quinteros et al., 2017; Thrippleton, 2017; Redmond et al., 2018; Vieira et al., 2019). Este efecto podría estar mediado por cambios en la humedad del suelo y en la cobertura de hierbas de cada ambiente (Knoop & Walker 1985, Kambatuku et al. 2013).

La presencia/ausencia de especies herbáceas no tuvo un efecto significativo en el contenido de humedad del suelo medido en tres momentos a lo largo del período de crecimiento (Figura 4.3.1). La ausencia de diferencias en el contenido hídrico del suelo entre tratamientos podría deberse a la falta de precisión en las mediciones. Para obtener información que permita detectar con mayor precisión el efecto de la ausencia de hierbas sobre la humedad del suelo se requiere de equipamiento que registre diariamente los valores de humedad, y lamentablemente no se contaba con dicho equipamiento. Otra causa podría ser que las chapas de acero no aislaron efectivamente las raíces contiguas o que provocaron un corte en la conductividad hidráulica del suelo (ver Anexo 7.1.4 Fotografías del Estudio de la regeneración a campo en clausuras). Dadas las limitaciones de este experimento a campo, realizamos un experimento en invernadero en condiciones controladas para evaluar en detalle la interacción entre los factores cobertura de hierbas, estrés hídrico del suelo y especie (ver sección 4.4 Experimento en invernadero).

La especie coihue mostró mayores índices de regeneración en clausuras en comparación con el ciprés. Esto podría deberse a que la cantidad de semillas sembradas de coihue era mayor a la del ciprés, con valores estimados de viabilidad similares (Anexo 7.8). El efecto negativo de mayores tiempos desde la siembra muestra la mortalidad que pueden sufrir las plántulas ya emergidas a medida que transcurre el tiempo desde su emergencia. Esto es debido a múltiples factores, por ejemplo, una reducción en la humedad del suelo a lo largo del período de

crecimiento (Figura 4.3.1, Martínez-Meier et al. 2015) o la herbivoría de las plántulas. Por último, hubo un efecto negativo del estado alternativo pastizal que anuló el efecto positivo de la ausencia de pasto observado en el matorral mixto y en el bosque alto; el mismo se puede deber a las duras condiciones de competencia por agua y luz que genera el pastizal circundante sobre plántulas arbóreas que están emergiendo. Este resultado concuerda con los patrones de regeneración arbórea observados a campo, donde la regeneración de especies arbóreas es mínima o nula en ambientes de pastizal.

Con respecto a la regeneración relevada en transectas, los mayores índices de regeneración de coihue y ciprés en transectas se asociaron a sitios de alta pendiente y baja apertura de canopy, así como baja cobertura de hierbas. Resulta contradictoria la observación que el coihue ha mostrado mayores índices de regeneración en bajas aperturas de canopy, ya que varios estudios de esta especie indican lo contrario (Caselli et al., 2019, 2021; Encina et al., 2019; Sola et al., 2020). Una posible explicación de este patrón observado es que los ambientes con alta apertura del canopy han mostrado las coberturas más altas de especies gramíneas, que estarían compitiendo con las plántulas de las especies arbóreas en estadios iniciales. Una explicación complementaria es que estos ambientes de altas pendientes son poco accesibles al ganado (Holechek, 1988; Seoane, 2015); así lo demuestra la composición florística relevada, la cual no está adaptada al pastoreo de grandes herbívoros domésticos y posee mayores coberturas de especies nativas. Por lo tanto, es la ausencia de ganado un factor que podría explicar la existencia de regeneración arbórea de coihue y ciprés en estos ambientes. Por el contrario, sitios de bajas pendientes y donde los valores de apertura de canopy son mayores, poseen los mayores valores de proporción de gramíneas y las especies presentes indican que la composición florística es exótica y adaptada al pastoreo animal. En estos ambientes es donde se esperarían encontrar altos índices de regeneración arbórea, sin embargo, fueron hallados resultados opuestos, probablemente debido a la presencia de ganado doméstico que pisotea y consume las especies arbóreas (ver fotografías en Anexo 7.1.4).

Los patrones observados sugieren que existe un compromiso entre altas coberturas de gramíneas y la regeneración de coihue y ciprés, ya que ambientes muy pastoreados como son los pastizales bajos y con especies de gran aporte para la dieta animal se correspondieron con la mínima regeneración de coihue y ciprés observada. Estos resultados son consistentes con trabajos de diversos autores (Blackhall et al. 2008, 2015, 2017, Raffaele et al. 2011, de Paz &

Raffaele 2013, Marcolin et al. 2019) y sustentan las hipótesis 4 y 5 (ver 2.5 Objetivos e hipótesis). Estas hipótesis se pondrán a prueba con mayor detalle en el experimento en invernadero, a través de las predicciones ya enunciadas (ver sección 4.4 Experimento en invernadero).

Las unidades cartográficas determinaron en gran medida la regeneración de coihue y de ciprés. A pesar de que la calidad del suelo de la Unidad cartográfica 14 es inferior a la Unidad cartográfica 13 dadas por menor profundidad del suelo, mayor pedregosidad y menor contenido de materia orgánica, se ha observado mayores índices de regeneración de coihue y ciprés en la primera unidad. Una posible explicación a este patrón observado es que el factor más importante que podría estar determinando la regeneración de coihue y ciprés es la altitud y pendiente, ya que estos ambientes son menos accesibles al ganado, y, por lo tanto, se reduce el ramoneo y pisoteo de los renovales, favoreciendo los índices de regeneración. Adicionalmente, durante el relevamiento a campo observamos que los pocos renovales de coihue y ciprés presentes en los ambientes de pastizal estaban ramoneados (ver fotografías en Anexo 7.1.5), lo cual indica que son especies seleccionadas para la alimentación del ganado doméstico como lo ha demostrado Borrelli (2012), reduciendo aún más las probabilidades de regeneración de dichas especies.

Con respecto a la regeneración de otras especies arbóreas, *L. hirsutia* y *N. antartica* mostraron menores índices de regeneración para altas coberturas de especies herbáceas, mientras que *M. boaria* y *A. microphylla* han mostrado mayores índices de regeneración en ambientes de alta cobertura de hierbas (Figura 4.3.2). La regeneración de estas últimas se asoció simultáneamente a otras variables ambientales, por lo que se puede observar que cada especie arbórea tiene un nicho de regeneración bien diferenciado (Figura 4.3.2).

#### 4.4 EXPERIMENTO EN INVERNADERO

El efecto de las gramíneas sobre las plántulas de árboles varió según la fase de establecimiento, el contenido de agua de la maceta o el tipo de micrositio analizado. El déficit hídrico del suelo, combinado con altos niveles de cobertura de pasto o con la presencia de pastos en el micrositio donde se ubicó la semilla implicó una menor supervivencia y probabilidad de establecimiento de las plántulas. Por el contrario, cuando el agua no fue un factor limitante, la facilitación ocurrió en niveles altos de cobertura de pastos.

El nivel de cobertura de pasto, el tipo de micrositio (pasto o suelo desnudo) y el nivel de riego fueron variables importantes para predecir la emergencia, la supervivencia y el establecimiento final de las plántulas. La cobertura de pasto presentó valores de importancia superiores a 0.6, 0.48 y 0.71 en los modelos que predicen la emergencia, la supervivencia y el número final de plántulas establecidas, respectivamente. El tipo de micrositio y el nivel de riego tuvieron valores de importancia superiores a 0.86 y 0.77, respectivamente, en los mismos modelos (Tabla 4.4.1). El efecto del nivel de cobertura de pasto de la maceta varió con la fase de establecimiento de la plántula, el micrositio, el nivel de riego y las especies de árboles analizadas. Los niveles bajos de riego mostraron los valores más bajos de emergencia, supervivencia y establecimiento final de las plántulas. La importancia de cada variable predictora sobre cada variable respuesta se detalla en la Tabla 4.4.1.

#### 4.4.1 Emergencia

La emergencia de plántulas de árboles se vio afectada negativamente por el déficit de agua del suelo, pero positivamente por el aumento de la cobertura de pasto (Figura 4.4.1). Los niveles de riego medios y bajos redujeron la emergencia tanto en micrositios de suelo desnudo (-0.50, ES = 0.26 y -1.75, ES = 0.35 plántulas respectivamente) como con pasto (-0.73, ES = 0.27 y -2.27, ES = 0.39 plántulas respectivamente). La mayor cobertura de la gramínea *F. arundinacea* no tuvo ningún efecto sobre la emergencia de plántulas ubicadas en suelo desnudo, pero tuvo un efecto positivo (0.93, ES = 0.49 plántulas) en semillas ubicadas en micrositios ocupados por este pasto. Los micrositios ocupados por pasto no tuvieron ningún efecto sobre la emergencia de semillas de árboles. Las semillas de coihue mostraron un mayor número de plántulas emergidas que el ciprés tanto en micrositios de suelo desnudo (diferencia = 0.92, ES = 0.24 plántulas) como con pasto (diferencia = 1.43, ES = 0.26 plántulas).

Tabla 4.4.1 La importancia relativa de cada variable predictora para diferentes variables respuesta relacionadas con el experimento en invernadero. Los valores de importancia relativa se calcularon a partir de la suma de las "ponderaciones corregidas del criterio de información de Akaike" en todos los modelos que incluían la variable predictora. "Ambos" indica el modelado en micrositios con pasto y suelo desnudo juntos para probar el efecto del micrositio. Los valores superiores a 0,7 se muestran en negrita, "-" indica interacción entre variables y "-" indica no evaluado.

Variable respuesta	Emergencia de plántulas			Supervivencia de plántulas			Número final de plántulas establecidas			Biomasa de plántulas			Altura de plántulas			Diámetro de plántulas		
	Suelo desnudo	Pasto	Ambos	Suelo desnudo	Pasto	Ambos	Suelo desnudo	Pasto	Ambos	Suelo desnudo	Pasto	Ambos	Suelo desnudo	Pasto	Ambos	Suelo desnudo	Pasto	Ambos
Cobertura de pastos (C)	0.69	<b>0.77</b>	0.6	<b>1</b>	0.52	0.48	<b>0.98</b>	<b>0.71</b>	<b>0.98</b>	0.64	0.49	0.23	0.61	0.44	0.43	0.67	0.39	<b>0.88</b>
Nivel de riego (R)	<b>1</b>	<b>1</b>	<b>1</b>	<b>0.77</b>	<b>1</b>	<b>1</b>	<b>1</b>	<b>1</b>	<b>1</b>	0.42	0.34	<b>0.74</b>	0.37	0.49	<b>0.95</b>	0.39	0.44	0.45
Especie arbórea (E)	<b>1</b>	<b>1</b>	<b>1</b>	<b>1</b>	0.35	<b>0.87</b>	<b>0.84</b>	<b>0.98</b>	<b>1</b>	0.41	0.17	0.5	<b>0.99</b>	<b>0.76</b>	0.43	0.68	0.3	0.45
Micrositio (M)	-	-	<b>0.86</b>	-	-	<b>1</b>	-	-	<b>0.98</b>	-	-	<b>0.72</b>	-	-	<b>0.99</b>	-	-	<b>0.97</b>
C : R	0.34	0.09	0.03	0.07	0.05	0.02	<b>0.89</b>	0.05	0.08	0.2	0.03	0.02	0.1	0.1	0.14	0.09	0.04	0.15
C : E	0.51	0.3	0.45	0.14	0.16	0.12	0.48	0.23	<b>0.87</b>	0.26	0.01	0.01	0.43	0.17	0.08	0.53	0.04	0.12
R : E	0.16	0.1	0.12	0.04	0.02	0.05	0.06	0.08	0.14	0	0.01	0.06	0.1	0.1	0.1	0.09	0.05	0.06
C : M	-	-	0.22	-	-	0.29	-	-	<b>0.75</b>	-	-	0.03	-	-	0.1	-	-	0.2
R : M	-	-	0.01	-	-	0.07	-	-	0.06	-	-	0.16	-	-	<b>0.9</b>	-	-	0.16
E : M	-	-	0.12	-	-	<b>0.81</b>	-	-	0.33	-	-	0.06	-	-	0.14	-	-	0.22
C : R : E	0.07	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0.01	0.01	0	0.02	0	0
C : E : M	-	-	0.1	-	-	0.03	-	-	0.12	-	-	0	-	-	0	-	-	0.01
E : R : M	-	-	0	-	-	0	-	-	0	-	-	0	-	-	0.02	-	-	0.01
C : R : M	-	-	0	-	-	0	-	-	0	-	-	0	-	-	0.02	-	-	0.01
C : E : R : M	-	-	0	-	-	0	-	-	0	-	-	0	-	-	0	-	-	0

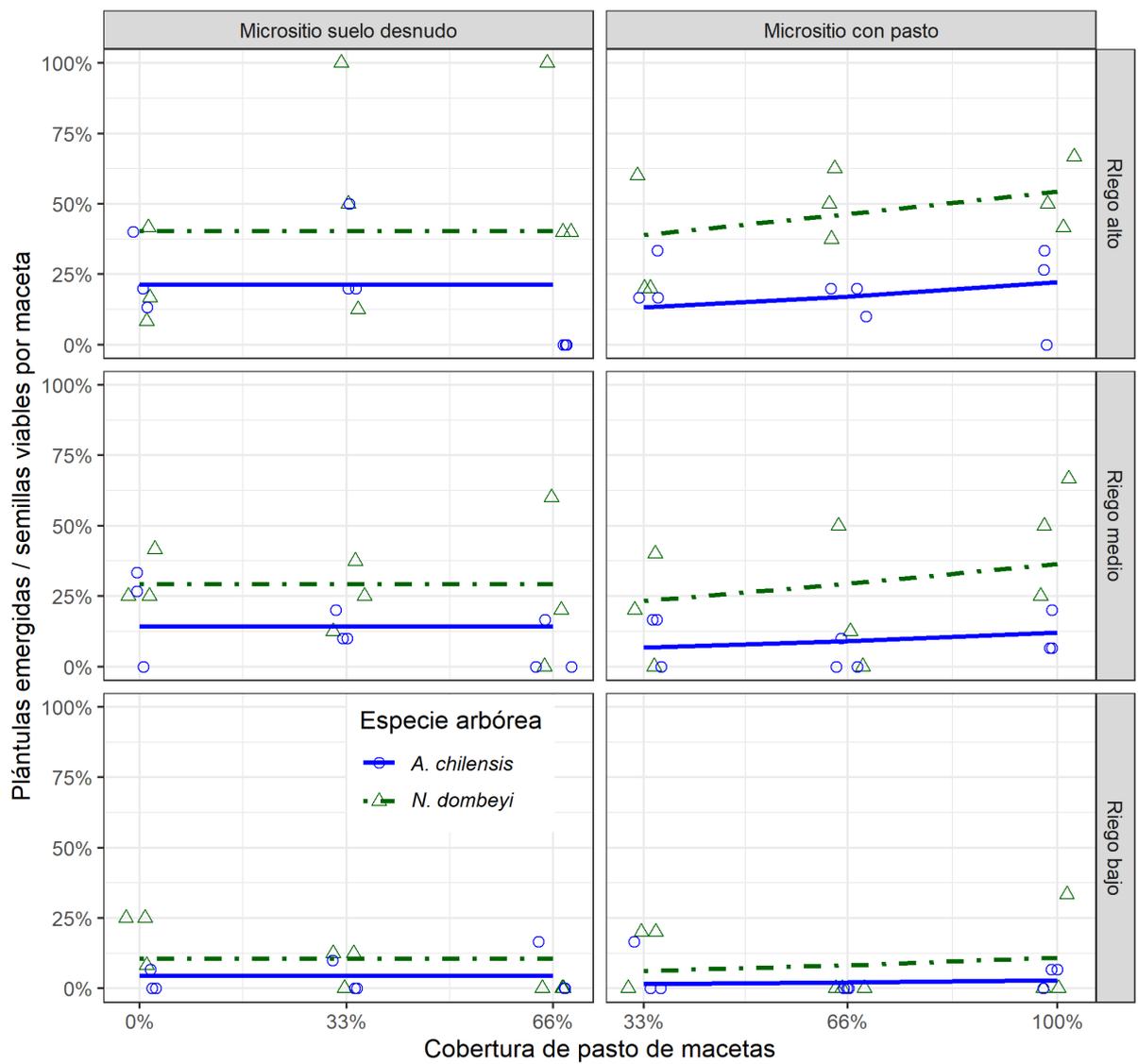


Figura 4.4.1 Efecto de la cobertura de pasto, micrositio (pasto o suelo desnudo) y tratamiento de riego sobre la emergencia de plántulas de árboles.

Los símbolos triángulo verde y círculo azul indican el porcentaje de plántulas emergidas con respecto al número de semillas viables por maceta para *N. dombeyi* y *A. chilensis*, respectivamente. Las líneas discontinuas verdes y continuas azules indican la predicción del modelo binomial para la probabilidad de emergencia de *N. dombeyi* y *A. chilensis*, respectivamente.

#### 4.4.2 Supervivencia

Las especies gramíneas redujeron la supervivencia de las plántulas (Figura 4.4.2), ya sea por el efecto negativo del aumento de los niveles de cobertura de pasto sobre la supervivencia de las plántulas ubicadas en micrositios de suelo desnudo (-6.43, ES = 1.79) o por el efecto negativo de un micrositio ocupado por pasto (-4.75, ES = 1.38). Los modelos predijeron una menor probabilidad de supervivencia ( $pS$ ) para plántulas que crecen en micrositios ocupados por pasto ( $pS$  en riego alto=0.593,  $pS$  en riego medio=0.152,  $pS$  en riego bajo=0.000) comparado con micrositios de suelo desnudo ( $pS$  en riego alto=0.916,  $pS$  en riego medio=0.601,  $pS$  en riego bajo=0.234). Además, la probabilidad predicha de supervivencia en micrositios de suelo

desnudo disminuyó con el aumento de la cobertura de pasto (predicciones de supervivencia en suelo desnudo y de cobertura de pasto del 66%:  $p_S$  en riego alto=0.659,  $p_S$  en riego medio=0.149,  $p_S$  en riego bajo=0.032).

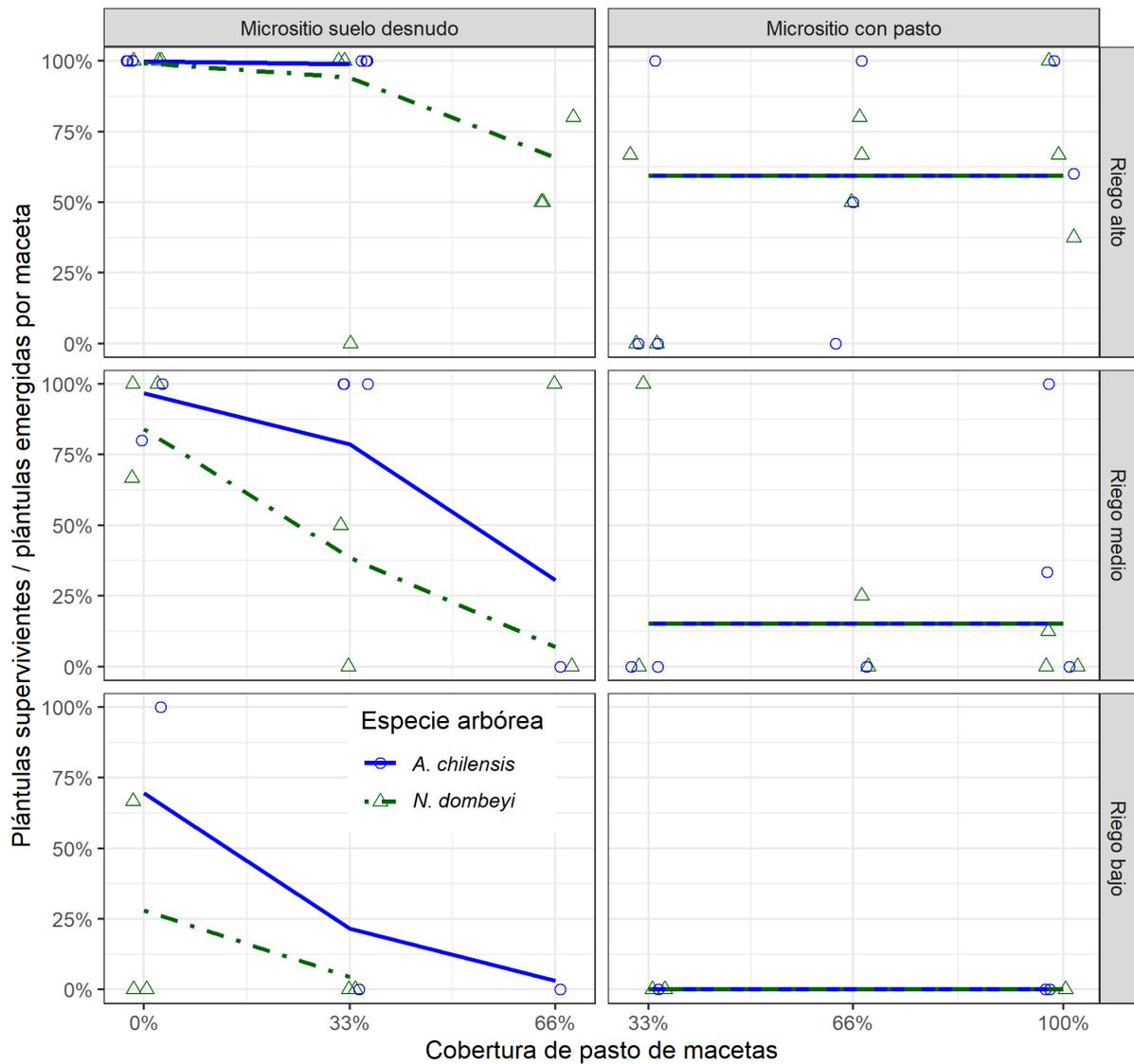


Figura 4.4.2 Efecto de la cobertura de pasto, micrositio (pasto o suelo desnudo) y nivel de riego sobre la supervivencia de las plántulas de árboles.

Los símbolos triángulo verde y círculo azul indican el porcentaje de plántulas sobrevivientes al final de la temporada de crecimiento con respecto a las plántulas emergidas por maceta para *N. dombeyi* y *A. chilensis*, respectivamente. Las líneas discontinuas verdes y continuas azules indican las predicciones del modelo binomial de probabilidad de supervivencia para *N. dombeyi* y *A. chilensis*, respectivamente.

#### 4.4.3 Número final de plántulas

El efecto de los pastos sobre el número final de plántulas de árboles establecidas varió según el nivel de riego, el tipo de micrositio y la especie analizados (Figura 4.4.3). La presencia de gramíneas en el micrositio donde se encontraba la semilla tuvo un efecto negativo sobre el número final de plántulas establecidas al final del experimento en todos los niveles de riego

(-3.46, ES = 1.29). Por otro lado, el efecto de la cobertura de pasto de la maceta varió con la especie arbórea y el nivel de riego. La cobertura de pasto tuvo un efecto negativo sobre el número final de plántulas establecidas que crecían en micrositios de suelo desnudo, tanto a riego medio (-4.56, ES = 1.38) como bajos niveles de riego (-51.16, ES = 4644<sup>1</sup>). No se encontraron plántulas establecidas en el micrositio ocupado por pasto en el nivel de riego bajo en ningún nivel de cobertura de pastos. El efecto del nivel de cobertura de pastos fue variable en el nivel de riego alto: un aumento de la cobertura favoreció a ambas especies en micrositios ocupados por pasto (1.37, ES=0.78), mientras que en micrositios de suelo desnudo favoreció a *N. dombeyi* (1.01, ES=1.19) pero tuvo un efecto adverso sobre *A. chilensis* (-1.16, ES=0.98). En micrositios ocupados por pasto, *N. dombeyi* mostró un mayor establecimiento final de plántulas que *A. chilensis* (1,16, ES = 0,39). Los datos del seguimiento de las existencias de plántulas vivas cada dos semanas a lo largo del experimento se pueden ver en la Figura 7.12.2 en la sección Anexo.

---

<sup>1</sup>El efecto del aumento de la cobertura de gramíneas sobre plántulas que crecen en micrositios de suelo desnudo con bajo tratamiento de riego obtuvo altos valores de error estándar (SE) debido a los bajos valores de índice de supervivencia

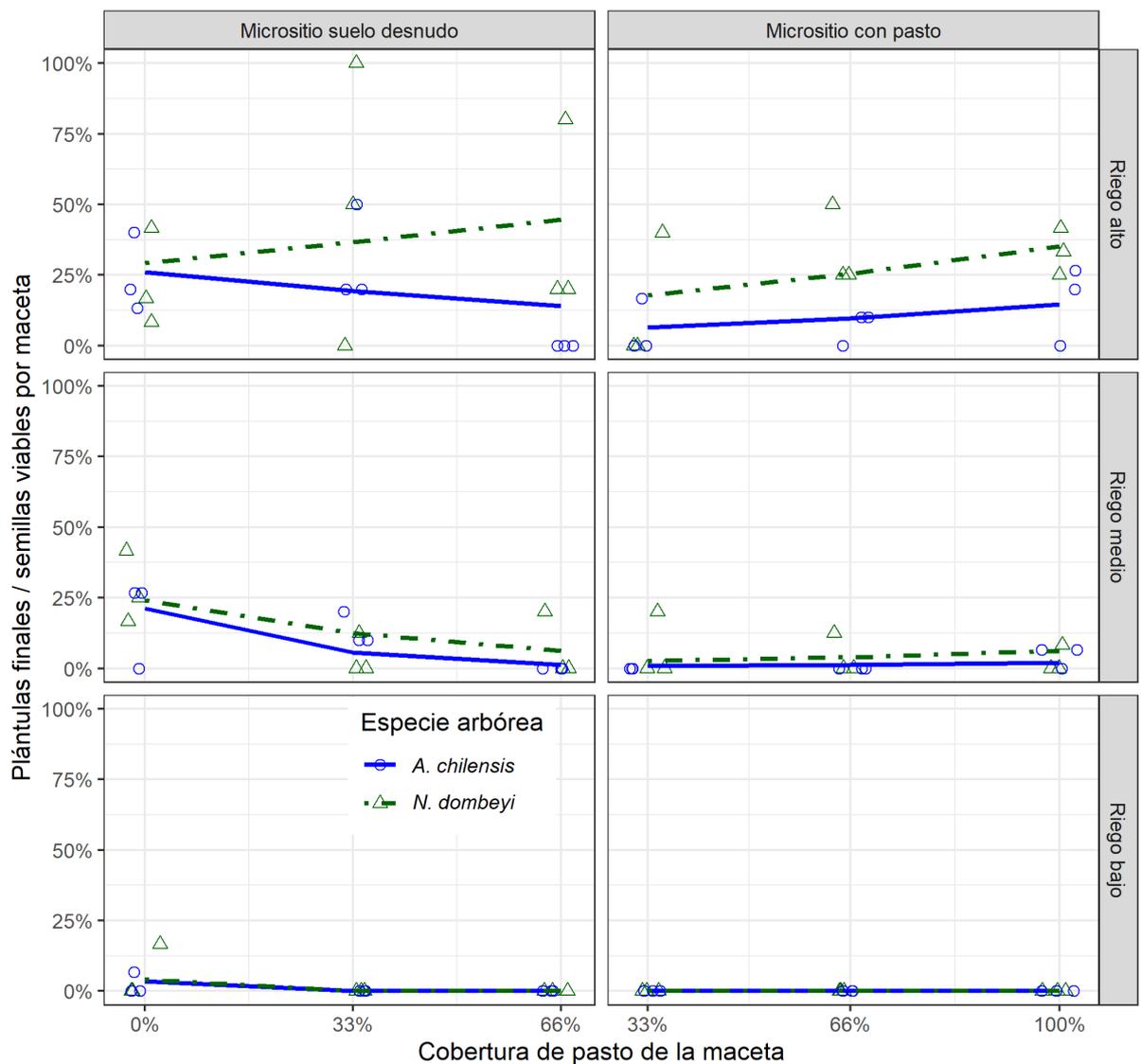


Figura 4.4.3 Efecto de la cobertura de gramíneas, micrositios (suelo herbáceo vs. suelo desnudo) y tratamiento de riego sobre el número final de plántulas de árboles establecidas. Los símbolos triángulo verde y círculo azul indican el porcentaje de plántulas sobrevivientes al final de la temporada de crecimiento con respecto a las semillas viables por maceta para *N. dombeyi* y *A. chilensis*, respectivamente. Las líneas discontinuas verdes y continuas azules indican las predicciones del modelo binomial para la probabilidad de emergencia y supervivencia en cada tratamiento para *N. dombeyi* y *A. chilensis*, respectivamente.

El tamaño de las plántulas sobrevivientes se vio afectado por la presencia de pastos. La biomasa de plántulas sobrevivientes por unidad de área ( $\text{mm}^3/\text{mm}^2$ , Figura 7.12.3 de la sección Anexo) al final del experimento fue menor en micrositios de pasto que en suelo desnudo ( $-0.02$ ,  $ES = 0.01$ ) y se vio afectada negativamente por el aumento de los niveles de cobertura de pasto ( $-0.01$ ,  $ES = 0.01$ ). La altura de las plántulas sobrevivientes (mm, Figura 7.12.4 de la sección Anexo) fue mayor en los micrositios ocupados por pasto en el tratamiento de riego medio (25.45,  $ES = 7.77$ ), y el nivel de cobertura de pasto no tuvo ningún efecto sobre la altura de las plántulas en ninguno de los tratamientos. En cuanto al diámetro (mm, Figura 7.12.5 de la sección Anexo), los micrositios ocupados por pastos mostraron plántulas con menor

diámetro (-0,19, ES = 0,06) que los micrositios del suelo desnudo. La altura final de *N. dombeyi* fue inferior a la de *A. chilensis* en todos los tratamientos. En los micrositios de suelo desnudo, el efecto de la cobertura de pasto varió según la especie: para *N. dombeyi* un mayor nivel de cobertura de pastos implicó un mayor diámetro de plántula (0.16, ES = 0.17), mientras que lo contrario ocurrió con *A. chilensis* (-0.29, ES = 0.15).

Los niveles de riego generaron con éxito diferentes condiciones de estrés hídrico del suelo y mostraron una interacción con la cobertura de pasto. El agua dentro de las macetas (litros) fue menor a niveles de riego medios (-0.9, ES = 0.29,  $p < 0.003$ ) y bajos (-3.49, ES = 0.3,  $p < 0.003$ ) y mostró una interacción con la cobertura de pasto: la cobertura de pasto no tuvo ningún efecto sobre el agua dentro de las macetas a nivel de riego alto ( $p > 0.93$ ) pero tuvo un efecto negativo tanto en niveles de riego medios como bajos, mostrando una disminución de 0.19 y 0.20 litros por cada aumento del 10% en la cobertura de pasto de la maceta, respectivamente ( $p < 0,0002$ , Figura 7.12.1 de la sección Anexo). El agua agregada en cada fecha de riego fue mayor en niveles más altos de cobertura de pasto, aumentando 0.042, 0.030 y 0.015 por cada aumento del 10% en la cobertura de pasto de maceta en los niveles de riego alto, medio y bajo, respectivamente ( $p < 0.025$ , Figura 7.12.6 de la sección Anexo). El nivel de riego alto mantuvo las macetas siempre por encima del punto de marchitez permanente (Figura 7.12.1 de la sección Anexo, derecha). El riego medio generó macetas con menor contenido de agua que el nivel de riego alto, mientras que las macetas con coberturas de pasto iguales o mayores al 33% estaban por debajo del punto de marchitez permanente después de febrero. Las macetas con riego bajo pasaron por debajo del punto de marchitez permanente después de diciembre si tenían al menos un 33% de cobertura de pasto. Las macetas sin pasto mostraron menos pérdida de agua: en el nivel de riego medio, ninguna de las macetas estuvo por debajo del punto de marchitez permanente, mientras que, en el nivel de riego bajo, dos de las tres macetas fueron por debajo de este punto después de iniciado febrero. La evapotranspiración del agua, estimada a través del agua agregada en cada fecha, fue mayor para coberturas de pasto altas (Figura 7.12.6 de la sección Anexo).

La temperatura del suelo ( $^{\circ}\text{C}$ , Figura 7.12.7 de la sección Anexo) se vio afectada por la cobertura de pasto, el tipo de micrositio y la hora de medición. La temperatura del suelo fue mayor en el nivel de riego bajo, tanto en suelo desnudo (6.04, ES = 1.67) como en micrositios con pasto (2.76, ES=1.34). Además, la temperatura del suelo fue más alta después del mediodía

tanto en suelo desnudo (14.6, ES = 1.3) como en micrositios con pasto (11.6, ES = 0.7). Los tratamientos de riego medio y bajo interactuaron con la hora: mostraron temperaturas aún más altas después del mediodía en ambos micrositios (Tabla 7.12.1 de la sección Anexo). Los micrositios con pasto mostraron temperaturas más bajas después del mediodía en macetas con bajo riego en comparación con los micrositios de suelo desnudo (-5.59, ES=2.55). Tanto la importancia de las variables como el efecto de la cobertura de pasto, el micrositio (suelo herbáceo y desnudo), el nivel de riego y la hora de medición sobre las variables respuesta correspondientes se pueden encontrar en la Tabla 4.4.1 y la Tabla 7.12.1 de la sección Anexo, respectivamente. Los resultados completos de los modelos se pueden encontrar en los *Resultados de los modelos estadísticos* dentro de la sección Anexo, en el punto 7.13.2.7.

#### 4.4.4 Discusión

La presencia de pastos genera procesos de facilitación o competencia con las plántulas de árboles, modificando las condiciones requeridas para el establecimiento las mismas y, posiblemente, afecten los patrones de regeneración de los bosques nativos. Los resultados de nuestro trabajo aclaran la relación existente entre los diferentes niveles de cobertura de pastos, la disponibilidad del recurso hídrico y el establecimiento inicial de árboles. Los principales resultados muestran que un déficit de agua del suelo combinado con la presencia de pastos implica una menor probabilidad de supervivencia de las plántulas de árboles y, por lo tanto, valores más bajos de índices de regeneración. Por el contrario, cuando el agua no es limitante, se generan procesos de facilitación desde los pastos hacia las plántulas. El efecto de los pastos en las plántulas de los árboles depende de la fase de establecimiento de las plántulas, la condición del agua del suelo o el tipo de micrositio analizado (Figura 7.12.2 de la sección Anexo).

La creación de surcos en el suelo fue crucial para la emergencia y supervivencia exitosa de las plántulas. Semillas ubicadas dentro de surcos mostraron valores positivos de emergencia, en comparación con semillas ubicadas sobre pastos, que mostraron una emergencia nula. Las semillas ubicadas sobre pastos pueden sufrir una falta de contacto con el suelo mineral. Si esto sucede, a menos que la semilla cambiara su ubicación a través de un factor biótico o abiótico, la imbibición sería difícil y la emergencia de la plántula estaría reducida o imposibilitada (Bewley et al., 2013; Smýkal et al., 2014). Por lo tanto, en el experimento principal se hicieron surcos y las semillas se depositaron cuidadosamente dentro de ellos para asegurar su contacto con el suelo mineral (Figura 3.4.1).

Se pudo observar el efecto facilitador o competitivo de las gramíneas sobre las plántulas arbóreas, variando según la fase inicial de establecimiento analizada. Cada una de estas fases se discuten a continuación.

La germinación y la fase inicial de emergencia de las plántulas se vieron afectadas negativamente por la disminución de los niveles de riego, pero positivamente ya sea por el aumento de la cobertura de pasto o por la presencia de pasto en el micrositio donde se encontraba la semilla. Por un lado, la limitación del recurso hídrico estaría afectando la imbibición de semillas, reduciendo así el número de semillas emergidas (Manz et al., 2005; Meyer et al., 2007). Por otro lado, las posibles explicaciones para el efecto de facilitación de las gramíneas sobre la fase de emergencia de las plántulas son las siguientes: i) La presencia de gramíneas genera ciertas condiciones micro-ambientales relacionadas con la luz y la humedad que favorecen la germinación de las semillas (Bewley et al., 2013; Por Steven, 2016). Por ejemplo, los altos niveles de cobertura de pasto proporcionan protección contra la luz solar directa y pueden mejorar la germinación, como lo han encontrado para *A. chilensis* (Kitzberger et al., 2000). ii) La temperatura necesaria para la emergencia de plántulas puede verse favorecida por la presencia de pastos, dado que la germinación de semillas de *N. dombeyi* y *A. chilensis* está fuertemente determinada por la temperatura (Figura 7.12.7 de la sección Anexo, Arana et al., 2016; Urretavizcaya et al., 2012; Urretavizcaya y Defossé, 2013); iii) Las gramíneas pueden reducir o prevenir la depredación de semillas (Gantz y Valdivia, 2020; Guzmán et al., 2021).

Las dos especies analizadas mostraron diferentes índices de emergencia a través de los diferentes niveles de riego. *Nothofagus dombeyi* mostró valores de emergencia más altos que *A. chilensis* a pesar de que el número de semillas viables por maceta fue un 20% más alto en *A. chilensis* y de que en el experimento de viabilidad mostró mayores índices de la misma *A. chilensis*. Una posible explicación de este resultado puede ser que la selección previa de semillas que se realizó en el laboratorio de semillas para *N. dombeyi* fue por tamaño, peso y viabilidad con tetrazolio, mientras que las semillas de *A. chilensis* se seleccionaron sólo por su relación llena/vacía. Esta situación trae como consecuencia una mejor selección de semillas de *N. Dombeyi* y por lo tanto, mejores índices de viabilidad. Otra razón puede ser que las condiciones micro-ambientales de las macetas del experimento diferían de las macetas de prueba de viabilidad, y este cambio favoreció la emergencia de *N. dombeyi*.

Tanto micrositios ocupados por pastos como el aumento del nivel de cobertura de pasto de la maceta tuvieron un efecto negativo en la supervivencia de las plántulas en todos los niveles de riego. Las plántulas pudieron emerger en casi todos los tratamientos, pero no siempre sobrevivieron hasta el final del experimento (Figura 7.12.2 de la sección Anexo). Estos resultados son similares a los encontrados por Caselli et al. (2021), quienes observaron una supervivencia más baja de las plántulas de *A. chilensis* y *N. dombeyi* si estaban rodeadas de vegetación vecina. La diferencia es que nosotros probamos este efecto con variaciones en el estado de estrés hídrico del suelo y los niveles de cobertura de pasto y encontramos tasas de supervivencia más bajas a niveles más altos de cobertura de pasto o en micrositios ocupados por pasto. Además, comparando dentro de cada nivel de riego, la probabilidad predicha de supervivencia entre los micrositios de pasto y los micrositios de suelo desnudo con una cobertura de pasto del 66% fue equivalente. Esto indica que un alto nivel de cobertura de pasto y un micrositio ocupado por pasto tuvieron un efecto similar en la supervivencia de las plántulas, posiblemente debido a la falta de agua en el microambiente de las plántulas en ambos casos. La probabilidad predicha de supervivencia fue menor para *N. dombeyi* que para *A. chilensis*. Esto podría deberse a que *A. chilensis* es más tolerante a la sequía que *N. dombeyi* (Veblen 1989, Kitzberger et al. 2000, Urretavizcaya & Defossé 2013, Caselli et al. 2019), y mientras el recurso hídrico se vuelva más escaso cuando el nivel de cobertura de pasto aumente (Figura 7.12.1 de la sección Anexo), *N. dombeyi* mostrará una disminución más marcada en sus índices de supervivencia.

El efecto de las gramíneas sobre el número final de plántulas establecidas es el resultado de la combinación de su efecto sobre las fases de emergencia y supervivencia. El efecto del nivel de cobertura de pasto fue de mayor importancia en la fase de supervivencia, ya que el número final de plántulas de árboles establecidas se vio afectado negativamente por el aumento de la cobertura de pasto en los tratamientos de riego medio y bajo. Una posible explicación es el mayor consumo de agua por parte de los pastos debido al aumento de la cobertura vegetal (Figura 7.12.1 de la sección Anexo), resultados similares a los encontrados por Yang et al. (2009) en estudios regionales y por Wolf y Lundholm (2008) en estudios a nivel de maceta. Por lo tanto, la competencia por el agua entre las plántulas de los árboles y las gramíneas puede exacerbarse en coberturas de gramíneas más altas, lo que reduce significativamente la probabilidad de supervivencia de las plántulas (Figura 4.4.2). Se encontraron resultados

similares para otras especies de árboles en presencia de pastos (Davis et al., 1999; van Uytvanck et al., 2009; Kambatuku et al., 2013; Morrison et al., 2019; Tomlinson et al., 2019). Este efecto negativo no se observó en el tratamiento de riego alto donde todas las macetas se llevaron a la capacidad de maceta en cada evento de riego (Figura 7.12.1 de la sección Anexo), generando un efecto de facilitación mayor al aumentar los niveles de cobertura de pasto. Por lo tanto, los pastos tienen un efecto negativo en el número final de plántulas establecidas debido a la reducción en la disponibilidad de agua para las plántulas de los árboles.

La presencia de gramíneas en el micrositio donde se encontraba la semilla tuvo un efecto negativo en el número final de plántulas establecidas en todos los tratamientos de riego, tanto en la fase de emergencia como en la de supervivencia. En los niveles de riego alto el agua no es limitante, por lo tanto, la competencia por este recurso entre las plántulas de árboles y las gramíneas parece ocurrir sólo a escala de micrositio, ya que niveles altos de cobertura de pasto en la maceta mostraron altos valores de plántulas establecidas finales (Figura 4.4.3). Las posibles explicaciones son las siguientes: i) La superposición de las raíces de las plántulas de árboles y las raíces de las gramíneas conduce a una fuerte competencia, beneficiando a las gramíneas previamente establecidas porque tienen raíces más largas y grandes (Kambatuku et al., 2013; Morrison et al., 2019; Tomlinson et al., 2019), ii) La competencia por la luz entre las gramíneas y las plántulas de los árboles también beneficia a las gramíneas previamente establecidas, porque cuando comienza la competencia sus hojas son más altas y grandes (Soto et al., 2017; Encina, 2018; Encina et al., 2019).

La menor biomasa que se halló en plántulas creciendo en micrositios ocupados por pastos puede ser la consecuencia de menos agua, luz y nutrientes disponibles para el crecimiento de estas (Bhadouria et al. 2017, 2018; Morrison et al. 2019). Además, se encontraron plántulas de árboles más altas y delgadas en micrositios de pasto que en suelo desnudo. Esto podría deberse a los mecanismos para evitar el sombreado (Ballaré y Pierik, 2017; Sessa et al., 2018), algo también hallado en plántulas de árboles por Ward (2020).

A pesar de las limitaciones que posee el experimento de invernadero, nuestros resultados destacan el efecto negativo de la presencia de pastos en el mantenimiento del bosque. Muchos factores que están en juego en situaciones de campo no podrían incluirse simultáneamente en un experimento de invernadero. Estos factores, como la temperatura, el viento, la

depredación y el pisoteo, afectan la disponibilidad de sitios seguros para el establecimiento de plántulas de árboles (Blackhall et al. 2008, 2015, Raffaele et al. 2011, Marcolin et al. 2019, Gantz & Valdivia 2020). Además, nuestro experimento no consideró interacciones más allá del primer año, lo que puede ser significativo (Harper, 1977). Sin embargo, los experimentos de invernadero tienen un poder explicativo considerable para evaluar efectos separados dadas las condiciones controladas del mismo. Por lo tanto, nuestros resultados son relevantes para estudiar el efecto que la presencia de gramíneas puede tener en el establecimiento inicial de *N. dombeyi* y *A. chilensis* a diferentes niveles de humedad del suelo.

La existencia de procesos de facilitación y competencia no solo dependen de los cambios en el entorno abiótico, sino también de cómo se producen las interacciones entre especies. Cumpliéndose el postulado de Bertness y Callaway (1994), nuestro trabajo muestra que los procesos competitivos se encontraron en la mitad del gradiente de estrés hídrico abiótico, que se convirtieron en procesos de facilitación en el extremo del gradiente hídrico donde este recurso no era limitante. Sin embargo, los procesos competitivos aparecieron cuando el agua era muy escasa o cuando las plántulas y los pastos estaban en el mismo micrositio. Esto puede deberse a que el suelo y el espacio aéreo se superponían por completo, lo que significa que los nichos ecológicos eran similares para estos factores. Por lo tanto, la competencia por el agua favoreció a las especies previamente establecidas que tenían un sistema de raíces altamente desarrollado en comparación con las plántulas de árboles que emergían de las semillas. Por el contrario, cuando había cierta distancia entre los pastos y las plántulas de los árboles, la facilitación se producía a altos niveles de riego y a altos niveles de cobertura de pasto, donde la distancia entre las plántulas y las raíces de los árboles era mayor. Finalmente, este trabajo muestra que la hipótesis del gradiente de estrés no siempre muestra patrones de facilitación en ambos extremos de un gradiente abiótico, y que probablemente depende de las interacciones entre especies.

## 5 DISCUSIÓN GENERAL Y CONCLUSIONES

---

### 5.1 INTRODUCCIÓN

El objetivo general de esta tesis es comprender el servicio ecosistémico de producción de forraje y los posibles compromisos o sinergias con la regeneración arbórea de coihue y ciprés. Para cumplir esto es importante conocer los procesos nombrados a diferentes escalas e interrelacionarlos (Oosterheld et al., 2005; Perelman et al., 2005; Rodríguez et al., 2006). En esta tesis, los resultados hallados en las diferentes escalas de estudio se corresponden entre sí, otorgando solidez a los resultados y a las conclusiones enunciados. A continuación, se discuten los resultados obtenidos a las diferentes escalas de estudio abordadas y se enuncian algunas conclusiones generales.

### 5.2 SÍNTESIS E INTEGRACIÓN DE RESULTADOS

Estimar adecuadamente la productividad forrajera en bosques nativos heterogéneos es clave para diseñar esquemas de manejo de pastoreo sustentables. El conocimiento actual no permite una estimación precisa de la productividad forrajera en sistemas boscosos heterogéneos, ya que hay multiplicidad factores bióticos y abióticos que la determinan. En esta tesis, se relacionan múltiples variables ambientales con la productividad forrajera en bosques nativos utilizados para producción ganadera, tanto mediante sensores remotos como a campo, con el objetivo de obtener una mejor estimación de ésta.

El estudio de la productividad forrajera mediante sensores remotos y el realizado a campo mostraron correspondencia en sus resultados, apareciendo variables novedosas para predecir la productividad de biomasa en bosques nativos del NO de Patagonia. La precipitación media anual obtuvo una gran importancia en ambas escalas de estudio al momento de explicar la variabilidad en la productividad forrajera en diferentes ambientes. En ambos estudios aparecieron otras variables regionales de gran importancia: el tipo de vegetación/estado alternativo del bosque analizado, la altitud, la orientación de la ladera y la pendiente. Además, la relación perímetro/área de las aperturas del bosque y su factor de forma, ambas variables relacionadas con la configuración del paisaje, fueron importantes y novedosas en determinar la productividad forrajera en dichas aperturas. Con respecto a las variables de sitio, la apertura del canopy arbóreo y la cobertura del estrato herbáceo han resultado ser también variables de gran

importancia. Por último, el Índice de Vegetación Normalizado (IVN) resultó de utilidad para estimar productividad forrajera herbácea en aperturas del bosque o en los casos que se incluyó información de la apertura del canopy del sitio. La aparición de múltiples variables al momento de estimar la productividad forrajera da cuenta de la heterogeneidad que presentan los bosques nativos del NO de Patagonia y la relevancia de tenerlas en cuenta en este tipo de estudios.

Tanto el tipo de vegetación (utilizada en el estudio mediante sensores remotos) como el estado alternativo del bosque (utilizada en el estudio a campo) aparecieron siempre con valores de importancia altos al momento de estimar la productividad forrajera. Estas variables están relacionadas entre sí: ambas están definidas por la composición de especies, solo que la variable tipo de vegetación abarca 21 tipos observados en el área de estudio, mientras que el estado alternativo del bosque abarca los tres estados alternativos de interés del bosque de coihue-ciprés. Estas dos variables están asociadas con ciertos determinantes de la productividad forrajera tales como la composición de especies, los patrones de pastoreo, el ingreso de luz al sotobosque; y para el caso de la variable tipo de vegetación también incluye características diferenciales de los suelos (Bestelmeyer et al. 2003, Briske et al. 2005, Lopez & Gaitán 2007, Fong-Long & Chang-Ching 2018, Yu et al. 2020).

Ha sido novedoso el hallazgo de la importancia de las métricas del paisaje (Tabla 3.2.2, Figura 4.1.1, Figura 4.1.2, Figura 4.1.3) al momento de estimar la productividad forrajera en los bosques. La alta correlación entre las variables de paisaje y la productividad de biomasa puede deberse a las características climáticas del área de estudio, que posee altos valores de precipitaciones en invierno, un contenido hídrico del suelo favorable en primavera y una reducción significativa de las lluvias en verano. Esta situación genera que la forma de las aperturas del bosque determine su productividad, probablemente regulando los procesos de competencia y facilitación de los árboles que pertenecen al perímetro de la apertura en primavera y verano, respectivamente (Figura 5.2.1). Por lo tanto, la configuración del paisaje resulta relevante ya que determina cambios en la productividad forrajera según el momento del año considerado.

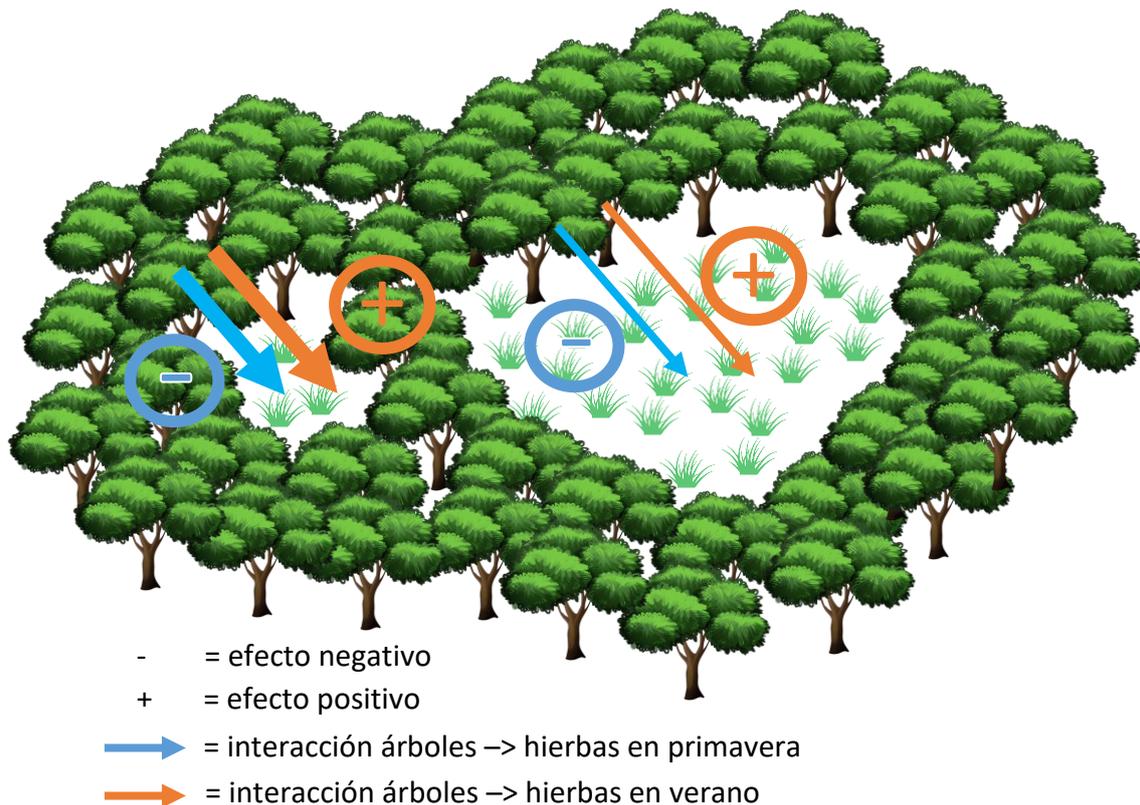


Figura 5.2.1 Esquema hipotético de las interacciones que ocurren entre árboles y hierbas que crecen dentro de aperturas del bosque.

La fuerza de la interacción está indicada con el grosor de la flecha. La apertura forestal de la izquierda es pequeña, la interacción con los árboles del perímetro es fuerte, lo que resulta en un efecto negativo en primavera por competencia por la luz solar y un efecto positivo en verano por facilitación, al reducirse la evapotranspiración dentro de la apertura. En la apertura de la derecha se generan los mismos signos en las interacciones, pero con una menor intensidad porque la apertura es de mayor superficie, y existe mayor área de apertura no afectada por la interacción con los árboles del borde.

Todos los modelos utilizados para estimar la productividad forrajera que incluyeron la variable apertura del canopy mostraron un valor alto de importancia relativa para dicha variable. Esta variable mostró un gran rango a lo largo de las transectas medidas, desde valores muy bajos de 10% hasta grandes aperturas con 67%. Valores bajos de apertura de canopy implican una menor disponibilidad de luz para el crecimiento de hierbas y arbustos (Becchetti et al., 2016), y, por lo tanto, una menor producción de forraje. En particular, la apertura del canopy arbóreo mostró una interacción positiva con la precipitación promedio anual, es decir que el efecto positivo de una mayor apertura de canopy será más grande para mayores valores de precipitación promedio anual. Por otro lado, el IVN mostró una correlación positiva con la productividad forrajera en sitios de gran apertura del canopy y esta correlación se anuló si la apertura del canopy era baja. Por lo tanto, el uso del IVN para estimar la producción de biomasa forrajera en los bosques es apropiado si se realizan predicciones en aperturas del bosque altas o si se cuenta con información de la apertura del canopy del sitio en cuestión. Por último, la

mayor proporción de la superficie del área de estudio se encuentra ocupada por canopeo arbóreo (Figura 5.2.2), por lo que conocer la variación en la apertura del canopeo resulta clave para realizar una estimación adecuada de la productividad de forraje en áreas objetivo ubicadas en bosques nativos.

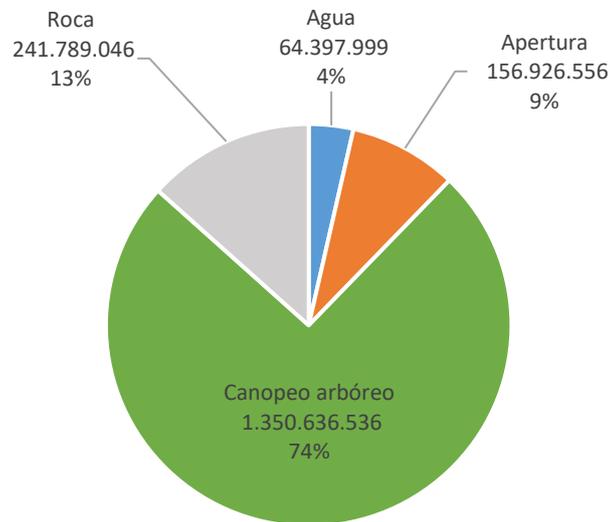


Figura 5.2.2 Superficie y proporciones de cada uno de los cuatro ambientes en que ha sido clasificado el área de estudio. La superficie se indica en m<sup>2</sup>. Los datos de la clasificación de tipo de cobertura fueron obtenidos del estudio mediante sensores remotos.

Las muestras obtenidas de calidad forrajera se encuentran en un punto medio entre los forrajes de alta y baja calidad, indicando que la calidad forrajera es media (di Marco, 2011). Ambientes de pastizal, con mayores valores de apertura del canopeo y mayores temperaturas promedio mostraron valores relativamente más altos de fibra detergente neutro, lo que indica una menor calidad forrajera. Mayores altitudes y menores valores de evapotranspiración potencial y precipitaciones promedio anuales se asociaron a especies con mayores valores de digestibilidad in vitro. Se ha observado un mayor contenido de proteína bruta total a medida que la apertura del canopeo arbóreo disminuye o que la orientación de ladera es más húmeda.

En el NO de Patagonia, los sitios ecológicos de coihue-ciprés *sensu* Rusch et al. (2016) han sido ampliamente empleados para cría de ganado, pero el manejo realizado actualmente parece no contemplar el mantenimiento de la cobertura boscosa. La regeneración de especies arbóreas puede verse impedida por especies herbáceas que pertenecen a una nueva estructura de la vegetación que deriva del pastoreo y de la apertura del dosel. Por ello, además de la productividad forrajera, se estudió a campo y en invernadero los efectos de las hierbas sobre el

establecimiento inicial de árboles bajo diferentes niveles de estrés hídrico, de modo de conocer posibles compromisos entre la producción de forraje y la regeneración arbórea.

Se ha observado una correspondencia entre los resultados hallados a diferentes escalas de estudio. En el experimento realizado a campo, la ausencia de especies herbáceas sobre la regeneración de coihue y ciprés mostró un efecto positivo, permitiendo la presencia de plántulas en muchos ambientes observados. También la reducción de la humedad del suelo a lo largo del período de crecimiento se asoció a la mortalidad de plántulas de coihue y ciprés en clausuras. Por otro lado, el estudio en invernadero arrojó también un efecto negativo tanto de la presencia de especies herbáceas como de una baja humedad del suelo sobre la regeneración de coihue y ciprés. Por último, se ha observado que la regeneración de coihue y ciprés en las transectas relevadas a campo se asociaron a bajas coberturas de hierbas, sobre todo gramíneas.

El pastoreo doméstico fue un factor importante que determinó la regeneración de coihue y de ciprés. Los ambientes más pastoreados fueron aquellos con bajas pendientes y de baja altitud: un factor que lo explica es la alta cobertura de hierbas en estos ambiente, la mayoría gramíneas las cuales están adaptadas al pastoreo del ganado doméstico (Figura 4.3.2, Briske 1991, 2017, Sepúlveda & Chillo 2017). Otro factor es la baja pendiente, ya que el ganado doméstico recorre más comúnmente estos ambientes que aquellos con altas pendientes (Hennig et al., 2022). Las especies presentes en dichos ambientes son frecuentemente consumidas por el ganado (ver Figura 4.2.4 con información de la Tabla 3.3.3), lo cual favorecería aún más la presencia del ganado por selectividad de consumo. Estos sitios pastoreados mostraron los menores índices de regeneración de coihue y ciprés. Una posible explicación es la alta cobertura de especies herbáceas que reduce la regeneración de coihue y ciprés, como se ha observado tanto en el estudio en clausuras como en invernadero; otra posible explicación es el impacto directo del ganado a través del pisoteo y pastoreo animal (Guthery & Bingham 1996, Briske 2017). Por el contrario, ambientes con altas pendientes, donde la cobertura de hierbas y gramíneas es baja, han mostrado los mayores índices de regeneración arbórea de coihue y ciprés, asociados a especies poco consumidas por el ganado y a la ausencia o baja presencia de ganado doméstico. La presencia de ganado doméstico fue más importante que otras variables ya conocidas, como la apertura del canopy de un sitio, en predecir la regeneración de

coihue y ciprés. Estos resultados sustentan el compromiso existente entre la producción forrajera y la regeneración del coihue y el ciprés.

La heterogeneidad de ambientes estudiada mediante transectas arrojó información valiosa sobre la distribución de especies en relación con las variables ambientales estudiadas. La composición florística se relacionó con las características ambientales del sitio. Mayores aperturas del canopy arbóreo se relacionaron positivamente con mayor proporción de gramíneas y una mayor cobertura del estrato 0-10 cm. Estos resultados son acordes a la biología de las gramíneas, las cuales poseen hojas erectófilas adaptadas a mucha irradiación; y lo opuesto sucede en ambientes más sombreados, los cuales han mostrado dominancia de especies postradas (Chillo et al., 2018). Además, las especies presentes en sitios ecológicos de coihue y ciprés se correlacionaron parcialmente con la productividad forrajera del sitio (Figura 4.2.10).

### 5.3 GRADO DE CUMPLIMIENTO DE LOS OBJETIVOS PLANTEADOS

Los modelos generados para predecir la productividad forrajera son de gran utilidad para realizar una estimación más precisa de la producción de biomasa forrajera. Por un lado, en el estudio con sensores remotos, los resultados destacan la importancia de considerar ciertas variables regionales y de paisaje para estimar la productividad forrajera en aperturas del bosque. Estos resultados responden a la pregunta inicial de comprender cuáles son los determinantes de la productividad forrajera en paisajes boscosos heterogéneos y cómo el efecto de estos varía dentro del período de crecimiento. Por otro lado, el estudio realizado a campo permitió conocer los principales determinantes de la productividad forrajera, tanto regionales como de sitio. Se obtuvieron diferentes modelos para estimar la productividad forrajera según la información disponible. La bondad de ajuste fue mayor en la medida en que se incluyeron mayores fuentes de información, particularmente información regional y de sitio. El modelo que utilizó el IVN como principal variable predictora reveló la importancia de conocer la apertura del canopy arbóreo para una estimación adecuada de la productividad de un sitio.

Con respecto a las hipótesis y predicciones formuladas, se encontró evidencia a favor de las hipótesis 1, 2 y 3, ya que se cumplieron las predicciones 1.1, 1.2, 2.1, 2.2 y 3.1. Las predicciones 1.1 y 2.1 se cumplieron en la interacción positiva entre las variables apertura del canopy y precipitación promedio anual, de modo que un incremento en la apertura del canopy tendrá un efecto positivo mayor sobre la productividad forrajera para mayores valores de

precipitación media anual del sitio, y un efecto menor o nulo para bajos valores de precipitación (Tabla 4.2.2). La predicción 1.2 se cumplió en el efecto positivo de una baja relación perímetro/área sobre el IVN de primavera, donde la interacción entre árboles y especies herbáceas es menor y es el momento cuando la disponibilidad hídrica es alta (Figura 4.1.2). De igual manera, la predicción 2.2 se cumplió observándose el efecto opuesto en el IVN de verano: una alta relación perímetro/área generó un incremento en el IVN de verano y fines de verano, donde la interacción entre árboles y especies herbáceas es alta y es el momento cuando la disponibilidad hídrica es baja. Por último, la predicción 3.1 se observó en el efecto negativo de las bajas aperturas de canopy sobre la productividad forrajera medida a campo, observándose los valores más bajos de productividad en las aperturas de canopy más bajas (Figura 4.2.3).

Hemos observado hay un claro compromiso entre la regeneración de coihue y ciprés, y la productividad forrajera. La densidad de especies herbáceas está directamente relacionada con la productividad forrajera, ya que altos valores cobertura de hierbas y proporción de especies presentes en la dieta del ganado doméstico se asociaron a ambientes con altas precipitaciones y altos valores de apertura de canopy y baja altitud, todas condiciones de alta productividad forrajera. Simultáneamente, se demostró que la presencia de especies herbáceas reduce los índices de emergencia de plántulas de coihue y ciprés bajo condiciones controladas en invernadero y a campo en clausuras. Por lo dicho, hay un claro compromiso entre el cumplimiento simultáneo de dos objetivos: la regeneración arbórea de coihue y ciprés y la productividad forrajera.

Con respecto a las hipótesis y predicciones formulados, se encontró evidencia a favor de las hipótesis 4 y 5, ya que se cumplieron las predicciones 4.1, 5.1 y 5.2. La predicción 4.1 se observó en invernadero, donde mayores niveles de cobertura de hierbas redujeron la emergencia de coihue y de ciprés, pero sin embargo no fue posible comparar las tasas de emergencia entre coihue y ciprés debido a diferencias entre la viabilidad de las semillas de cada especie. La predicción 4.1 se observó también a campo, donde la presencia de especies herbáceas anuló la regeneración arbórea en muchos ambientes. Las predicciones 5.1 y 5.2 fueron observadas en el experimento preliminar de invernadero, donde se observó una emergencia nula de semillas arbóreas depositadas sobre el pasto, y una emergencia positiva de semillas ubicadas sobre surcos (Figura 3.4.1).

#### 5.4 APORTES AL CONOCIMIENTO EXISTENTE

En bosques nativos del NO de Patagonia la productividad forrajera había sido estudiada solo aisladamente para casos puntuales (Somlo et al. 1995, Manacorda & Bonvissuto 1997, Sarasola et al. 2008, Bonvissuto 2012), lo que imposibilitaba conocer el efecto combinado de múltiples variables y/o predecir la productividad forrajera en nuevos ambientes objetivo. El estudio regional de la productividad forrajera a dos escalas realizado en esta tesis, tanto mediante sensores remotos como de campo, resulta un aporte fundamental para una estimación adecuada de la productividad forrajera en bosques nativos. Además, la aparición de variables novedosas en estimaciones de productividad forrajera da cuenta de la heterogeneidad que presentan los bosques nativos del NO de Patagonia y la relevancia de tenerlas en cuenta en este tipo de estudios.

Tanto en el estudio mediante sensores remotos como en el realizado a campo aparecieron variables que son utilizadas con mucha frecuencia para predecir la productividad forrajera. La disponibilidad del forraje a lo largo del año es estimada comúnmente a través de ecuaciones matemáticas que consideran la variación en determinantes ambientales tales como las precipitaciones, temperatura o calidad del suelo (Patton et al., 2007; Golluscio, 2009). En esta tesis, tanto la precipitación media anual como el tipo de suelo aparecieron como variables de gran importancia al momento de explicar la variabilidad en la productividad forrajera. Dado que no se contaba con información de tipo de suelo con alta resolución espacial, la variabilidad originada por diferentes tipos de suelo fue capturada por la variable "Tipo de vegetación" en el estudio mediante sensores remotos, la cual abarcó 21 tipos diferentes de vegetación. Resultados similares donde el tipo de vegetación o suelo determina la productividad forrajera han sido hallados por múltiples autores (Abdullah et al. 2017; Sanaei et al. 2019; Bestelmeyer et al. 2017; Briske 2017; Heady 2019; Becchetti et al. 2016).

En los dos estudios de productividad forrajera aparecieron también variables de gran importancia pero que son utilizadas poco frecuentemente. Entre ellas podemos nombrar a la altitud: su relación con la productividad forrajera fue también explorada por algunos autores (Thompson et al., 1991; Masters et al., 1999; Greenberg et al., 2011; Wangchuk et al., 2015). Otra variable fue la orientación de ladera, algunos estudios ya la han relacionado con la producción de forraje (Khalin et al., 2020) y con el inicio y duración de la temporada de crecimiento (Hebblewhite et al., 2008). Es relevante incluir esta variable en conjunto con la pendiente ya

que es fuente de gran heterogeneidad, especialmente modificando la composición florística, la capacidad de retención de agua del suelo y las tasas de evapotranspiración, debido a las diferencias en la insolación y la profundidad de los suelos (la Manna, 2005; Geiger et al., 2009; la Manna et al., 2020).

En esta tesis aparecieron otras variables que no son utilizadas comúnmente para estimar la productividad forrajera. Ha sido novedosa la importancia de la relación perímetro/área y el factor de forma al momento de estimar la productividad forrajera en los bosques (Figura 4.1.2). No hay estudios que hayan relacionado métricas del paisaje con la productividad forrajera, lo cual es un aporte importante al conocimiento actual. Özcan y Gökbülak (2017) encontraron que las características de la vegetación que crece dentro de las aperturas del bosque dependían de la configuración del paisaje, en particular del tamaño de la apertura.

Esta tesis representa un avance en el conocimiento acerca de las relaciones de facilitación y competencia entre árboles y hierbas: las mismas juegan un rol clave en determinar la productividad forrajera de un sitio. En nuestro estudio a escala de campo se pudo conocer el efecto de la variación de la apertura del canopy sobre la productividad forrajera, y en el estudio mediante sensores remotos se conoció el efecto competidor o facilitador de los árboles ubicados en los bordes sobre especies herbáceas que crecen en aperturas del bosque dependiendo del período de la estación de crecimiento considerado. En particular, se hallaron resultados similares a los hallados en Patagonia Sur (Peri et al., 2005a; Fertig et al., 2007, 2009; Peri, 2009; Peri, Hansen, et al., 2016), ya que valores mayores de apertura del canopy arboroso mostraron un efecto positivo sobre la productividad forrajera para valores incrementales de precipitación media anual del sitio.

Hemos hallado que la productividad forrajera en bosques puede estimarse a través del IVN solo en determinadas situaciones, al igual que otros autores (Hanna et al. 1999, Pettorelli et al. 2005, Easdale & Aguiar 2012). En nuestro estudio, el IVN mostró una correlación positiva con la productividad forrajera en sitios de gran apertura del canopy y esta correlación se anuló si la apertura del canopy era baja. Borowik et al. (2013) hallaron resultados similares, observando una correlación positiva entre el IVN y la productividad forrajera en ambientes de pastizal y una correlación negativa en ambientes boscosos. Sin embargo, en nuestro estudio de campo, el IVN obtenido de ambientes boscosos de baja apertura de canopy mostró una

correlación nula, asociado a su vez con bajos valores de productividad en la mayoría de los ambientes boscosos. Estudios realizados por Garrouette et al. (2016) y Robinson et al. (2019) sustentan también los resultados hallados en esta tesis, quienes indican que el IVN se puede utilizar como predictor de la productividad del forraje en las aperturas del bosque siempre que se obtenga evitando la captura de información de áreas densas de copas de árboles, ya que, si eso sucede, el IVN estaría explicando la actividad fotosintética de estratos no forrajeros. Por lo dicho anteriormente, es posible inferir que un valor de apertura del canopy bajo implica que gran parte de la radiación solar será captada por las especies arbóreas, quedando una menor proporción disponible para hierbas y arbustos, reduciéndose así la productividad forrajera en dichos ambientes, tal como lo hemos observado en nuestras mediciones a campo.

Según nuestros registros, esta tesis es el primer estudio que aborda a nivel regional la variabilidad de la calidad forrajera en bosques del NO de Patagonia. Efectos de una reducción en la radiación incidente sobre el contenido de proteína del forraje han sido abordados por algunos autores, mostrando en la mayoría de los casos un efecto positivo (Neel et al., 2008; Bahamonde et al., 2012; Baldassini et al., 2018) al igual que se halló en esta tesis, y en otro estudio un efecto prácticamente nulo (Obispo et al., 2008).

Los estudios realizados en esta tesis acerca del efecto de la presencia de especies herbáceas sobre la regeneración arbórea aportan información clave al conocimiento existente de los bosques del NO de Patagonia. Quinteros et al. (2017) y Caselli et al. (2019, 2021) ya habían encontrado un efecto negativo de la presencia de especies herbáceas sobre la regeneración de coihue y ciprés, pero no estaban claros los mecanismos. En particular se conocía que factores como la radiación directa y la disponibilidad de agua son determinantes para el establecimiento inicial y supervivencia de las plántulas (Raffaele & Veblen 1998, Kitzberger et al. 2000). En esta tesis se avanzó en el conocimiento del efecto conjunto de variaciones en la cobertura de especies herbáceas y en la humedad del suelo sobre la regeneración de plántulas de coihue y ciprés, hallando que el efecto negativo de la presencia de especies herbáceas está mediado por la disponibilidad de agua en el suelo (Figura 4.4.3). El estudio a campo en clausuras aporta evidencia similar: la ausencia de especies herbáceas tuvo un efecto positivo en la regeneración, probablemente mediado por cambios en la humedad del suelo y en la cobertura herbácea de cada ambiente (Knoop & Walker 1985, Kambatuku et al. 2013). A partir de las observaciones del experimento en invernadero queda confirmado que las especies

herbáceas compiten por el recurso hídrico con individuos de coihue y ciprés en etapa de establecimiento inicial, en la fase de supervivencia, de modo que en el bosque la regeneración podría estar limitada parcial o completamente por la presencia de estas. Asimismo, la emergencia puede estar impedida por la presencia de pastos debido al impedimento de que la semilla se embeba a partir del suelo mineral. Estos resultados sustentan la hipótesis enunciada por Rusch et al. (2016), la cual indica que la dominancia de hierbas, especialmente gramíneas, en ambientes abiertos y frecuentemente pastoreados limita o restringe la regeneración de árboles de coihue y ciprés.

Esta tesis aporta al conocimiento en que el efecto de las especies herbáceas está mediado por los requerimientos ecológicos de la especie arbórea y por las condiciones de humedad del suelo, observándose un efecto diferencial en cada situación. Es sabido que estas dos especies poseen distintos requerimientos durante la etapa de establecimiento inicial (Veblen et al. 1981, Veblen 1989, 1995, Gobbi & Schlichter 1998), pero los requerimientos para las fases de emergencia y supervivencia eran desconocidos. En esta tesis se observó que ambas especies poseen requerimientos similares en la emergencia en relación con el agua (Figura 4.4.1), pero requerimientos diferentes para la fase de supervivencia: se observó una menor tasa de supervivencia para la especie coihue, tanto para menores niveles de riego como para mayores niveles de cobertura de hierbas (Figura 4.4.2). Sin embargo, el número de plántulas finales fue el mismo para ambas especies en niveles de riego medio y bajo, y la cobertura de especies herbáceas mostró generalmente un efecto positivo para ambas especies cuando el agua no fue limitante (Figura 4.4.3).

Con respecto a la radiación solar, plántulas de coihue muestran su desempeño óptimo bajo radiación directa (Veblen et al., 1981; Veblen, 1989), mientras que el ciprés lo hace a niveles de radiación medio y alto (Veblen 1995, Gobbi & Schlichter 1998). Sin embargo, las observaciones a campo relevadas en esta tesis mediante transectas han mostrado lo contrario: los mayores índices de regeneración se observaron en ambientes de baja apertura del canopy. Esto se puede explicar por el efecto negativo de las especies herbáceas sobre la regeneración arbórea de coihue y ciprés, o por la presencia del ganado que también restringe la regeneración de estas dos especies arbóreas.

Los compromisos hallados entre producción de forraje y mantenimiento de la cobertura arbórea en nuestra tesis se corresponden con los hallazgos de otros autores en diversos ecosistemas globales. Naime et al. (2020) observaron en bosques secos de Méjico un claro compromiso entre servicios de mantenimiento del bosque y dos servicios de provisión: productos forestales y forraje para terneros. Mora et al. (2016) han hallado un compromiso entre la producción de forraje y el servicio de almacenamiento de carbono, dado principalmente por la presencia del bosque en el ecosistema. Krcmar et al. (2005) observaron también compromisos entre la absorción de carbono a corto y largo plazo; la absorción a corto plazo de carbono cuantificó entre otros aspectos la producción de forraje y a largo plazo cuantificó el carbono almacenado en el bosque. Mastrangelo & Gavin (2012) observaron en el Gran Chaco argentino un claro compromiso entre la producción ganadera y la conservación de especies de aves, dado que esta última depende en gran medida de la conservación de remanentes del bosque nativo. Nuestro estudio se corresponde con todos los estudios relacionados al compromiso entre la producción de forraje y el mantenimiento del bosque, aportando evidencia que ninguno de los dos objetivos no puede cumplirse sin afectar al otro (Tittonell et al., 2015).

## 5.5 ASPECTOS POR EXPLORAR Y MEJORAR

Encontramos dos variables de gran importancia para estimar la productividad forrajera y que no se determinaron directamente. Una variable fue la característica de los suelos donde estuvieron ubicadas las clausuras. Esta variable es utilizada frecuentemente en estudios de productividad forrajera (Patton et al., 2007; Golluscio, 2009). Sin embargo, en nuestro estudio no se analizó de modo directo, sino que se lo asoció a otras variables, en este caso fue el tipo de vegetación y la unidad cartográfica. Medir directamente ciertas características como la profundidad, la compactación o la textura de los suelos donde se ubicaron las clausuras sería de gran utilidad para asociarlas a la productividad de biomasa obtenidas. La otra variable fue la precipitación acumulada en cada sitio donde se ubicaron las clausuras. A pesar de que en el modelo estadístico hemos agregado una interacción entre la precipitación promedio anual y la precipitación acumulada cada año de cosecha, la misma no resultó significativa. Contar con mediciones in situ de la precipitación acumulada permitirá realizar estimaciones más precisas del efecto de la precipitación sobre la productividad forrajera.

Más allá que la cantidad de sitios muestreados fue alta ( $n=36$  clausuras) y los resultados son un gran aporte para la estimación de la productividad forrajera en áreas de bosque nativo, luego del análisis de las variables ambientales utilizadas se detectó que ciertos ambientes no fueron incluidos en el muestreo. Un ejemplo es la ausencia de sitios de muestreo a campo elevados ( $> 500$  msnm) y simultáneamente con altos valores de precipitación media anual ( $>1500$  mm/año). Los puntos de muestreo seleccionados en esta tesis son la consecuencia del drenaje de la cuenca de los ríos Manso y Foyel, que descargan sus aguas hacia el oeste, y de la ubicación de los campos productivos en el fondo de valle, de manera que los sitios más bajos son los más lluviosos por estar ubicados al oeste, y viceversa. Por lo tanto, sería de interés, con el fin de evitar la alta correlación entre la altitud y precipitación, la ubicación de nuevos puntos de muestreo en ambientes no abarcados por esta tesis. Este aspecto se aplica también al área de estudio, que se limitó a los valles de los ríos previamente nombrados. Sería de utilidad también ampliar el área de estudio a otros ambientes y abarcar otras situaciones ambientales para tener una comprensión más completa de los determinantes de la productividad forrajera en los bosques del NO de Patagonia.

Algunas características del experimento de regeneración en clausuras a campo pueden mejorarse para aumentar el poder explicativo de los factores manipulativos. La bondad de ajuste de los factores manipulativos explicó aproximadamente el 10% de la variabilidad observada, entre ellos se observó que la ausencia de herbáceas permitió la existencia de plántulas de coihue y ciprés en muchos ambientes. Sin embargo, ciertas características del experimento pudieron haber afectado la regeneración de plántulas y podrían mejorarse en futuros estudios. Entre ellos podemos nombrar que el número de semillas viables por punto de siembra fue baja: aproximadamente 3 y 2 semillas viables de coihue y ciprés por punto de siembra, respectivamente. Otro factor que no se controló en el experimento a campo fueron algunos potenciales depredadores de semillas. Las semillas fueron depositadas en tierra sin ningún tipo de protección fuera de la propia clausura. Ciertos depredadores como ser insectos podrían haber reducido aún más el número de semillas viables por tratamiento. Por último, podemos nombrar un aspecto a mejorar a las chapas colocadas a campo, que buscaron simular un ambiente sin presencia de pastos ni en la parte aérea ni en la subterránea. La presencia de dichas chapas pudo haber limitado solo parcialmente la competencia por raíces y haber modificado las condiciones de escurrimiento y flujo del agua, afectando la zona “sin pasto”,

alterando el contenido de agua en el suelo (ver Anexo 7.1.4 Fotografías del Estudio de la regeneración a campo en clausuras). Además, la competencia por luz pudo haber ocurrido debido a la cercanía entre los pastos vecinos y las semillas ubicadas dentro del área “sin pasto”. Una alternativa posible es, en lugar de colocar chapas, remover todo el suelo y la vegetación, incluyendo las raíces, de la zona objetivo “sin pasto” y que la misma sea de mayor superficie, de modo de mantener la conductividad hidráulica, pero asegurando la ausencia de raíces y de competencia por luz en una temporada de crecimiento.

Dado que el objetivo del estudio de regeneración a campo fue conocer el efecto de la presencia o ausencia de herbáceas sobre la regeneración arbórea, el experimento no fue diseñado para estudiar el efecto de otros factores que podrían estar actuando a campo. Estos factores podrían incluirse en un experimento más complejo para estudiar cuáles pueden ser los determinantes más importantes de la regeneración a campo del coihue y del ciprés. Entre estos factores, podemos nombrar al sombreado, al contenido hídrico del suelo monitoreado diariamente a lo largo del período de crecimiento y a las características texturales del suelo.

Un factor importante que determina la diversidad florística y los patrones de regeneración arbórea relevados en transectas y que no se cuantificó directamente fue la carga ganadera. En bosques que no han evolucionado junto con grandes herbívoros, la introducción de ganado vacuno u ovino hace que muchas de las especies nativas del sotobosque sean vulnerables debido a su palatabilidad y a la ubicación de sus tejidos meristemáticos (Vera, 2000). Como consecuencia, en sitios sujetos a altas cargas aparecen frecuentemente especies exóticas tolerantes al pastoreo como las gramíneas (Briske 1991, Oesterheld & McNaughton 1991). Este proceso ha sido estudiado particularmente para los bosques de Patagonia (Blackhall et al. 2008, Raffaele et al. 2011, de Paz & Raffaele 2013, Piazza et al. 2016, 2018). Sin embargo, en nuestro estudio a campo no se estimó la carga ganadera a través de indicadores como lo han realizado otros autores (eg. Chillo et al., 2018) sino que se lo hizo a través de las especies relevadas y de variables ambientales como la pendiente y la cobertura de diferentes estratos. Haber realizado estimaciones directas de la carga ganadera permitiría realizar asociaciones más exactas entre la presencia de ganado, la diversidad florística y los patrones de regeneración arbórea hallados. Sin embargo, estudios previos dan cuenta del impacto del ganado sobre la regeneración a largo plazo (Blackhall et al., 2008, 2015, 2017; Raffaele et al., 2011), así como

observaciones propias a campo del ramoneo de árboles de coihue y ciprés que se encuentran en sus fases iniciales de establecimiento (ver fotografías en Anexo 7.1.5).

Por último, no fue posible comparar las tasas de emergencia entre coihue y ciprés en el experimento en invernadero debido a diferencias entre la viabilidad de las semillas de cada especie. La viabilidad de las semillas fue estimada por diferentes métodos. Uno de ellos fue la proporción de semillas llenas, otro la viabilidad por tetrazolio obtenida para el coihue y la última fue la viabilidad mediante experimento de emergencia real de las semillas (Tabla 7.8.2 y Tabla 7.8.3 en Anexo). Cada una de estas mediciones mostró resultados contrastantes ya que por ejemplo la proporción de semillas llenas fue mayor para el coihue, pero la emergencia real fue mayor para el ciprés. Dada esta situación, no fue posible igualar el número de semillas viables entre especies en los experimentos de siembra de semillas a campo y en invernadero, y consecuentemente, no se pudo comparar directamente a las especies en sus índices de emergencia y en el número de plántulas finales, sino que solamente se lo hizo en la proporción de plántulas supervivientes respecto del número de semillas viables.

## 5.6 NECESIDAD DE FUTURAS INVESTIGACIONES

La apertura del canopy resultó ser una variable clave para estimar la productividad forrajera en bosques nativos, tanto si se cuenta con información regional como si se realizan estimaciones a partir del IVN. El uso de esta variable en los modelos aumentó significativamente su bondad de ajuste (Tabla 4.2.2); especialmente permitió el uso del IVN para estimar la productividad forrajera en áreas de canopy arbóreo denso. Sin embargo, en la actualidad no es posible la predicción de la productividad forrajera debajo del dosel arbóreo con las metodologías disponibles y con un bajo esfuerzo de muestreo. La medición de la apertura del canopy requiere de un gran esfuerzo de muestreo si se realiza con cámara hemisférica a campo, tal como se ha realizado en esta tesis (Anexo 7.1.5). Es por ello por lo que el estudio y uso de sensores, herramientas o equipamiento alternativo para medir esta variable con un menor esfuerzo resultará de gran utilidad para una estimación más precisa de la productividad forrajera en ambientes boscosos (Dupuis et al., 2020; Yan Gao et al., 2020). En particular, se destaca la existencia de aplicaciones para dispositivos móviles que estiman tanto la cobertura del estrato arbóreo como herbáceo (Patrignani & Ochsner 2015), pero su precisión para medir estas variables de interés en bosques nativos no ha sido objeto de estudio aún. Otra herramienta

con gran potencial es el uso de sensores remotos, ya que requiere un bajo esfuerzo de muestreo y permite el estudio de grandes superficies. En particular, el uso de imágenes radar ya se ha utilizado para medir la biomasa y estructura vertical de los bosques (Mitchell et al., 2014; Joshi et al., 2015; Méndez et al., 2016). Sin embargo, su aptitud para realizar estimaciones de la apertura del canopy o de la estructura del sotobosque aún es desconocida. Por ello, avanzar en el uso de nuevas herramientas que permitan estimar más fácilmente la apertura del canopy o la cobertura de estratos inferiores en bosques será un gran aporte para poder realizar estimaciones más precisas de productividad forrajera debajo del dosel arbóreo y en zonas de bosque.

Un aspecto importante a investigar es la estimación de la productividad forrajera en nuevos ambientes a partir de los modelos generados en esta tesis. Con información disponible y con mediciones a campo es posible estimar la productividad potencial de un nuevo sitio y compararla luego con la productividad real. Realizar esta investigación indicará la confiabilidad de los modelos generados en este trabajo y aportará más información de base para mejorarlos. Aplicar estimaciones de productividad dentro y fuera del área de estudio contribuirá a una mejora de los modelos generados y a extender su aplicabilidad a nuevas áreas boscosas.

La configuración del paisaje resultó clave al momento de estimar la productividad forrajera en los bosques. Sin embargo, los cambios micro ambientales generados por modificaciones en la estructura del paisaje no están claros aún. El efecto micro climático de aperturas de mayor o menor tamaño o de una mayor similitud de la apertura a un círculo no están claros aún. En esta tesis se han propuesto procesos que estarían involucrados a partir del trabajo de Geiger et al. (2009). Algunos de ellos se relacionan con las modificaciones en el entorno abiótico, dadas por incremento o reducción en la velocidad del viento o en la insolación. Otros se refieren a modificaciones en procesos de facilitación o competencia entre árboles y pastos o hierbas que crecen dentro de las aperturas del bosque. Ninguno de estos procesos ha sido estudiado a campo en esta tesis y resultaría de interés conocerlos para tener una comprensión más completa de cómo las métricas del paisaje influyen en aspectos bióticos y abióticos que finalmente afectan la productividad forrajera en las aperturas de bosque nativo.

Un aspecto que requiere especial atención es el incremento de la densidad de especies arbustivas resistentes al pastoreo en ambientes muy productivos. La intensificación de la herbivoría

en ambientes boscosos genera un cambio en la composición florística (Blackhall et al. 2008, Raffaele et al. 2011, de Paz & Raffaele 2013, Piazza et al. 2016, 2018) lo que genera un incremento en las densidades de ciertas especies arbustivas en ambientes muy productivos en términos de forraje. Estas especies se caracterizan por poseer resistencia al pastoreo (Carmona et al., 2011) y mecanismos de propagación muy eficaces (Hirsch et al., 2015). En el valle del río Manso podemos destacar la proliferación de la rosa mosqueta (*Rosa rubiginosa*) y la murra (*Rubus ulmifolius*), y en el valle del río Foyel al calafate y al michay (*Berberis buxifolia* y *Berberis darwinii*, Madariaga 2019). El aumento de la densidad de dichas especies, todas ellas espinosas, resulta en una reducción en el forraje disponible para el ganado, tanto por una reducción en el volumen de biomasa producida por especies forrajeras sino también por una menor accesibilidad a los ambientes (ver fotografías en Anexo 7.1.5). A pesar de que hubo experiencias en el control de estas especies (INTA, 2013), aún no se ha formulado un manejo efectivo, económico y ecológico para controlarlas. Comprender estos aspectos resulta clave para incrementar la productividad forrajera en estos ambientes y reducir la presión de pastoreo en ambientes boscosos, ya que a largo plazo sufren degradación y pérdida de las especies arbóreas.

Un aspecto clave para lograr un uso sustentable del bosque y aún no abordado integralmente es la percepción de los productores ganaderos respecto al impacto del ganado en el bosque y a los beneficios que brinda la conservación del estrato arbóreo. En el análisis de compromisos entre servicios ecosistémicos, el rol de los tomadores de decisiones es central: no sólo son ellos quienes dirimen entre estos compromisos, sino que a través de ellos se podrían encontrar las soluciones para lograr el uso sustentable de los ecosistemas (Hicks et al., 2013). En este sentido, se considera clave conocer los valores que los pobladores adjudican a los servicios ecosistémicos provistos y las creencias que poseen respecto a la relación entre el manejo de los ecosistemas y dichos servicios (Díaz et al., 2011; Martín-López et al., 2012). Éstas son algunas de las variables que conforman la cadena causal de valores-creencias-normas que llevan a los individuos a tener o no comportamientos a favor del cuidado del medio ambiente (Stern, 2000). En particular, con respecto a sistemas forestales y silvopastoriles, hay estudios realizados sobre percepción social (Agbenyega et al., 2009; Cáceres et al., 2015; Marta-Costa et al., 2016). Sin embargo, la valoración de los servicios ecosistémicos de producción de forraje y mantenimiento de la cobertura arbórea y la percepción de los compromisos que existen entre ellos son temas que no han sido abordados en el NO de Patagonia.

En esta tesis, para estudiar la regeneración arbórea se trabajó en sitios ecológicos de coihue y ciprés en diferentes estados alternativos *sensu* Rusch et al. (2016, Figura 2.4.1). La selección de los puntos de estudio se realizó utilizando información de especies observadas a campo que son representativas de dichos sitios ecológicos. En los casos de ambientes de matorral bajo y pastizal, la selección requirió una recorrida con observación e identificación de especies, buscando la presencia de *Schinus patagonicus* (laura), *Diostea juncea* (retamo) y *Lomatia hirsutia* (radal) para confirmar la pertenencia de dichos ambientes al sitio ecológico de coihue y ciprés. En el caso del pastizal, la selección se realizó por cercanía a los ambientes de matorral o de bosque alto. Sin embargo, este método es muy costoso en términos de recursos y esfuerzo de muestreo. Por ello se debería avanzar en una técnica más expeditiva para ubicar espacialmente a cada sitio ecológico, de modo de poder determinar la línea de base en que se encuentra un ambiente boscoso, posibles transiciones de recuperación de matorrales o pastizales a bosques altos, o de detectar ambientes degradados con fines de monitoreo. Un método inicial ha sido propuesto por Varela et al. (2022), pero aún es necesario avanzar en este aspecto, por lo que más investigaciones son requeridas. Por lo tanto, es importante también avanzar con el reconocimiento de sitios ecológicos a escala regional con el fin de:

- i) Determinar la línea de base para tomar decisiones de que manejos de bosque realizar
- ii) Conocer el potencial de un ambiente de retornar a un estado de referencia
- iii) Establecer herramientas para monitorear la degradación de los bosques.

## 5.7 CONCLUSIONES Y RECOMENDACIONES

El estudio a campo de la productividad forrajera permitió la generación de modelos para su predicción a partir de diferentes fuentes de información. Los estudios realizados tanto a campo como mediante sensores remotos destacan la importancia de considerar diferentes tipos de vegetación y estados alternativos del bosque al estudiar la productividad del forraje en los bosques nativos, algo que no se considera en la mayoría de los estudios. Estos modelos se podrán utilizar para una estimación de producción de forraje potencial en ambientes de bosque nativo del NO de Patagonia. La estimación de la productividad forrajera real de una superficie-objetivo complementada con valores de índice de cosecha y consumo individual anual permitirá el cálculo de la receptividad ganadera de dicha superficie.

Un conjunto de variables debe ser considerado para la estimación adecuada de la productividad forrajera en bosques nativos. Entre ellas es oportuno considerar variables regionales, de paisaje y de sitio. Mayor cantidad de variables utilizadas implican una mejor estimación del forraje disponible, pero también requiere un mayor esfuerzo de muestreo. La precisión con la que se requiera estimar la productividad forrajera de un ambiente objetivo indicará las variables que deben considerarse.

Dado que la configuración del paisaje puede afectar la producción de biomasa, es clave abordar la heterogeneidad de ambientes y especies al momento de analizar la productividad forrajera de un ecosistema boscoso. Además, estudios de productividad forrajera en ambientes heterogéneos deben planificarse abarcando diferentes gradientes ambientales. Aunque nuestro estudio se centra en los bosques de Patagonia Norte, los resultados que aquí se presentan son potencialmente relevantes para los bosques templados de todo el mundo. Es probable que el efecto de las variables ambientales bajo estudio dependa de la ubicación específica, ya que se ven afectados por el clima, el tipo de suelo y la vegetación.

Es necesario realizar un muestreo adecuado del ambiente objetivo a realizar la estimación de productividad forrajera. Esto es consecuencia de la gran heterogeneidad ambientes que se han observado en el relevamiento a campo mediante transectas y sensores remotos, y cómo ello influye en la productividad de biomasa de un sitio. Por ello, esta heterogeneidad debe conocerse o estimarse al momento de realizar una estimación de forraje mediante los modelos presentados en esta tesis. Por un lado, las variables a utilizar dependerán de la información base con la que se cuenta y de la precisión en la estimación deseada. Por otro lado, se requiere un estudio adecuado del ambiente objetivo a realizar la estimación, mediante las técnicas de medición seleccionadas para dicho propósito, ya sean a campo o mediante sensores remotos. Esto implica tomar suficientes puntos de muestreo que sean estadísticamente representativos del ambiente objetivo y obtener de cada punto las variables deseadas para realizar las estimaciones de forraje mediante el/los modelos estadísticos elegidos.

Conocer los efectos de diferentes variables ambientales sobre la productividad forrajera permitirá tomar mejores decisiones de manejo en aspectos relacionados a la cantidad de forraje producido. Por un lado, se observó la importancia de los bordes boscosos en las aperturas en incrementar la productividad forrajera en períodos del año secos. Además, el efecto positivo

de mayores aperturas de canopy sobre la productividad del forraje será mayor si la precipitación promedio del sitio es mayor. Por otro lado, sitios ubicados a mayor altitud tendrán una menor productividad de biomasa si el resto de las variables se mantiene constantes. Una ampliación de la apertura del canopy dada por la remoción artificial de árboles, la degradación o pérdida del bosque no implica siempre grandes aumentos en la productividad forrajera. Sitios más lluviosos y/o ubicados a menor altitud generarán mayor productividad que sitios más secos y/o ubicados a mayor altitud. La degradación del bosque en ambientes poco productivos no solo tendrá como consecuencia una baja productividad forrajera, sino una reducción o pérdida de servicios ecosistémicos. Se debe considerar también que los ambientes más productivos suelen ser invadidos por especies arbustivas resistentes al pastoreo, reduciendo así la producción de forraje del sitio.

A pesar de que los modelos generados permiten una estimación más precisa de la productividad forrajera, la cantidad de biomasa producida no es el único factor por considerar en relación con la producción ganadera. Se debe tener en cuenta además la calidad y diversidad del forraje, ya que está demostrado que la dieta del ganado varía en función de los requerimientos de éste (Cuchillo-Hilario et al., 2018; Pauler et al., 2020). En esta tesis se halló que valores más bajos de apertura de canopy se asociaron parcialmente a un incremento en la calidad forrajera. Simultáneamente, se observó que ambientes de bosques cerrados o matorrales poseen una composición florística bien diferente de los ambientes de pastizal. Además, algunos autores han observado como el matorral o el bosque sirven de refugio para el ganado en períodos del año que muestran temperaturas extremas, incrementando el bienestar animal (di Bitetti et al., 2020; Gyenge et al., 2020). Es por ello por lo que la planificación de los espacios utilizados por el ganado debe considerar el pastoreo y disponibilidad de ambientes diversos incluyendo bosque, matorral y pastizal.

Del análisis de heterogeneidad de ambientes se puede concluir que incrementos en la apertura del canopy arbóreo están asociados con la transformación del estrato inferior y por lo tanto a las especies forrajeras presentes. Estos cambios están causados frecuentemente por el ser humano ya sea por incendios de origen antrópico, la remoción de árboles o por la presencia del ganado doméstico que reduce la regeneración arbórea a largo plazo; pero también por incendios naturales a partir de tormentas eléctricas, que se ven intensificadas por el cambio climático en el último tiempo (Kitzberger et al., 2022). Por lo tanto, gran parte de los

cambios observados en la diversidad florística son consecuencia de la propia actividad humana, ganadera y del cambio del clima, incrementando la densidad de especies gramíneas exóticas.

Las implicaciones inmediatas de nuestros hallazgos son que la aparición de un estrato gramíneo tendrá un impacto negativo en la regeneración de los bosques nativos que no han coevolucionado con grandes herbívoros, y este impacto será mayor si hay limitación hídrica durante el período de crecimiento. Ciertos usos de los bosques antrópicos, como la cría de ganado, pueden crear un estrato tolerante al pastoreo. Dado el caso que las semillas de los árboles estén presentes, y el ganado haya sido excluido debido a su impacto negativo en el establecimiento de árboles, los tiempos de regeneración del bosque después de la aparición de un estrato gramíneo serán más largos, o eventualmente nulos, si depende sólo de factores naturales. Esto se debe a que la aparición de un estrato gramíneo podría conducir a un menor reclutamiento de plántulas arbóreas comparado con situaciones sin pastos, o eventualmente después de una reducción en la cobertura de pasto debido a perturbaciones, como por ejemplo la causada por cerdos salvajes (Barrios-García et al., 2014). Sin embargo, el establecimiento de plántulas de árboles podría ser posible en situaciones hídricas no deficitarias a pesar de que la cobertura de pastos sea alta. Los bajos valores del índice de regeneración arbórea observados en aperturas forestales dominadas por especies gramíneas en los valles de Manso y Foyel (vértice NO: 41°30' S, 71°45' O; Vértice SE 41°51' S, 71°20' O) también apoya los hallazgos de este trabajo. En los casos que la recuperación del bosque sea urgente o si no se produce regeneración natural, se requerirá la plantación de renovales (Holl et al., 2017; Forbes et al., 2020). La reducción en los índices de regeneración arbórea puede ser más pronunciada en regiones donde el cambio climático intensifica las condiciones de estrés hídrico, ya sea generado por el aumento de la temperatura o la disminución de las precipitaciones, como es la predicción hecha para el NO de Patagonia para los años 2071-2100 (Pessacg et al., 2020).

La selección de sitios para pastoreo y para producir forraje debe realizarse teniendo en cuenta tanto relaciones de facilitación y competencia con el estrato arbóreo, así como con los patrones de regeneración del bosque, dado que existe un fuerte compromiso entre el establecimiento de plántulas de árboles y la producción de forraje. Cuando el agua no es un factor limitante, árboles grandes ya establecidos generan una reducción de la radiación que llega al sotobosque, reduciendo la productividad de especies herbáceas y arbustivas que crecen por

debajo. Esta competencia se convierte en facilitación en verano en aperturas del bosque. Sin embargo, en el establecimiento inicial de plántulas arbóreas ocurre un proceso inverso: hierbas compiten por agua con dichas plántulas cuando ésta resulta limitante, reduciendo la emergencia de éstas, y por otro lado generan facilitación cuando el agua no es limitante.

Los tres estudios de regeneración de coihue y ciprés sustentan la hipótesis planteada por Rusch et al. (2016), la cual propone que la presencia de especies herbáceas exóticas limita el retorno de un matorral o pastizal al estado de referencia de bosque alto de coihue-ciprés. Por lo tanto, una propiedad que debe tenerse en cuenta al momento del diseño de un plan de manejo de un sitio es la resiliencia del bosque, determinado por los patrones de regeneración arbórea y comprometido por los cambios ambientales generados por la presencia del ganado doméstico y la consecuente aparición de un estrato gramíneo.

Es clave conocer el potencial de productividad de forraje de un ambiente para evitar pastorear bosques poco productivos, y que a largo plazo se degradan, convirtiéndose en estados alternativos de matorrales bajos o pastizales. La productividad forrajera varía mucho en los bosques nativos del NO de Patagonia dada las múltiples variables que la afectan. Conocer su potencial de producción de forraje según las características ambientales permite optimizar la asignación de áreas de pastoreo y áreas de exclusión. En general, la presencia de ganado doméstico impide o reduce la regeneración del bosque luego de incendios (Blackhall et al., 2008, 2015, 2017). Esto puede llevar a la degradación y pérdida del mismo bajo esquemas de pastoreo continuo, por el pastoreo, pisoteo y la consecuente aparición de especies exóticas (Piazza et al., 2016, 2018) con efectos negativos sobre la regeneración arbórea de coihue y ciprés, como se ha demostrado en esta tesis.

Evitar el ingreso del ganado en sitios frágiles y poco productivos contribuirá a hacer un uso más eficiente de los recursos e incrementar los servicios ecosistémicos que proveen los bosques nativos. Por ejemplo, transiciones a pastizal dadas por incendios, remoción de árboles o la presencia del ganado en el largo plazo (Rusch et al., 2016) podrían generar mayor productividad forrajera por un efecto del incremento de la apertura del canopy, pero no necesariamente la productividad será alta ya que depende, entre otros factores, de la precipitación promedio y de la altitud del sitio. Además, transiciones al estado alternativo pastizal o estepa reducen o impiden la regeneración arbórea de coihue y ciprés, resultando en un sitio que

perderá gran parte de los servicios ecosistémicos provistos por el estado de referencia de bosque alto, y simultáneamente la productividad forrajera del pastizal o estepa puede ser baja y con una alta dificultad de retornar al estado de referencia de bosque mixto de coihue-ciprés (Westoby et al., 1989b; Rusch et al., 2016). Surge como oportunidad aumentar la producción forrajera en bosques ya degradados a matorrales o pastizales, a través de, por ejemplo, la reducción en la cobertura de rosa mosqueta (INTA, 2013), implantación de pasturas, sistemas de riego o colocación de alambrados para generar exclusiones junto con un manejo del pastoreo rotativo (Jacobo et al., 2000, 2006), incrementando así la productividad del forraje y evitando la degradación de zonas de bosque aún no pastoreado.

Los compromisos entre la productividad forrajera y la regeneración arbórea en bosques nativos del NO de Patagonia han quedado clarificados en gran medida luego de los estudios realizados en esta tesis. Sitios muy productivos en términos de forraje se caracterizan por poseer grandes aperturas de canopy, mayores lluvias y bajas altitudes, con dominancia de especies gramíneas en los estratos inferiores y asociados a la presencia del ganado doméstico. A pesar de que el coihue y ciprés muestran mayores índices de regeneración natural a mayores aperturas del canopy (Caselli et al., 2019, 2021; Encina et al., 2019; Sola et al., 2020) la competencia hídrica con las especies gramíneas allí presentes impide su regeneración, impidiendo el retorno al estado de referencia (Rusch et al., 2016). Esto muestra que ambos objetivos no pueden cumplirse simultáneamente, generando una situación de compromiso (Turkelboom et al., 2017). La información generada en esta tesis brinda herramientas para seleccionar aquellos sitios que serán más productivos en términos de forraje, para evitar pérdida de bosque nativo en sitios poco productivos, y así favorecer y mantener los índices requeridos de regeneración de coihue y de ciprés, y por lo tanto la provisión de servicios ecosistémicos que proveen los bosques nativos.

Por todo lo dicho anteriormente, la planificación del uso del suelo en los bosques nativos utilizados para producción ganadera debe realizarse siempre, y como mínimo debe contemplar:

- i) La optimización de los ambientes más productivos en términos de forraje: incrementar la producción forrajera existente a través de la remoción de especies arbustivas resistentes y asegurando la accesibilidad del ganado

- ii) Restringir el acceso del ganado a ambientes poco productivos en términos de forraje y/o de alto valor en términos de provisión de servicios ecosistémicos, para evitar tanto la degradación del bosque como la pérdida de los servicios ecosistémicos en cuestión
- iii) Restringir el acceso del ganado a ambientes de bosque alto de coihue-ciprés en zonas de alto valor de conservación, de altas pendientes, de alta biodiversidad o aquellos que considere la autoridad de aplicación que se requieran conservar, dadas las dificultades del retorno al estado de referencia luego de transiciones a matorral bajo o pastizal
- iv) Incrementar la diversidad de ambientes pastoreados para responder a las necesidades de la dieta animal
- v) Estimar adecuadamente la receptividad ganadera de cada ambiente
- vi) Asegurar los procesos regenerativos del bosque mediante:
  - a. Clausura y plantación de renovales
  - b. Períodos de clausura y descanso suficientemente extensos en el tiempo (probablemente mayores a los 10 o 20 años) que muestren regeneración exitosa de individuos arbóreos
  - c. En todos los casos se debe acompañar de un monitoreo continuado en el tiempo en que observe la cantidad de árboles por unidad de superficie que regeneran y que efectivamente se establecen, cumpliendo con los índices requeridos para el mantenimiento de la cobertura arbórea

En la actualidad y en general para el área de estudio y alrededores, no se practica una planificación espacial de pastoreo que considere estos aspectos. Esta planificación debe realizarse en primer lugar a nivel de cuenca y también a nivel predial, para lograr objetos tanto productivos, ambientales como sociales. Ejemplos de ambientes en los que se recomienda el pastoreo es en zonas ya degradadas a pastizales y/o matorrales bajos, aumentando la productividad forrajera de dichos ambientes mediante la siembra de pasturas o mediante la reducción en la cobertura leñosa, y buscando simultáneamente reducir así el pastoreo en ambientes de bosque alto de coihue-ciprés para evitar su degradación.

Finalmente, conocer los compromisos entre producir forraje y mantener índices de regeneración adecuados para el bosque permite realizar un manejo más sustentable del mismo. Los

tres estudios de esta tesis relacionados con el mantenimiento del bosque muestran que hay un claro compromiso entre la regeneración de coihue y ciprés, y la presencia de especies herbáceas, lo cual está directamente relacionado con la productividad forrajera. Por ello, la selección de sitios de pastoreo dentro de bosques nativos debe realizarse cuidadosamente, asegurando índices de regeneración adecuados para el mantenimiento del bosque, utilizando metodologías apropiadas para cada ecosistema (Peri & Huertas 2009, Peri et al. 2009). Asimismo, se deben considerar interacciones positivas entre los componentes del ecosistema silvopastoril para maximizar la provisión de servicios ecosistémicos (Cubbage et al., 2012; Peri, Hansen, et al., 2016). La presencia de altas densidades de hierbas, sobre todo gramíneas, puede dificultar la regeneración de especies arbóreas, de modo que, si el período de establecimiento de plántulas arbóreas posee un déficit hídrico, es de esperar que ocurra competencia entre ambas y una reducción en los índices de regeneración de coihue y ciprés. Se ha demostrado además la multiplicidad de factores que afectan la productividad forrajera en ambientes heterogéneos, por lo que esta tesis sienta las bases para considerar múltiples variables que estarían afectando la productividad forrajera también en ecosistemas de diferentes regiones templadas del mundo. Por último, se destaca la importancia de estudiar los compromisos entre la producción de forraje y el mantenimiento de la cobertura arbórea de los bosques, ya que esto permite planificar espacialmente los diferentes usos del suelo, optimizar la provisión y uso del forraje, promover los procesos regenerativos, evitar transiciones a estados no deseados, aportando así al manejo sustentable de los ecosistemas.

## 6 BIBLIOGRAFÍA

---

- Abdullah, M., Rafay, M., Sial, N., Rasheed, F., Nawaz, M.F., Nouman, W., Ahmad, I. et al. 2017. Determination of forage productivity, carrying capacity and palatability of browse vegetation in arid rangelands of Cholistan Desert (Pakistan). *Applied Ecology and Environmental Research* 15: 623–637.
- Agbenyega, O., Burgess, P.J., Cook, M., Morris, J. 2009. Application of an ecosystem function framework to perceptions of community woodlands. *Land Use Policy* 26: 551–557.
- 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: 105–112.
- Andersen, A.N. 1989. How important is seed predation to recruitment in stable populations of long-lived perennials? *Oecologia* 81: 310–315.
- Arana, M. v., Gonzalez-Polo, M., Martinez-Meier, A., Gallo, L.A., Benech-Arnold, R.L., Sánchez, R.A., Batlla, D. 2016. Seed dormancy responses to temperature relate to *Nothofagus* species distribution and determine temporal patterns of germination across altitudes in Patagonia. *New Phytologist* 209: 507–520.
- Araújo, R.A. De, Rodrigues, R.C., Costa, S., De, R., Lana, P., Naysson, F., Santos, S. et al. 2016. Forage intake and performance of cattle in silvo- pastoral systems and monoculture of Marandu in Pre- Amazon region. 11: 1849–1857.
- Bahamonde, H.A., Peri, P.L., Álvarez, R., Barneix, A. 2012. Production and quality of grasses in a gradient of sites quality and crown covers in *Nothofagus antarctica* (G. Forster) Oerst. forests in Patagonia | Producción y calidad de gramíneas en un gradiente de calidades de sitio y coberturas en bosques de *Nothofagus*. *Ecologia Austral* 22: 62–73.
- Baldassini, P., Despósito, C., Piñeiro, G., Paruelo, J.M. 2018. Silvopastoral systems of the Chaco forests: Effects of trees on grass growth. *Journal of Arid Environments* 156: 87–95.
- Ballaré, C.L., Pierik, R. 2017. The shade-avoidance syndrome: multiple signals and ecological consequences. *Plant, Cell & Environment* 40: 2530–2543.

- Barrios-Garcia, M.N., Classen, A.T., Simberloff, D. 2014. Disparate responses of above- and belowground properties to soil disturbance by an invasive mammal. *Ecosphere* 5: 1–13.
- Barry, K.E., de Kroon, H., Dietrich, P., Stanley Harpole, W., Roeder, A., Schmid, B., Clark, A.T. et al. 2019. Linking local species coexistence to ecosystem functioning: a conceptual framework from ecological first principles in grassland ecosystems. *Advances in Ecological Research* 61: 265–296.
- Becchetti, T., George, M., McDougald, N., Dudley, D., Connor, M., Flavel, D., Vaughn, C. et al. 2016. Rangeland Management Series: Annual Range Forage Production. *Rangeland Management Series: Annual Range Forage Production*.
- Belsky, A.J. 1994. Influences of trees on savanna productivity: Tests of shade, nutrients, and tree-grass competition. *Ecology* 75: 922–932.
- Bennett, E.M., Peterson, G.D., Gordon, L.J. 2009. Understanding relationships among multiple ecosystem services. *Ecology Letters* 12: 1394–1404.
- Berdugo, M., Soliveres, S., Kéfi, S., Maestre, F.T. 2019. The interplay between facilitation and habitat type drives spatial vegetation patterns in global drylands. *Ecography* 42: 755–767.
- Bertness, M.D., Callaway, R. 1994. Positive interactions in communities. *Trends in Ecology and Evolution* 9: 187–191.
- Bestelmeyer, B.T., Andrew Ash, Brown, J.R., Densambuu, B., Fernández-Giménez, M., Johanson, J., Levi, M. et al. 2017. Rangeland Systems. In *Rangeland Systems, processes, Management and challenges*, pp. 303–346.
- Bestelmeyer, B.T., Brown, J.R., Havstad, K.M., Alexander, R., Chavez, G., Herrick, J.E. 2003. Development and Use of State-and-Transition Models for Rangelands. *Journal of Range Management* 56: 114.
- Bewley, J.D., Bradford, K.J., Hilhorst, H.W.M., Nonogaki, H. 2013. *Seeds: Physiology of development, germination and dormancy, 3rd edition*.

- Bhadouria, R., Singh, R., Srivastava, P., Tripathi, S., Raghubanshi, A.S. 2017. Interactive effect of water and nutrient on survival and growth of tree seedlings of four dry tropical tree species under grass competition. *Tropical Ecology* 58: 611–621.
- Bhadouria, R., Srivastava, P., Singh, S., Singh, R., Raghubanshi, A.S., Singh, J.S. 2018. Effects of Light, Nutrient and Grass Competition on Growth of Seedlings of Four Tropical Tree Species. *Indian Forest* 144: 54–65.
- Bianchi, E., Villalba, R., Viale, M., Couvreur, F., Marticorena, R. 2016. New precipitation and temperature grids for northern Patagonia: Advances in relation to global climate grids. *Journal of Meteorological Research* 30: 38–52.
- Bimler, M.D., Daniel, J., Stouffer, B., Hao, J., Lai, R., Mayfield, M.M. 2018. Accurate predictions of coexistence in natural systems require the inclusion of facilitative interactions and environmental dependency. *Journal of Ecology* 106: 1839–1852.
- di Bitetti, M.S., Iezzi, M.E., Cruz, P., Varela, D., de Angelo, C. 2020. Effects of cattle on habitat use and diel activity of large native herbivores in a South American rangeland. *Journal for Nature Conservation* 58: 125900.
- Blackhall, M., Raffaele, E., Paritsis, J., Tiribelli, F., Morales, J.M., Kitzberger, T., Gowda, J.H., Veblen, T.T. 2017. Effects of biological legacies and herbivory on fuels and flammability traits: A long-term experimental study of alternative stable states. *Journal of Ecology* 105: 1309–1322.
- 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: 2251–2261.
- Blackhall, M., Raffaele, E., Veblen, T.T. 2015. Efectos combinados del fuego y el ganado en matorrales y bosques del noroeste patagónico. *Ecologia Austral* 25: 1–10.
- Blanco, L.J., Paruelo, J.M., Oesterheld, M., Biurrun, F.N., Rocchini, D. 2016. Spatial and temporal patterns of herbaceous primary production in semi-arid shrublands: a remote sensing approach. *Journal of Vegetation Science* 27: 716–727.

- Bonfils, C.J.W., Santer, B.D., Fyfe, J.C., Marvel, K., Phillips, T.J., Zimmerman, S.R.H. 2020. Human influence on joint changes in temperature, rainfall and continental aridity. *Nature Climate Change* 2020 10:8 10: 726–731.
- Bonvissuto, G.L. 2012. Guía utilitaria para evaluación forrajera en sistemas ganaderos con bosques de Patagonia Norte. *INTA. Comunicacion Técnica N° 132; Area Recursos Naturales; Pastizales Naturales* 1–18.
- Borowik, T., Pettorelli, N., Sönnichsen, L., Jędrzejewska, B. 2013. Normalized difference vegetation index (NDVI) as a predictor of forage availability for ungulates in forest and field habitats. *European Journal of Wildlife Research* 59: 675–682.
- Borrelli, L.B. 2012. Caracterización de la composición botánica de la dieta de herbívoros domésticos. *Series: Comunicaciones Técnicas* ISSN 1667-: 1–14.
- Boutsi, S. 2020. The impact of ecological interactions & population size on fitness traits & conservation in a perennial herb, *Arabis alpina*. *Degree Projects in Biology*.
- Briske, D.D. 1991. Developmental morphology and physiology of grasses. *Grazing management: an ecological perspective* 85: 108.
- Briske, D.D. 2017. *Rangeland Systems. Processes, Management and Challenges*.
- Briske, D.D., Fuhlendorf, S.D., Smeins, F.E. 2005. State-and-transition models, thresholds, and rangeland health: A synthesis of ecological concepts and perspectives. *Rangeland Ecology & Management* 58: 1–10.
- Brockhoff, E.G., Barbaro, L., Castagneyrol, B., Forrester, D.I., Gardiner, B., González-Olabarria, J.R., Lyver, P.O.B. et al. 2017. Forest biodiversity, ecosystem functioning and the provision of ecosystem services. *Biodiversity and Conservation* 26: 3005–3035.
- Burnham, K.P., Anderson, D.R. 2002. *Model selection and multimodel inference: a practical information-theoretic approach*. 2nd ed. Springer-Verlag, New York.
- Burnham, K.P., Anderson, D.R., Huyvaert, K.P. 2011. AIC model selection and multimodel inference in behavioral ecology: some background, observations, and comparisons. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 65: 23–35.

- Bussoni, A., Alvarez, J., Cubbage, F., Ferreira, G., Picasso, V. 2019. Diverse strategies for integration of forestry and livestock production. *Agroforestry Systems* 93: 333–344.
- Caballe, G. 2013. *Efecto interactivo de la defoliación del estrato herbáceo y la cobertura del estrato arbóreo sobre el crecimiento del estrato herbáceo en sistemas silvopastoriles*. FAUBA, Buenos Aires.
- Cáceres, D., Tapella, E., Quetier, Diaz, S. 2015. The social value of biodiversity and ecosystem services from the perspectives. *Ecology and Society* 20: 62.
- Callaway, R.M., Walker, L.R., Vegas, L. 1997. Competition and facilitation: A synthetic approach to interactions in plant communities. *Ecology* 78: 1958–1965.
- Cameron, M. 2016. Cows and Clearcutting: How Can We Manage Both in an Aspen Forest? In *10th International Rangeland Congress*, pp. 265.
- Carmona, D., Lajeunesse, M.J., Johnson, M.T.J. 2011. Plant traits that predict resistance to herbivores. *Functional Ecology* 25: 358–367.
- Casares, T.S. 2013. *Producción de Nothofagus bajo condiciones controladas*. INTA (ed.), INTA, Bariloche.
- 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.
- 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: 27–39.
- Castro, J., Leverkus, A.B. 2019. Effect of herbaceous layer interference on the post-fire regeneration of a serotinous pine (*Pinus pinaster* Aiton) across two seedling ages. *Forests* 10: 1–13.
- Cavallero, L., López, D.R., Raffaele, E., Aizen, M.A. 2015. Structural-functional approach to identify post-disturbance recovery indicators in forests from northwestern Patagonia: A tool to prevent state transitions. *Ecological Indicators* 52: 85–95.

- Chillo, M.V., Amoroso, M.M., Rezzano, C.A. 2018. 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.
- Clark, J.S., Beckage, B., Camill, P., Cleveland, B., HilleRisLambers, J., Lichter, J., McLachlan, J. et al. 1999. Interpreting recruitment limitation in forests. *American Journal of Botany* 86: 1–16.
- CONICET. 2022. Catálogo de las plantas vasculares. <http://www.darwin.edu.ar/Proyectos/Flo-raArgentina/fa.htm>.
- Costanza, R., Arge, R., Groot, R. De, Farber, S., Grasso, M., Hannon, B., Limburg, K. et al. 1997. The value of the world ' s ecosystem services and natural capital. *Nature* 387: 253–260.
- Cravero, S.A.C., Bianchi, C.L., Elena, H.J., Bianchi, A.R. 2017. *Clima de la Argentina: Mapas digitales mensuales de precipitación y precipitación menos evapotranspiración potencial*. INTA Ediciones, Salta.
- Crawley, M.J. 1997. *Plant Ecology*. 2nd ed. John Wiley & Sons, 2009.
- Cubbage, F., Balmelli, G., Bussoni, A., Noellemeyer, E., Pachas, A.N., Fassola, H., Colcombet, L. et al. 2012. Comparing silvopastoral systems and prospects in eight regions of the world. *Agroforestry Systems* 86: 303–314.
- Cuchillo-Hilario, M., Wrage-Mönnig, N., Isselstein, J. 2018. Forage selectivity by cattle and sheep co-grazing swards differing in plant species diversity. *Grass and Forage Science* 73: 320–329.
- Daily, G.C., Alexander, S., Ehrlich, P.R., Goulder, L., Lubchenco, J., Matson, P.A., Mooney, H.A. et al. 1997. Ecosystem Services: Benefits Supplied to Human Societies by Natural Ecosystems. *Issues in ecology*.
- Damasceno, G., Souza, L., Pivello, V.R., Gorgone-Barbosa, E., Giroldo, P.Z., Fidelis, A. 2018. Impact of invasive grasses on Cerrado under natural regeneration. *Biological Invasions* 20: 3621–3629.

- Davis, M.A., Wrage, K.J., Reich, P.B., Tjoelker, M.G., Schaeffer, T., Muermann, C. 1999. Survival, growth, and photosynthesis of tree seedlings competing with herbaceous vegetation along a multiple resource gradient. *Plant Ecology* 145: 341–350.
- Dexter, E., Rollwagen-Bollens, G., Bollens, S.M. 2018. The trouble with stress: A flexible method for the evaluation of nonmetric multidimensional scaling. *Limnology and Oceanography: Methods* 16: 434–443.
- Dezzotti, A., Sbrancia, R. 2006. Patrón espacial de la regeneración de un rodal mixto de *Nothofagus* en claros artificiales del dosel. *Revista de la Facultad de Agronomía, La Plata* 106: 85–96.
- Díaz, S., Quétier, F., Cáceres, D.M., Trainor, S.F., Pérez-Harguindeguy, N., Bret-Harte, M.S., Finegan, B. et al. 2011. Linking functional diversity and social actor strategies in a framework for interdisciplinary analysis of nature's benefits to society. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 108: 895–902.
- 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.
- Douterlungne, D., Ferguson, B.G., Siddique, I., Soto-Pinto, L., Jiménez-Ferrer, G., Gavito, M.E. 2015. Microsite determinants of variability in seedling and cutting establishment in tropical forest restoration plantations. *Restoration Ecology* 23: 861–871.
- Dupuis, C., Lejeune, P., Michez, A., Fayolle, A. 2020. How can remote sensing help monitor tropical moist forest degradation? A systematic review. *Remote sensing* 12: .
- Easdale, M.H., Aguiar, M.R. 2012. Regional forage production assessment in arid and semi-arid rangelands - A step towards social-ecological analysis. *Journal of Arid Environments* 83: 35–44.
- Encina, P. 2018. *Efecto del régimen de transmisividad de la radiación solar y ambientes de luz contrastantes en la densidad y crecimiento de la regeneración natural y artificial en un bosque sobremaduro de Nothofagus dombeyi (mirb.) Oerst., en la zona pre-cordillerana de la región del biobío.*

- Encina, P., Rodríguez, R., Müller-Using, B., Annighöfer, P., Leal, D.R., Sáez-Carrillo, K., Sánchez-Olate, M. 2019. Effects of solar radiation on regeneration patterns in a *Nothofagus dombeyi* (Mirb.) oerst. old-growth forest in Chile's central-southern Andes. *Gayana - Botanica* 76: 12–23.
- ERCB. 2009. *Year in Review, 2008*. Montreal.
- Ergon, Seddaiu, G., Korhonen, P., Virkajärvi, P., Bellocchi, G., Jørgensen, M., Østrem, L. et al. 2018. How can forage production in Nordic and Mediterranean Europe adapt to the challenges and opportunities arising from climate change? *European Journal of Agronomy* 92: 97–106.
- FAO. 2012. *El estado de los bosques del mundo 2012*. Roma.
- FAO. 2015. *Global Forest Resources Assessment 2015*.
- FAO. 2020. *The State of the World's Forests 2020*.
- Fenner, M., Thompson, K., Fenner, M. 2004. *The Ecology of Seeds*. Cambridge University Press, New York.
- Fernández, M.E., Gyenge, J.E., Schlichter, T.M. 2007. Balance of competitive and facilitative effects of exotic trees on a native Patagonian grass. *Plant Ecology* 188: 67–76.
- Fernández, M.E., Gyenge, J.E., Schlichter, T.M. 2006. Growth of *Festuca pallens* in silvopastoral systems in Patagonia, part 1: Positive balance between competition and facilitation. *Agroforestry Systems* 66: 259–269.
- Fertig, M., Hansen, N., Tejera, L. 2007. Producción forrajera en bosques de *Nothofagus antarctica* (ñire). *Actas IV Congreso Nacional sobre Manejo de Pastizales Naturales, San Luis, Argentina, p 19*.
- Fertig, M., Hansen, N., Tejera, L. 2009. Productividad y calidad forrajera en raleos en bosques de ñire *Nothofagus antarctica*. *Proceedings of the 1st National Congress of Silvopastoral Systems, Misiones, Argentina. INTA Editions, pp 358–363*.
- Folke, C., Carpenter, S.R., Walker, B., Scheffer, M., Elmqvist, T., Gunderson, L., Holling, C.S. 2004. Regime Shifts, Resilience, and Biodiversity in Ecosystem Management. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 35: 557–581.

- Fong-Long, F., Chang-Ching, W. 2018. Development and Validation of Ecological Site Quality Model: An Example of *Chamaecyparis formosensis* in Taiwan. *Journal of Forest Planning* 22: 77–83.
- Forbes, A.S., Wallace, K.J., Buckley, H.L., Case, B.S., Clarkson, B.D., Norton, D.A. 2020. Restoring mature-phase forest tree species through enrichment planting in New Zealand's lowland landscapes. *New Zealand Journal of Ecology* 44: .
- Forbes, E.S., Cushman, J.H., Burkepille, D.E., Young, T.P., Klope, M., Young, H.S. 2019. Synthesizing the effects of large, wild herbivore exclusion on ecosystem function. *Functional Ecology* 33: 1597–1610.
- Fundación Vida Silvestre Argentina. 2006. *La Situación Ambiental Argentina 2005*. Brown, A., Ortiz, U. M., Acerbi, M., Corcuera, J. (eds.),. Buenos Aires.
- Gantz, A.G., Valdivia, C.E. 2020. Post-dispersal seed predation in the hedgerows of agroecosystems in southern Chile. *Gayana (Concepción)* 84: 112–117.
- Garibaldi, L.A., Aristimuño, F.J., Oddi, F.J., Tiribelli, F. 2017. Inferencia multimodelo en ciencias sociales y ambientales. *Ecología Austral* 34: 348–363.
- Garibaldi, L.A., Oddi, F.J., Aristimuño, F.J., Behnisch, A.N. 2019. *Modelos estadísticos en lenguaje R*. San Carlos de Bariloche.
- Garrouette, E.L., Hansen, A.J., Lawrence, R.L. 2016. Using NDVI and EVI to map spatiotemporal variation in the biomass and quality of forage for migratory elk in the Greater Yellowstone Ecosystem. *Remote Sensing* 8: .
- Gautam, H., Arulmalar, E., Kulkarni, M.R., Vidya, T.N.C. 2019. NDVI is not reliable as a surrogate of forage abundance for a large herbivore in tropical forest habitat. *Biotropica* 51: 443–456.
- Geiger, R., Aron, R.H., Todhunter, P. 2009. *The climate near the ground*. Rowman & Littlefield.
- Gilliam, F.S. 2007. The ecological significance of the herbaceous layer in temperate forest ecosystems. *BioScience* 57: 845–858.
- 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.

- Godagnone, R., Bran, D.E. 2008. *Inventario integrado de los recursos naturales de la provincia de Rio Negro: geología, hidrogeología, geomorfología, suelos, clima, vegetación y fauna*. Ediciones INTA.
- Golluscio, R.A. 2009. Receptividad ganadera: marco teórico y aplicaciones prácticas. *Ecología Austral* 19: 215–232.
- González-Hernández, M.P., Mouronte, V., Romero, R., Rigueiro-Rodríguez, A., Mosquera-Lozada, M.R. 2020. Plant diversity and botanical composition in an Atlantic heather-gorse dominated understory after horse grazing suspension: Comparison of a continuous and rotational management. *Global Ecology and Conservation* 23: .
- Goudriaan, J., Monteith, J. 1990. A mathematical function for crop growth based on light interception and leaf area expansion. *Annals of Botany* 66: 695–701.
- Graff, P., Aguiar, M.R. 2011. Testing the role of biotic stress in the stress gradient hypothesis. Processes and patterns in arid rangelands. *Oikos* 120: 1023–1030.
- Greenberg, C.H., Perry, R.W., Harper, C.A., Levey, D.J., McCord, J.M. 2011. The Role of Young, Recently Disturbed Upland Hardwood Forest as High Quality Food Patches. In *Sustaining Young Forest Communities*, pp. 121–141. Springer.
- Griscom, H.P., Griscom, B.W., Ashton, M.S. 2009. Forest regeneration from pasture in the dry tropics of Panama: effects of cattle, exotic grass, and forested riparia. *Restoration Ecology* 17: 117–126.
- Guignabert, A., Augusto, L., Gonzalez, M., Chipeaux, C., Delerue, F. 2020. Complex biotic interactions mediated by shrubs: Revisiting the stress-gradient hypothesis and consequences for tree seedling survival. *Journal of Applied Ecology* 57: 1341–1350.
- Guthery, F.S., Bingham, R.L. 1996. A theoretical basis for study and management of trampling by cattle. *Rangeland Ecology & Management/Journal of Range Management Archives* 49: 264–269.
- Guzmán, C.A., Howe, H.F., Wise, D.H., Coates, R.I., Zambrano, J. 2021. Rodent suppression of seedling establishment in tropical pasture. *Oecologia* 195: 813–824.

- Gyenge, J., Lupi, A., Ferrere, P., Milione, G., Martínez-Meier, A., Caballé, G., Daguer, D.D., Fernández, M.E. 2020. Stand density management diagrams of *Eucalyptus viminalis*: predicting stem volume, biomass and canopy cover for different production purposes. *CERNE* 25: 463–472.
- Gyenge, J.E., Fernández, M.E., Schlichter, T. 2007. Influence of radiation and drought on gas exchange of *Austrocedrus chilensis* seedlings. *Bosque* 28: 220–225.
- Haines-Young, R., Potschin, M. 2010. The links between biodiversity , ecosystem services and human well-being. *Ecosystem Ecology: A new Synthesis* 110–139.
- Hanna, M.M., Steyn-Ross, D.A., Steyn-Ross, M. 1999. Estimating biomass for New Zealand pasture using optical remote sensing techniques. *Geocarto International* 14: 89–94.
- Harper, J.L. 1977. *Population Biology of Plants*. Academic Press, New York.
- Heady, H. 2019. *Rangeland ecology and management*. Routledge.
- Hebblewhite, M., Merrill, E., Mcdermid, G. 2008. A multi-scale test of the forage maturation hypothesis in a partially migratory ungulate population. *Ecological Monographs* 78: 141–166.
- Hennig, J.D., Rigsby, W., Stam, B., Scasta, J.D. 2022. Distribution of Salers cows in contrasting rangeland pastures relative to established slope and water guidelines. *Livestock Science* 257: 104843.
- Hicks, C.C., Graham, N.A.J., Cinner, J.E. 2013. Synergies and tradeoffs in how managers, scientists, and fishers value coral reef ecosystem services. *Global Environmental Change* 23: 1444–1453.
- Hierro, J.L., Callaway, R.M. 2003. Allelopathy and exotic plant invasion. *Plant and Soil* 256: 29–39.
- Hirsch, H., Zimmermann, H., Ritz, C.M., Wissemann, V., von Wehrden, H., Renison, D., Wesche, K. et al. 2015. Tracking the Origin of Invasive *Rosa rubiginosa* Populations in Argentina. <https://doi.org/10.1086/658924> 172: 530–540.
- Holechek, J.L. 1988. An approach for setting the stocking rate. *Rangelands* 10: 10–14.

- Holl, K.D., Reid, J.L., Chaves-Fallas, J.M., Oviedo-Brenes, F., Zahawi, R.A. 2017. Local tropical forest restoration strategies affect tree recruitment more strongly than does landscape forest cover. *Journal of Applied Ecology* 54: 1091–1099.
- Holling, C.S. 1973. Resilience and Stability of Ecological Systems. *Annual Review of Ecology and Systematics* 4: 1–23.
- Holmgren, M., Scheffer, M., Huston, M.A. 1997. The Interplay of Facilitation and Competition in Plant Communities. *America* 78: 1966–1975.
- Hordijk, I., Meijer, F., Nissen, E., Boorsma, T., Poorter, L. 2019. Cattle affect regeneration of the palm species *Attalea princeps* in a Bolivian forest–savanna mosaic. *Biotropica* 51: 28–38.
- Howe, C., Suich, H., Vira, B., Mace, G.M. 2014. Creating win-wins from trade-offs? Ecosystem services for human well-being: A meta-analysis of ecosystem service trade-offs and synergies in the real world. *Global Environmental Change* 28: 263–275.
- Igley, R.B., Conkling, T.J., DeVault, T.L., Belant, J.L., Martin, J.A. 2019. Forage or Biofuel: Assessing Native Warm-Season Grass Production among Seed Mixes and Harvest Frequencies within a Wildlife Conservation Framework. *Southeastern Naturalist* 18: 1.
- INTA. 1990. *Atlas de suelos de la República Argentina. Versión digital (1:500000)*.
- INTA. 2013. *Control mecánico de rosa mosqueta en un establecimiento ganadero del paraje Mallín Ahogado, El Bolsón (Río Negro)*. Bariloche.
- IPCC. 2021. *Climate Change 2021: The Physical Science Basis. Contribution of Working Group I to the Sixth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change*.
- Jacobo, E., Rodríguez, A., Rossi JL. 2000. Rotational stocking and production of Italian ryegrass on Argentinean rangelands. *Rangeland Ecology & Management/Journal of Range Management Archives* 53: 483–488.
- Jacobo, E.J., Rodríguez, A.M., Bartoloni, N., Deregibus, V.A. 2006. Rotational Grazing Effects on Rangeland Vegetation at a Farm Scale. *Rangeland Ecology & Management* 59: 249–257.

- Jose, S., Walter, D., Mohan Kumar, B. 2017. Ecological considerations in sustainable silvopasture design and management. *Agroforestry Systems* 93: 1–15.
- Joshi, N.P., Mitchard, E.T.A., Schumacher, J., Johannsen, V.K., Saatchi, S., Fensholt, R. 2015. L-Band SAR Backscatter Related to Forest Cover, Height and Aboveground Biomass at Multiple Spatial Scales across Denmark. *Remote Sensing* 7: 4442–4472.
- Kambatuku, J.R., Cramer, M.D., Ward, D. 2013. Overlap in soil water sources of savanna woody seedlings and grasses. *Ecohydrology* 6: 464–473.
- Karki, U., Goodman, M.S. 2015. Microclimatic differences between mature loblolly-pine silvopasture and open-pasture. *Agroforestry Systems* 89: 319–325.
- Kellas, J.D., Bird, P.R., Cumming, K.N., Kearney, G.A., Ashton, A.K. 1995. Animal production under a series of Pinus radiata-pasture agroforestry systems in South-West Victoria, Australia. *Australian Journal of Agricultural Research* 46: 1299–1310.
- Kerns, B.K., Tortorelli, C., Day, M.A., Nietupski, T., Barros, A.M.G., Kim, J.B., Krawchuk, M.A. 2020. Invasive grasses: A new perfect storm for forested ecosystems? *Forest Ecology and Management* 463: 117985.
- Khalin, S., Koliada, V., Nazarov, P., Korchashkina, L., Koliada, L., Koliada, O., Chuhaiev, S. 2020. Perspectives of hay-making production on slopes with south and north orientation on example of Chernozem Podzolized in Ukraine. *Scientific Papers Series Management, Economic Engineering in Agriculture and Rural Development* 20: 311–316.
- Kitzberger, T., Raffaele, E., Heinemann, K., Mazzarino, M.J. 2005. Effects of fire severity in a north Patagonian subalpine forest. *Journal of Vegetation Science* 16: 5–12.
- Kitzberger, T., Steinaker, D.F., Veblen, T.T. 2000. Effects of climatic variability on facilitation of tree establishment in northern Patagonia. *Ecological Society of America* 81: 1914–1924.
- Kitzberger, T., Tiribelli, F., Barberá, I., Gowda, J.H., Morales, J.M., Zalazar, L., Paritsis, J. 2022. Projections of fire probability and ecosystem vulnerability under 21st century climate across a trans-Andean productivity gradient in Patagonia. *Science of The Total Environment* 839: 156303.

- Kitzberger, T., Veblen, T.T. 1999. Fire-induced changes in northern Patagonian landscapes. *Landscape Ecology* 14: 1–15.
- Knoop, W.T., Walker, B.H. 1985. Interactions of Woody and Herbaceous Vegetation in a Southern African Savanna. *The Journal of Ecology* 73: 235.
- Krcmar, E., van Kooten, G.C., Vertinsky, I. 2005. Managing forest and marginal agricultural land for multiple tradeoffs: compromising on economic, carbon and structural diversity objectives. *Ecological Modelling* 185: 451–468.
- Krieger, D.J. 2001. Economic Value of Forest Ecosystem Services : A Review. *The Wilderness Society* 1–31.
- Lázaro-Lobo, A., Lucardi, R.D., Ramirez-Reyes, C., Ervin, G.N. 2021. Region-wide assessment of fine-scale associations between invasive plants and forest regeneration. *Forest Ecology and Management* 483: 118930.
- Leck, M.A., Parker, V.T., Simpson, R.L. 2008. Seedling ecology and evolution. *Seedling Ecology and Evolution* 1–514.
- 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: 29–38.
- Lett, S., Dorrepaal, E. 2018. Global drivers of tree seedling establishment at alpine treelines in a changing climate. *Functional Ecology* 32: 1666–1680.
- Licata, J.A., Gyenge, J.E., Fernández, M.E., Schlichter, T.M., Bond, B.J. 2008. Increased water use by ponderosa pine plantations in northwestern Patagonia, Argentina compared with native forest vegetation. *Forest Ecology and Management* 255: 753–764.
- de Lombaerde, E., Baeten, L., Verheyen, K., Perring, M.P., Ma, S., Landuyt, D. 2021. Understorey removal effects on tree regeneration in temperate forests: A meta-analysis. *Journal of Applied Ecology* 58: 9–20.
- López, C.R., Gaitán, J.J. 2007. *Productividad y efectos ambientales en ñirantales: plantaciones con pino oregón y sistemas silvopastoriles.*

- Loranger, H., Zotz, G., Bader, M.Y. 2017. Competitor or facilitator? The ambiguous role of alpine grassland for the early establishment of tree seedlings at treeline. *Oikos* 126: 1625–1636.
- Ludewig, K., Donath, T.W., Zelle, B., Eckstein, R.L., Mosner, E., Otte, A., Jensen, K. 2015. Effects of reduced summer precipitation on productivity and forage quality of floodplain meadows at the Elbe and the Rhine River. *PLoS ONE* 10: .
- Ludwig, D., Walker, B., Holling, C.S. 1997. Sustainability , Stability , and Resilience. 1: 1–24.
- Mace, G.M., Norris, K., Fitter, A.H. 2012. Biodiversity and ecosystem services: A multilayered relationship. *Trends in Ecology and Evolution* 27: 19–26.
- Madariaga, M.C. 2019. *Comunicación Técnica: El Valle del Río Manso Inferior y su funcionamiento como sistema*. San Carlos de Bariloche.
- Manacorda, M., Bonvissuto, G.L. 1997. Uso silvopastoril de los bosques de ñire (*Nothofagus antarctica*) en Río Negro, Patagonia Argentina. 41–44.
- la Manna, L. 2005. Caracterización de los suelos bajo bosque de *Austrocedrus chilensis* a través de un gradiente climático y topográfico en Chubut, Argentina. *Bosque (Valdivia)* 26: 137–153.
- la Manna, L., Buduba, C., Imbelloni, J.I. 2020. Suelos volcánicos de la provincia del Chubut. In Imbelloni, P., Barbosa, O. (eds.), *Suelos y Vulcanismo*, pp. 333–360.
- La Manna, L., Collantes, M., Bava, J., Rajchenberg, M. 2008. Seedling recruitment of *Austrocedrus chilensis* in relation to cattle use, microsite environment and forest disease. *Ecologia Austral* 18: 27–41.
- Manz, B., Müller, K., Kucera, B., Volke, F., Leubner-Metzger, G. 2005. Water uptake and distribution in germinating tobacco seeds investigated in vivo by nuclear magnetic resonance imaging. *Plant Physiology* 138: 1538–1551.
- di Marco, O. 2011. *Estimación de calidad de los forrajes*. Balcarce.
- Marcolin, E., Marzano, R., Vitali, A., Garbarino, M., Lingua, E. 2019. Post-fire management impact on natural forest regeneration through altered microsite conditions. *Forests* 10: .

- Marsaglia, G., Tsang, W.W., Wang, J. 2003. Evaluating Kolmogorov's distribution. *Journal of Statistical Software* 8: 1–4.
- Marta-Costa, A., Torres-Manso, F., Pinto, R., Tibério, L., Carneiro, I. 2016. Stakeholders' perception of forest management: A Portuguese mountain case study. *Forest Systems* 25: 1–11.
- Martinez-Meier, A., Fernández, M.E., Dalla-Salda, G., Gyenge, J., Licata, J., Rozenberg, P. 2015. Ecophysiological basis of wood formation in ponderosa pine: Linking water flux patterns with wood microdensity variables. *Forest Ecology and Management* 346: 31–40.
- Martín-López, B., Iniesta-Arandia, I., García-Llorente, M., Palomo, I., Casado-Arzuaga, I., del Amo, D.G., Gómez-Baggethun, E. et al. 2012. Uncovering ecosystem service bundles through social preferences. *PLoS ONE* 7: .
- Masters, R.E., Lochmiller, R.L., Engle, D.M. 1999. Effects of timber harvest and prescribed fire on white-tailed deer forage production. *NCASI Technical Bulletin* 21: 327–328.
- Mastrangelo, M.E., Gavin, M.C. 2012. Trade-Offs between Cattle Production and Bird Conservation in an Agricultural Frontier of the Gran Chaco of Argentina. *Conservation Biology* 26: 1040–1051.
- Maurer, T. 2013. How to pan-sharpen images using the Gram-Schmidt pan-sharpen method - A recipe. *The International Archives of the Photogrammetry, Remote Sensing and Spatial Information Sciences* XL-1/W1: 239–244.
- Maxwell, J.D., Rhodes, A.C., St. Clair, S.B. 2019. Human altered disturbance patterns and forest succession: impacts of competition and ungulate herbivory. *Oecologia*.
- Mazía, N., Moyano, J., Perez, L., Aguiar, S., Garibaldi, L.A., Schlichter, T. 2016. The sign and magnitude of tree–grass interaction along a global environmental gradient. *Global Ecology and Biogeography* 25: 1510–1519.
- Méndez, E., Valés, J.J., Pino, I., Granado, L., Montoya, G., Prieto, R., Carpintero, I.R. et al. 2016. Determinación de biomasa forestal mediante la utilización de técnicas de teledetección con imágenes radar. Estudio piloto en ámbito de la provincia de Huelva. REDIAM. *Revista de Teledeteccion* 2016: 71–86.

- Meyer, C.J., Steudle, E., Peterson, C.A. 2007. Patterns and kinetics of water uptake by soybean seeds. *Journal of Experimental Botany* 58: 717–732.
- van Miegroet, H., Hysell, M.T., Johnson, A.D. 2010. Soil Microclimate and Chemistry of Spruce–Fir Tree Islands in Northern Utah. *Soil Science Society of America Journal* 64: 1515.
- Mitchell, A.L., Tapley, I., Milne, A.K., Williams, M.L., Zhou, Z.S., Lehmann, E., Caccetta, P. et al. 2014. C- and L-band SAR interoperability: Filling the gaps in continuous forest cover mapping in Tasmania. *Remote Sensing of Environment* 155: 58–68.
- Moberg, F., Rönnbäck, P. 2003. Ecosystem services of the tropical seascape: interactions, substitutions and restoration. *Ocean & Coastal Management* 46: 27–46.
- Moles, A.T., Westoby, M. 2004. What do seedlings die from and what are the implications for evolution of seed size? *Oikos* 106: 193–199.
- Montoya, J.M., Raffaelli, D. 2010. Climate change, biotic interactions and ecosystem services. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* 365: 2013–2018.
- Mora, F., Balvanera, P., García-Frapolli, E., Castillo, A., Trilleras, J.M., Cohen-Salgado, D., Salmerón, O. 2016. Trade-offs between ecosystem services and alternative pathways toward sustainability in a tropical dry forest region. 21: .
- Morrison, T.A., Holdo, R.M., Rugemalila, D.M., Nzunda, M., Anderson, T.M. 2019. Grass competition overwhelms effects of herbivores and precipitation on early tree establishment in Serengeti. 216–228.
- Murgueitio, E. 2005. Silvopastoral systems in the neotropics. *International Silvopastoral and Sustainable Land Management. CAB. Lugo, España* 24–29.
- Naime, J., Mora, F., Sánchez-Martínez, M., Arreola, F., Balvanera, P. 2020. Economic valuation of ecosystem services from secondary tropical forests: trade-offs and implications for policy making. *Forest Ecology and Management* 473: 118294.
- NASA JPL. 2009. ASTER Global Digital Elevation Model [Data set]. *Nasa Jpl* 12–14.
- Neel, J.P.S., Feldhake, C.M., Belesky, D.P. 2008. Influence of solar radiation on the productivity and nutritive value of herbage of cool-season species of an understory sward in a mature conifer woodland. *Grass and Forage Science* 63: 38–47.

- Nuñez, C.I., Raffaele, E., Nuñez, M.A., Cuassolo, F. 2009. When do nurse plants stop nursing? Temporal changes in water stress levels in *Austrocedrus chilensis* growing within and outside shrubs. *Journal of Vegetation Science* 20: 1064–1071.
- Obispo, N., Espinoza, Y., Gil, J., Ovalles, F. 2008. Efecto del sombreado sobre la producción y calidad del pasto guinea (*Panicum maximun*) en un sistema silvopastoril. *Zootecnia tropical* 26: 285–288.
- Oesterheld, M., Aguiar, M.R., Ghersa, C.M., Paruelo, J.M. 2005. *La heterogeneidad de la vegetación de los agroecosistemas. Un homenaje a Rolando León*. Facultad de Agronomía, Universidad de Buenos Aires, Buenos Aires, Argentina.
- Oesterheld, M., McNaughton, S.J. 1991. Effect of stress and time for recovery on the amount of compensatory growth after grazing. *Oecologia* 85: 305–313.
- Oksanen, J. 2015. *Multivariate Analysis of Ecological Communities in R: Vegan Tutorial*.
- Özcan, M., Gökbülak, F. 2017. Vegetation Characteristics of Forest Gaps in Yuvacik Watershed, Izmit/Turkey.
- Papic, C. 2002. *Regeneración de plántulas arbóreas sobre material leñoso en descomposición en un bosque sucesional de Chiloé*. Tesis de Magister, Universidad de Chile, Santiago.
- Passioura, J.B. 2006. Viewpoint: The perils of pot experiments. *Functional Plant Biology* 33: 1075–1079.
- Patrignani, A., Ochsner, T.E. 2015. Canopeo: A powerful new tool for measuring fractional green canopy cover. *Agronomy Journal* 107: 2312–2320.
- Patton, B.D., Dong, X., Nyren, P.E., Nyren, A. 2007. Effects of grazing intensity, precipitation, and temperature on forage production. *Rangeland Ecology and Management* 60: 656–665.
- Pauler, C.M., Isselstein, J., Suter, M., Berard, J., Braunbeck, T., Schneider, M.K. 2020. Choosy grazers: Influence of plant traits on forage selection by three cattle breeds. *Functional Ecology* 34: 980–992.

- 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: 459–467.
- Perelman, S.B., Batista, W.B., León, R.J.C. 2005. El estudio de la heterogeneidad de la vegetación. Fitosociología y técnicas relacionadas. *La heterogeneidad de la vegetación de los agroecosistemas; un homenaje a Rolando León* 321–350.
- Peri, P.L. 2009. Método Ñirantal Sur - San Jorge. 4: 33–38.
- Peri, P.L. 2016. *Silvopastoral Systems in Southern South America*.
- Peri, P.L. 2005. Sistemas Silvopastoriles en Patagonia Sur. 245–249.
- 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* 90: 933–960.
- Peri, P.L., Hansen, N., Rusch, V.E., Tejera, L., Monelos, L., Fertig, M., Bahamonde, H.A., Sarasola, M. 2009. Pautas de manejo de sistemas silvopastoriles en bosques nativos de Nothofagus antarctica (ñire) en Patagonia. *Sistemas silvopastoriles en Patagonia: revisión del conocimiento actual* 1–15.
- Peri, P.L., Hansen, N.E., Bahamonde, H.A., Lencinas, M. v., Müller, A.R. von, Ormaechea, S., Gargaglione, V. et al. 2016. Silvopastoral Systems Under Native Forest in Patagonia Argentina. In *Silvopastoral Systems in Southern South America*, pp. 117–168.
- Peri, P.L., Huertas, L. 2009. Protección de renovales de ñire. *Producción forestal* 4: 15–16.
- Peri, P.L., Sturzenbaum, M.V., Monelos, L., Livraghi, E., Christiansen, R., Moreto, A., Mayo, J.P. 2005a. Productividad de sistemas silvopastoriles en bosques nativos de ñire (Nothofagus antarctica) de Patagonia Austral. *Tercer Congreso Forestal Argentino y Latinoamericano* 1–10.
- Peri, P.L., Sturzenbaum, M.V., Monelos, L., Livraghi, E., Christiansen, R., Moreto, A., Mayo, J.P. 2005b. Productividad de sistemas silvopastoriles en bosques nativos de ñire (Nothofagus antarctica) de Patagonia Austral. *Tercer Congreso Forestal Argentino y Latinoamericano* 1–10.

- Peringer, A., Schulze, K.A., Stupariu, I., Stupariu, M.S., Rosenthal, G., Buttler, A., Gillet, F. 2016. Multi-scale feedbacks between tree regeneration traits and herbivore behavior explain the structure of pasture-woodland mosaics. *Landscape Ecology* 31: 913–927.
- Perry, D.A. 1994. *Forest ecosystems*. The Johns. Maryland.
- Pessacg, N., Flaherty, S., Solman, S., Pascual, M. 2020. Climate change in northern Patagonia: critical decrease in water resources. *Theoretical and Applied Climatology* 140: 807–822.
- Pettorelli, N., Vik, J.O., Mysterud, A., Gaillard, J.M., Tucker, C.J., Stenseth, N.C. 2005. Using the satellite-derived NDVI to assess ecological responses to environmental change. *Trends in Ecology and Evolution* 20: 503–510.
- 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* 366: 11–22.
- Piazza, M.V., Garibaldi, L.A., Kitzberger, T., Chaneton, E.J. 2018. Impactos ecológicos del ganado extensivo en bosques de coihue.
- Piper, F.I., Corcuera, L.J., Alberdi, M., Lusk, C. 2007. Differential photosynthetic and survival responses to soil drought in two evergreen *Nothofagus* species. *Annals of Forest Science* 64: 447–452.
- Plevich, J.O., Gyenge, J., Delgado, A.S., Tarico, J.C., Fiandino, S., Utello, M.J. 2019. Production of Fodder in a Treeless System and in Silvopastoral System in Central Argentina. *Floresta e Ambiente* 26: .
- Postadjian, T., le Bris, A., Sahbi, H., Mallet, C. 2017. Investigating the potential of deep neural networks for large-scale classification of very high resolution satellite images. *ISPRS Annals of the Photogrammetry, Remote Sensing and Spatial Information Sciences* 4: 183–190.
- Potschin, M., Haines-Young, R.H. 2011. Ecosystem services: Exploring a geographical perspective. *Progress in Physical Geography* 35: 575–594.
- Pretzsch, H. 2020. The course of tree growth. Theory and reality. *Forest Ecology and Management* 478: 118508.

- Pugnaire, F., Valladares, F. 2007. *Functional Plant Ecology, Second Edition*. CRC Press.
- Qin, S., Bin, W.U., Zhang, Y. 2010. A review of above-ground interactions in silvopasture systems. *Acta Ecologica Sinica* 30: 3616–3627.
- 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: 597–611.
- R Core Team. 2021. R Foundation for Statistical Computing.
- Raffaele, E., Veblen, T.T. 1998. Facilitation by nurse shrubs of resprouting behavior in a post-fire shrubland in northern Patagonia, Argentina. *Journal of Vegetation Science* 9: 693–698.
- 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: 59–71.
- Redmond, M.D., Weisberg, P.J., Cobb, N.S., Clifford, M.J. 2018. Woodland resilience to regional drought: Dominant controls on tree regeneration following overstorey mortality. *Journal of Ecology* 106: 625–639.
- Rezzano, C., Cardozo, A., Cobelo, C., Amoroso, M. 2004. Análisis comparativo preliminar de la estructura en bosques mixtos de *Austrocedrus chilensis* y *Nothofagus dombeyi* bajo diferente presión ganadera en El Manso, Río Negro (Argentina). *1er. Congreso Nacional de Sistemas Silvopastoriles. Aspectos relacionados al componente forestal arbóreo, forestales* 1–6.
- Robinson, N.P., Jones, M.O., Moreno, A., Erickson, T.A., Naugle, D.E., Allred, B.W. 2019. Rangeland productivity partitioned to sub-pixel plant functional types. *Remote Sensing* 11: 1–9.
- Rodríguez, J.P., Beard, T.D., Bennett, E.M., Cumming, G.S., Cork, S.J., Agard, J., Dobson, A.P., Peterson, G.D. 2006. Trade-offs across space, time, and ecosystem services. *Ecology and Society* 11: .

- Rovere, A.E., Gobbi, M.E., Relva, A. 2005. Regeneración de *Austrocedrus chilensis*. *Ecología y manejo de los bosques de Argentina* 1–16.
- Rusch, V.E., Cavallero, L., López, D.R., Rusch, V.E., Cavallero, L., López, D.R., Rusch, V.E., Cavallero, L. 2016. El modelo de estados y transiciones como herramienta para la aplicación de la ley 26331. *Patagonia Forestal* 1: 20–27.
- Rusch, V.E., Rusch, G.M., Goijman, A.P., Varela, S.A., Claps, L., Leonardo, C. 2017. Ecosystem services to support environmental and socially sustainable decision-making. *Ecología Austral* 27: 162–176.
- Sanaei, A., Li, M., Ali, A. 2019. Topography, grazing, and soil textures control over rangelands' vegetation quantity and quality. *Science of the Total Environment* 697: 134153.
- Sanaei, A., Yuan, Z., Ali, A., Loreau, M., Mori, A.S., Reich, P.B., Jucker, T. et al. 2021. Tree species diversity enhances plant-soil interactions in a temperate forest in northeast China. *Forest Ecology and Management* 491: 119160.
- Sarasola, M., López, D., Gaitán, J., Siffredi, G. 2008. Productividad de sistemas silvopastoriles en bosques de ñire en la cuenca del río Foyel. *EcoNothofagus*.
- SAyDS & CIEFAP. 2016. *Actualización de la Clasificación de Tipos Forestales y Cobertura del Suelo de la Región Bosque Andino Patagónico. Informe Final. CIEFAP.*
- Schroth, G. 1998. A review of belowground interactions in agroforestry, focussing on mechanisms and management options. *Agroforestry systems* 43: 5–34.
- Schulze, E.-D., Mooney, H.A., Sala, O.E., Jobbágy, E.G., Buchmann, N., Bauer, G., Canadell, J. et al. 1996. Rooting depth, water availability, and vegetation cover along an aridity gradient in Patagonia. *Oecologia* 108: 503–511.
- Seoane, N.N. 2015. Modelling Free-Range Cattle Movements in Forests Using Multistate Random Walks. *Journal of Biological Systems* 23: S43–S54.
- Sepúlveda, J.E.A., Chillo, 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: 29–38.

- Sessa, G., Carabelli, M., Possenti, M., Morelli, G., Ruberti, I. 2018. Multiple pathways in the control of the shade avoidance response. *Plants* 7: .
- SIB. 2022. Sistema de Información de Biodiversidad. <https://sib.gob.ar/>.
- SIPHN. 2019. Base de Datos Hidrológica Integrada.
- SMN. 2018. Servicio Meteorológico Nacional. Disponible en: <https://www.smn.gob.ar/>.
- Smýkal, P., Vernoud, V., Blair, M.W., Soukup, A., Thompson, R.D., Sabelli, P. 2014. The role of the testa during development and in establishment of dormancy of the legume seed.
- Sola, G., el Mujtar, V., Attis Beltrán, H., Chauchard, L., Gallo, L. 2020. Mixed Nothofagus forest management: a crucial link between regeneration, site and microsite conditions. *New Forests* 51: 435–452.
- Somlo, R., Manacorda, M., Bonvissuto, G.L. 1995. Manejo silvopastoril en los bosques de ñire (*Nothofagus antarctica*) de la región del El Bolsón- Río Negro- I Efectos de las diversas formas de intervención sobre la vegetación. In *Actas Jornadas Forestales San Martín de los Andes.*, pp. 42–55.
- Soto, D.P., Jacobs, D.F., Salas, C., Donoso, P.J., Fuentes, C., Puettmann, K.J. 2017. Light and nitrogen interact to influence regeneration in old-growth Nothofagus-dominated forests in south-central Chile. *Forest Ecology and Management* 384: 303–313.
- Soto, D.P., Puettmann, K.J., Fuentes, C., Jacobs, D.F. 2019. Regeneration niches in Nothofagus-dominated old-growth forests after partial disturbance: Insights to overcome arrested succession. *Forest Ecology and Management* 445: 26–36.
- St-Denis, A., Kneeshaw, D., Messier, C. 2018. Effect of predation, competition, and facilitation on tree survival and growth in abandoned fields: Towards precision restoration. *Forests* 9: .
- Stern, P.C. 2000. Toward a Coherent Theory of Environmentally Significant Behavior. *Journal of Social Issues* 56: 407–424.
- de Steven, D. 2016. Experiments on Mechanisms of Tree Establishment in Old-Field Succession: Seedling Emergence. *Ecology* 72: 1066–1075.

- Stringham, T.K., Krueger, W.C., Shaver, P.L. 2003. State and Transition Modeling: An Ecological Process Approach. *Journal of Range Management* 56: 106.
- Thompson, M.W., Shaw, M.G., Umber, R.W., Skeen, J.E., Thackston, R.E. 1991. Effects of Herbicides and Burning on Overstory Defoliation and Deer Forage Production. *Wildlife Society Bulletin (1973-2006)* 19: 163–170.
- Thrippleton, T. 2017. *The role of herbaceous vegetation in forest landscape dynamics*. University of Bayreuth.
- Thrippleton, T., Bugmann, H., Snell, R.S. 2018. Herbaceous competition and browsing may induce arrested succession in central European forests. *Journal of Ecology* 106: 1120–1132.
- Tittonell, P., Gérard, B., Erenstein, O. 2015. Tradeoffs around crop residue biomass in smallholder crop-livestock systems - What's next? *Agricultural Systems* 134: 119–128.
- Toledo-Aceves, T., Trujillo-Miranda, A.L., López-Barrera, F. 2021. Tree regeneration in active and passive cloud forest restoration: Functional groups and timber species. *Forest Ecology and Management* 489: 119050.
- Tomlinson, K.W., Sterck, F.J., Barbosa, E.R.M., de Bie, S., Prins, H.H.T., van Langevelde, F. 2019. Seedling growth of savanna tree species from three continents under grass competition and nutrient limitation in a greenhouse experiment. *Journal of Ecology* 107: 1051–1066.
- Turkelboom, F., Leone, M., Jacobs, S., Kelemen, E., García-Llorente, M., Baró, F., Termansen, M. et al. 2017. When we cannot have it all: Ecosystem services trade-offs in the context of spatial planning. *Ecosystem Services*.
- 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: 21–30.
- Urretavizcaya, M.F., Defossé, G.E., Gonda, H.E. 2012. Effect of sowing season, plant cover, and climatic variability on seedling emergence and survival in burned *Austrocedrus chilensis* forests. *Restoration Ecology* 20: 131–140.

- van Uytvanck, J., Milotic, T., Hoffmann, M. 2009. Interaction between large herbivore activities, vegetation structure, and flooding affects tree seedling emergence. *Plant Ecology* 206: 173–184.
- Vandenberghe, C., Freléchoux, F., Gadallah, F., Buttler, A. 2006. Competitive effects of herbaceous vegetation on tree seedling emergence, growth and survival: Does gap size matter? *Journal of Vegetation Science* 17: 481.
- Varela, S., Arana, V., Martínez, A. 2011. *¿Qué hacer luego de la recolección?: Manipulación del fruto y la semilla de especies forestales.*
- Varela, S.A., Aparicio, A.G. 2011. *Aspectos básicos sobre semillas y frutos de especies forestales. Recomendaciones para su cosecha.*
- Varela, S.A., Diez, J.P., Umaña, F., Trinco, F.D. 2022. Determinación de sitios ecológicos y estados de referencia en bosques degradados de coihue, ciprés, ñire, lenga y araucaria de Patagonia Norte. In IV Jornadas Forestales Patagónicas, San Carlos de Bariloche.
- Veblen, T.T. 1989. Nothofagus regeneration in treefall gaps in northern Patagonia. *Canadian Journal of Forest Research* 19: 365–371.
- Veblen, T.T. 1995. The Ecology of the conifers of Southern South America. *Ecology of the southern conifers* 120–155.
- Veblen, T.T., Donoso, C., Schlegel, F.M., Escobar, B.R. 1981. Forest dynamics in south-central Chile. *Journal of Biogeography* 8: 211–247.
- 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: 507–520.
- Velasco, N., Becerra, P.I. 2020. Species-specific effects of the herbaceous layer on recruitment of woody species under different shading and precipitation conditions. *Forest Ecology and Management* 460: .
- Vera, F.W.M. 2000. *Grazing ecology and forest history.* CABI Publishing, Wallingford, UK.

- Vieira, E.A., Andrade Galvão, F.C., Barros, A.L. 2019. Influence of water limitation on the competitive interaction between two Cerrado species and the invasive grass *Brachiaria brizantha* cv. Piatã. *Plant Physiology and Biochemistry* 135: 206–214.
- 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.
- Wang, Y., Cadotte, M.W., Chen, J., Mi, X., Ren, H., Liu, X., Yu, M. et al. 2020. Neighborhood interactions on seedling survival were greatly altered following an extreme winter storm. *Forest Ecology and Management* 461: 117940.
- Wangchuk, K., Darabant, A., Gratzler, G., Wurzinger, M., Zollitsch, W. 2015. Forage yield and cattle carrying capacity differ by understory type in conifer forest gaps. *Livestock Science* 180: 226–232.
- Ward, D. 2020. Shade is the most important factor limiting growth of a woody range expander.
- Westoby, M., Walker, B., Noy-Meir, I. 1989a. Opportunistic Management for Rangelands Not at Equilibrium. *Journal of Range Management* 42: 266.
- Westoby, M., Walker, B., Noy-Meir, I. 1989b. Opportunistic Management for Rangelands Not at Equilibrium. *Journal of Range Management* 42: 266.
- Williamson, O.E. 1968. Economies as an Anti-Trust Defense: The Welfare Tradeoffs. *Readings in Industrial Economics* 111–135.
- Wolf, D., Lundholm, J.T. 2008. Water uptake in green roof microcosms: Effects of plant species and water availability. *Ecological Engineering* 33: 179–186.
- Yan Gao, Margaret Skutsch, Jaime Paneque-Gálvez, Adrian Ghilardi. 2020. Remote sensing of forest degradation: a review.
- Yang, D., Shao, W., Yeh, P.J.F., Yang, H., Kanae, S., Oki, T. 2009. Impact of vegetation coverage on regional water balance in the nonhumid regions of China. *Water Resources Research* 45: 1–13.
- Young, A. 1987. Soil productivity, soil conservation and land evaluation. *Agroforestry Systems* 5: 277–291.

Yu, X., Zhang, M., Yang, H., Chen, C. 2020. An NFI-based site quality evaluation of Chinese fir plantation. *Journal of Sustainable Forestry* 39: 137–152.

Zhao, L.X., Xu, C., Ge, Z.M., van de Koppel, J., Liu, Q.X. 2019. The shaping role of self-organization: Linking vegetation patterning, plant traits and ecosystem functioning. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 286: .

## 7 ANEXO

---

### 7.1 FOTOGRAFÍAS

#### 7.1.1 Recorrida por los campos con los productores



*Recorrida inicial por campos de los productores. Campo "El Jabalí". Se observa un mallín, similar a un pastizal parcialmente, que no debe ser confundido con un sitio ecológico de coihue-ci-prés*



*Recorrida inicial por campos de los productores. Campo "El Jabalí". Se observa dominancia de especies gramíneas en áreas pastoreadas.*



*Recorrida inicial por campos de los productores. Campo "Oscar Anticura". Se observa dominancia de especies gramíneas en áreas pastoreadas.*



*Recorrida inicial por campos de los productores. Campo "Oscar Anticura". Se observa dominancia de arbustos y árboles de baja altura, y poco espacio de circulación en un matorral mixto*

### 7.1.2 Colocación de clausuras para medición de productividad forrajera y regeneración de especies arbóreas



*Armado de clausuras para toma de muestras de biomasa vegetal y experimento de regeneración arbórea a campo en clausuras.*



*Selección de sitios y colocación de clausuras para toma de muestras de biomasa vegetal y experimento de regeneración arbórea a campo en clausuras.*

### 7.1.3 Cosecha de material vegetal en clausuras y medición de humedad del suelo



*Clausura luego de la instalación*



*Clausura antes de la cosecha de biomasa*



*División interna de la clausura para medición de productividad y calidad forrajera (derecha) y regeneración arbórea (izquierda)*



*Cosecha de biomasa en clausuras y posterior colocación en bolsas de papel*



*Medición de humedad del suelo en clausuras luego de la cosecha*

#### 7.1.4 Estudio de la regeneración a campo en clausuras



*Momento antes de la siembra en clausuras para estudio de la regeneración a campo. Las semillas fueron previamente separadas en bolsas para generar igualdad de cantidades sembradas en cada punto de siembra.*



*Semillas depositadas en superficie en el punto de siembra.*



*Tamizado y deposición de tierra sobre las semillas depositadas para protección y mejor condición de germinación de las semillas*



*Plántulas emergidas de las semillas sembradas manualmente. Se observan dos plántulas de coihue.*



*Plántulas emergidas de las semillas sembradas manualmente. Se observan una plántula de ciprés*

### 7.1.5 Estudio de la heterogeneidad de ambientes



*Trazado de la cinta métrica de 30 metros en un ambiente de bosque alto*



*Trazado de la cinta métrica de 30 metros en un ambiente de bosque, pero de alta apertura de canopy*



*Trazado de la cinta métrica de 30 metros en un ambiente de bosque*



*Fotografía ejemplo de la cobertura del suelo punto a punto observada con la cinta métrica*



*Fotografía ejemplo de la medición de la cobertura del suelo punto a punto observada con la cinta métrica*



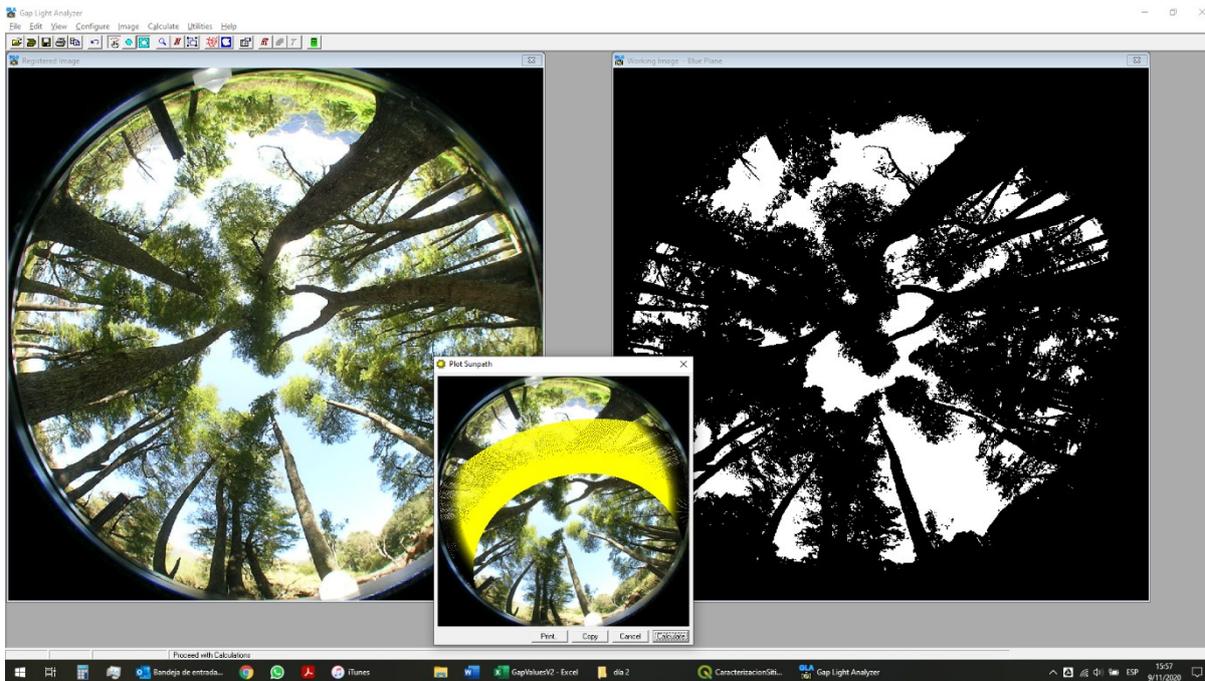
*Fotografía ejemplo de la medición de la apertura del canopy arbóreo con cámara hemisférica*



Fotografía ejemplo de la medición de la apertura del canopeo arbóreo con cámara hemisférica



Resultado de una fotografía ejemplo tomada con cámara hemisférica



Análisis de fotografías hemisféricas mediante software Gap Analyzer©



*Invasión de rosa mosqueta en campos productivos ubicados en el fondo de valle del Manso*



*Invasión de murra en campos productivos ubicados en el fondo de valle del Manso*



*Coihue ramoneado en un ambiente de baja pendiente.*

### 7.1.6 Experimento en invernadero



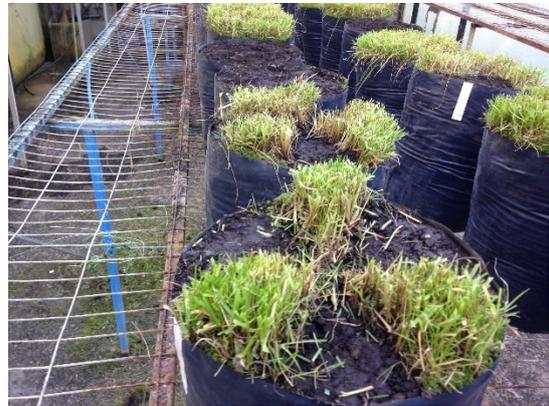
*Preparación inicial de las macetas: siembra de pasto*



*Preparación inicial de las macetas: división previa de la maceta en 8 partes iguales*



*Preparación inicial de las macetas: resultado de división de la maceta en 8 partes iguales manteniendo un 66% de cobertura herbácea*



*Preparación inicial de las macetas: resultado de la generación de diferentes niveles de cobertura herbácea*



*Observación del microambiente "con pasto" en macetas*



*Generación de surcos para siembra de semillas en micrositios "sin pasto"*



*Ensayo de poder germinativo de semillas de ciprés*



*Semillas de coihue seleccionadas y estratificadas, listas para ser sembradas en macetas*



*Regeneración de coihue en macetas con 0% de cobertura de especies herbáceas*



*Regeneración de ciprés en microambiente "con pasto"*

## 7.2 METODOLOGÍA PARA LA RECOLECCIÓN Y CÁLCULO DE ATRIBUTOS AMBIENTALES DE TODOS LOS POLÍGONOS CLASIFICADOS COMO APERTURAS FORESTALES

Recolectamos y calculamos los atributos ambientales de todos los polígonos clasificados como aperturas forestales de diferentes fuentes para relacionarlos con el comportamiento de la vegetación. Obtuvimos valores de altitud del conjunto de datos ASTER GDEM 2 (NASA JPL, 2009). Con estos datos calculamos la pendiente y la orientación. Obtuvimos la temperatura media anual y la evapotranspiración potencial de un estudio a nivel de país (Cravero et al., 2017). Calculamos las precipitaciones anuales medias para cada apertura mediante una interpolación TIN con isoyetas de un estudio climático regional (Bianchi et al., 2016). También agregamos información sobre la cobertura vegetal obtenida de un estudio regional de la Patagonia (SAyDS & CIEFAP, 2016). Para todas las operaciones mencionadas, usamos el software QGIS 3.8©. Para analizar el efecto del “aspecto” (orientación de ladera, es decir, valor  $0^{\circ}$ = Norte) sobre el crecimiento de la vegetación, transformamos los valores del rango  $[0,360]^{\circ}$  a  $[-1,1]$  mediante una función ad-hoc, que resultó 1 para la mayoría aspecto húmedo en NNW, y para el -1 más seco en SSE (basado en Geiger et al. 2009).

### 7.3 DEFINICIÓN DE ATRIBUTOS ESPACIALES CALCULADOS (MÉTRICAS DEL PAISAJE)

Tabla 7.3.1 Definición de atributos espaciales calculados para cada polígono definiendo el límite de la apertura.  
Fuente: <https://www.harrisgeospatial.com/docs/attributelist.html>

Atributo	Descripción
Área	Área total del polígono, menos el área de los agujeros. Si la imagen de entrada está basada en píxeles, el área es el número de píxeles en el objeto segmentado. Para un objeto segmentado con 20 x 20 píxeles, el área es de 400 píxeles. Si la imagen de entrada está georreferenciada, el área está en las unidades de mapa de la imagen de entrada. Para un objeto segmentado con 20 x 20 píxeles, donde la resolución de píxeles de la imagen de entrada es de 2 metros, el área total es de 1600 metros cuadrados (400 píxeles x 2 metros x 2 metros).
Longitud	La longitud combinada de todos los límites del polígono, incluidos los límites de los agujeros. Esto es diferente al atributo Longitud mayor. Si la imagen de entrada está basada en píxeles, la longitud es el número de píxeles. Para un objeto segmentado con 20 x 20 píxeles, la longitud es de 80 píxeles. Si la imagen de entrada está georreferenciada, la longitud está en las unidades de mapa de la imagen de entrada. Para un objeto segmentado con 20 x 20 píxeles, donde la resolución de píxeles de la imagen de entrada es de 2 metros, la longitud es de 160 metros (80 píxeles x 2 metros).
Compacticidad	Una medida de forma que indica la compacidad del polígono. Un círculo es la forma más compacta con un valor de $1 / \pi$ . El valor de compacidad de un cuadrado es $1/2(\sqrt{\pi})$ .  Compacidad = $\sqrt{4 * \text{Área} / \pi} / \text{longitud del contorno exterior}$
Convexidad	Los polígonos son convexos o cóncavos. Este atributo mide la convexidad del polígono. El valor de convexidad de un polígono convexo sin agujeros es 1,0, mientras que el valor de un polígono cóncavo es inferior a 1,0.  Convexidad = longitud del casco convexo / Longitud
Solidez	Una medida de forma que compara el área del polígono con el área de un casco convexo que rodea el polígono. El valor de solidez de un polígono convexo sin agujeros es 1,0 y el valor de un polígono cóncavo es inferior a 1,0.  Solidez = Área / área de casco convexo
Redondez	Una medida de forma que compara el área del polígono con el cuadrado del diámetro máximo del polígono. El "diámetro máximo" es la longitud del eje principal de un cuadro delimitador orientado que encierra el polígono. El valor de redondez de un círculo es 1 y el valor de un cuadrado es $4 / \pi$ .  Redondez = $4 * (\text{Área}) / (\pi * \text{Longitud mayor}^2)$
Factor de forma	Una medida de forma que compara el área del polígono con el cuadrado del perímetro total. El valor del factor de forma de un círculo es 1, y el valor de un cuadrado es $\pi / 4$ .  Factor de forma = $4 * \pi * (\text{Área}) / (\text{perímetro total})^2$

Alargamiento	<p>Una medida de forma que indica la relación entre el eje mayor del polígono y el eje menor del polígono. Los ejes mayor y menor se derivan de un cuadro delimitador orientado que contiene el polígono. El valor de elongación de un cuadrado es 1,0 y el valor de un rectángulo es mayor que 1,0.</p> <p>Elongación = Longitud mayor / Longitud menor</p>
Ajuste rectangular	<p>Una medida de forma que indica qué tan bien se describe la forma mediante un rectángulo. Este atributo compara el área del polígono con el área del cuadro delimitador orientado que encierra el polígono. El valor de ajuste rectangular para un rectángulo es 1,0 y el valor para una forma no rectangular es inferior a 1,0.</p> <p>Ajuste rectangular= Área / (Longitud mayor * Longitud menor)</p>
Dirección principal	<p>El ángulo subtendido por el eje mayor del polígono y el eje x en grados. El valor de la dirección principal varía de 0 a 180 grados. 90 grados es Norte/Sur, y 0 a 180 grados es Este/Oeste.</p>
Longitud mayor	<p>La longitud del eje principal de un cuadro delimitador orientado que encierra el polígono. Los valores son unidades de mapa del tamaño de píxel. Si la imagen no está georreferenciada, se informan las unidades de píxeles.</p>
Longitud menor	<p>La longitud del eje menor de un cuadro delimitador orientado que encierra el polígono. Los valores son unidades de mapa del tamaño de píxel. Si la imagen no está georreferenciada, se informan las unidades de píxeles.</p>
Número de agujeros	<p>El número de agujeros en el polígono. Valor entero.</p>
Área de agujeros / Área sólida	<p>La relación entre el área total del polígono y el área del contorno exterior del polígono. El valor de relación de sólidos de agujeros para un polígono sin agujeros es 1,0.</p> <p><math>\text{Área de agujeros} / \text{Área sólida} = \text{Área} / \text{área de contorno exterior}</math></p>

#### 7.4 TIPOS DE VEGETACIÓN ANALIZADOS

Los tipos de vegetación analizados dentro del área de estudio fueron los siguientes:

1. Arbu Na
2. Ci
3. Ci-Co
4. Ci-Ni
5. Ci-Ni Baj
6. Ci-SpVs
7. Ci Abi
8. Co
9. Co-Ci
10. Le
11. Le Ach
12. Le Baj
13. Ma-Ni
14. mCo-Ci
15. mMa-Rd-Ci
16. MMx

17. Ni
18. Ni-Co
19. Ni-Ma
20. Ni Baj
21. Ni Baj-Ci

Las definiciones de cada uno se detallan a continuación (SAyDS & CIEFAP, 2016)

Arbustal Nativo (Arbu Na): superficie con cobertura mayor al 20 % de arbustos mayores a 0,5 m, que en condiciones normales de crecimiento a la madurez la superficie del dosel arbustivo nunca supera los 3 m de altura media. Además, la superficie del dosel arbustivo no está compuesto por más del 50 % por arbustos exóticos. La superficie total no debe tener más del 50 % de infraestructura, ni humedales, ni más del 20% de especies arbóreas, ni presencia de Araucaria o Ciprés de la Cordillera.

Ciprés (Ci): superficie con cobertura mayor al 20 % de árboles donde la altura media de la superficie del dosel forestal supera los 7 m, y ésta se compone de más del 80 % de ciprés de la cordillera. La superficie total no debe estar cubierta por más del 50 % de infraestructura. El 20 % o menos restante de la superficie del dosel forestal puede estar compuesto por lenga (Ci-Le), coihue (Ci-Co), radal (Ci-Rd), ñire (Ci-Ñi), araucaria (Ci-Au), roble pellín (Ci-Rp), raulí (Ci-Ra), especies varias (Ci-SpVs) o ñire bajo (Ci-Ñi Baj).

Ciprés Abierto (Ci Abi): superficie con cobertura igual o menor al 20 % de árboles, cuya superficie del dosel forestal se compone de ciprés, y donde el resto de la cobertura corresponde a arbustal, estepa, roca o suelo desnudo. La superficie total no debe tener más del 50 % de infraestructura.

Coihue (Co): superficie con cobertura mayor al 20 % de árboles donde la altura media de la superficie del dosel forestal supera los 7 m, y ésta se compone de más del 80 % de coihue. La superficie total no debe estar cubierta por más del 50 % de infraestructura. El 20 % o menos restante de la superficie del dosel forestal puede estar compuesto por lenga (Co-Le), araucaria (Co-Au), ciprés (Co-Ci), ñire (Co-Ñi), roble pellín (Co-Rp), raulí (Co-Ra), Roble pellin y raulí (Co-RpRa), alerce (CoAl) o ñire bajo (Co-Ñi Baj).

Lenga (Le): superficie con cobertura mayor al 20 % de árboles donde la altura media de la superficie del dosel forestal supera los 7 m, y ésta se compone de más del 80 % de lenga. La

superficie total no debe estar cubierta por más del 50 % de infraestructura. El 20 % o menos restante de la superficie del dosel forestal puede estar compuesto por coihue (Le-Co), araucaria (Le-Au), ciprés (Le-Ci), ñire (Le-Ñi), roble pellín (Le-Rp), raulí (Le-Ra), Guindo (Le-Gu), alerce (Le-Al) o ñire bajo (Le-Ñi Baj).

Lenga Achaparrada (Le Ach): superficie con cobertura mayor al 20 % de árboles o arbustos donde la altura media de la superficie del dosel forestal o arbustivo no supera los 7 m, y ésta se compone de más del 80 % de lenga. Además, debe encontrarse en el límite altitudinal superior del bosque y cubierta de nieve en invierno. No debe haber araucaria presente y la superficie total no debe tener más del 50 % de infraestructura.

Lenga Baja (Le Baj): superficie con cobertura mayor al 20 % de árboles donde la altura media de la superficie del dosel forestal o arbustivo no supera los 7m, y ésta se compone de más del 80 % de lenga. Además, no debe encontrarse en el límite oriental ni altitudinal superior del bosque, ni presentar individuos deteriorados y/o tortuosos, y sotobosque dominado por vegetación esteparia. No presenta cortezas lisas ni tiene alto brillo en B4 ni textura homogénea en la imagen. La superficie total no debe tener más del 50 % de infraestructura.

Maitén (Ma): superficie con cobertura mayor al 20 % de árboles donde la altura media de la superficie del forestal supera los 7 m, y ésta se compone de más del 80 % de Maitén. La superficie total no debe estar cubierta por más del 50 % de infraestructura. El 20 % o menos restante de la superficie del dosel forestal puede estar compuesto por chacay (Ma-Ch), radial (Ma-Rd), ciprés (Ma-Ci) o ñire (Ma-Ñi).

Matorral Mixto (MMx): superficie con cobertura mayor al 20 % de árboles o arbustos cuya altura media no supera los 7 m, y cuya superficie del dosel forestal no presenta una especie única predominante. La superficie total no debe tener más del 50 % de infraestructura.

Mixto (Mx): superficie con cobertura mayor al 20 % de árboles donde la altura media de la superficie del dosel forestal supera los 7 m, con más de una especie y donde ninguna supera el 80 % de la superficie del dosel forestal. La superficie total no debe estar cubierta por más del 50 % de infraestructura. Los casos típicos de bosques mixtos corresponden a las siguientes combinaciones: araucaria lenga (mAu-Le), araucaria coihue (mAu-Co), araucaria lenga coihue (mAu-Le-Co), araucaria ñire (mAu-Ñi), coihue ciprés (mCo-Ci), coihue raulí roble pellín (mRa-

Rp-Co), roble pellin lenga (mRp-Le), roble pellin raulí (mRp-Ra), lenga ñire (mLe-Ñi), coihue lenga (mCo-Le), selva valdiviana (mS. Vald.), lenga guindo (mLe-Gu), maitén radial ciprés (mMa-Rd-Ci), araucaria ciprés (mAu-Ci), ñire guindo (mÑi-Gu), coihue raulí (mCo-Ra), Alerce ciprés coihue lenga (mAl-Ci-Co-Le), alerce ciprés coihue (mAl-Ci-Co), alerce coihue lenga (mAl-Co-Le), coihue alerce (mCo-Al), coihue raulí lenga (mCu-Ra-Le), coihue roble pellín (mCo-Rp) y coihue raulí araucaria (mCo-Ra-Au).

**Ñire (Ñi):** superficie con cobertura mayor al 20 % de árboles donde la altura media de la superficie del dosel forestal supera los 7 m, y ésta se compone de más del 80% de ñire. La superficie total no debe estar cubierta por más del 50 % de infraestructura. El 20 % o menos restante de la superficie del dosel forestal puede estar compuesto por coihue (Ñi-Co), araucaria (Ñi-Au), ciprés (Ñi-Ci), lenga (Ñi-Le), roble pellín (Ñi-Rp), raulí (Ñi-Ra), guindo (Ñi-Gu), maitén (Ñi-Ma) o radial (ÑiRd).

**Ñire Bajo (Ñi baj):** superficie con cobertura mayor al 20 % de árboles o arbustos donde la altura media de la superficie del dosel forestal no supera los 7 m, y ésta se compone de más del 80% de ñire. La superficie total no debe tener más del 50 % de infraestructura. El 20 % o menos restante de la superficie del dosel forestal puede estar compuesto por lenga (Ñi baj-Le), ciprés (Ñi baj-Ci), araucaria (Ñi baj- Au) o coihue (Ñi baj-Co).

### **Nombres vulgares – Nombres científicos**

Ciprés - *Austrocedrus chilensis*

Lenga - *Nothofagus pumilio*

Coihue - *Nothofagus dombeyi*

Radial - *Lomatia hirsutia*

Ñire - *Nothofagus antartica*

Roble pellín - *Nothofagus obliqua*

Raulí - *Nothofagus alpine*

Guindo - *Prunus avium*

Maitén - *Maytenus boaria*

## 7.5 UNIDADES CARTOGRÁFICAS UTILIZADAS

Tabla 7.5.1 Unidades cartográficas asociadas a cada clausura ubicada en el experimento a campo de productividad forrajera y regeneración arbórea.

<b>Campo</b>	<b>Estado alternativo</b>	<b>Apertura del canopeo</b>	<b>Unidad cartográfica</b>
Oscar Anticura	Bosque mixto de coihue-ciprés	Baja	14
		Alta	14
	Matorral bajo	Baja	9
		Muy baja	9
		Alta	9
Pastizal	Alta	9	
Cacique Foyel	Bosque mixto de coihue-ciprés	Baja	9
		Alta	9
	Matorral bajo	Baja	7
		Muy baja	7
		Alta	7
Pastizal	Alta	7	
Chucao	Bosque mixto de coihue-ciprés	Baja	15
		Alta	15
	Matorral bajo	Baja	10
		Muy baja	10
		Alta	10
Pastizal	Alta	10	
Fabián Lostra	Bosque mixto de coihue-ciprés	Baja	13
		Alta	13
	Matorral bajo	Baja	13
		Muy baja	13
		Alta	13
Pastizal	Alta	13	
Lisandro Lanfré	Bosque mixto de coihue-ciprés	Baja	13
		Alta	13
	Matorral bajo	Baja	13
		Muy baja	13
		Alta	13
Pastizal	Alta	13	
José Montero	Bosque mixto de coihue-ciprés	Baja	7
		Alta	7
	Matorral bajo	Baja	13
		Muy baja	7
		Alta	13
Pastizal	Alta	13	

U.C. 7: (4675,5 ha.) Paisaje de laderas bajas preferentemente de orientación O-NO-N (600 a 900 msnm) de pendientes muy pronunciadas a pronunciadas (25 a 50%), vegetación bosque de ciprés, frecuentes afloramientos rocosos, predominan suelos moderadamente profundos a someros (30 a 80 cm), de textura areno-franco gravilloso, bien a moderadamente provista de materia orgánica (3 a 6%), drenaje moderado a algo excesivo y

pedregosidad frecuente (10 al 30%) subsuperficial (Hapludandes típicos y Udivitrandes líticos).

U.C. 9: (9046,8 ha.) Paisaje de laderas bajas (800 a 1000 msnm) de pendientes moderadas a suaves (3 a 15%), vegetación matorral mixto alto semidenso con pastizal, muy escasos afloramientos rocosos (<3%), dominan suelos profundos a moderadamente profundos, de textura franco-arenosa, bien provistos a abundante materia orgánica (4 a 8%), bien drenado y pedregosidad escasa a frecuente (10 al 30%) en profundidad (Hapludandes típicos).

U.C. 10: (5076,1 ha.) Paisaje de planicies suavemente onduladas (800 a 900 msnm) de pendientes suaves a muy suave (<5%), vegetación matorral mixto medio con ñire y pastizal, dominan suelos moderadamente profundos a profundos, de textura franco-arenosa a franca, bien provistos de materia orgánica (4 a 6%), drenaje moderado y pedregosidad frecuente (10 al 30%) en profundidad con presencia en algunos sectores de sedimentos limo-arcillosos de origen glacial (Hapludandes típicos).

U.C. 13: (1903,6 ha.) Paisaje de planicies aluviales y terrazas bajas (400 a 600 msnm) de pendientes muy suaves a planas (<2%), vegetación praderas e islas de matorrales y bosques bajos, predominan un complejo de suelos aluvial coluvial de profundidades efectivas someras a moderadamente profundas, de textura arenosa fina, de moderadamente bien provista de materia orgánica (3 a 5%), drenaje pobre a imperfecto y con frecuente a abundante pedregosidad en profundidad (Hapludoles fluvénticos, Udortentes mólicos y Hapludoles vitrándicos).

U.C. 14: (1795,7 ha.) Paisaje de relieve ondulado (800 a 900 msnm), de pendientes moderadas a suaves, son depósitos heterogéneos de origen glacial (morenas), vegetación matorral bajo abierto de ñire, predominan suelos muy someros a someros, de textura areno-pedregosas, moderadamente provista de materia orgánica (2 a 4%), drenaje excesivo y abundante pedregosidad frecuente (10 al 30%) subsuperficial (Udivitrandes líticos).

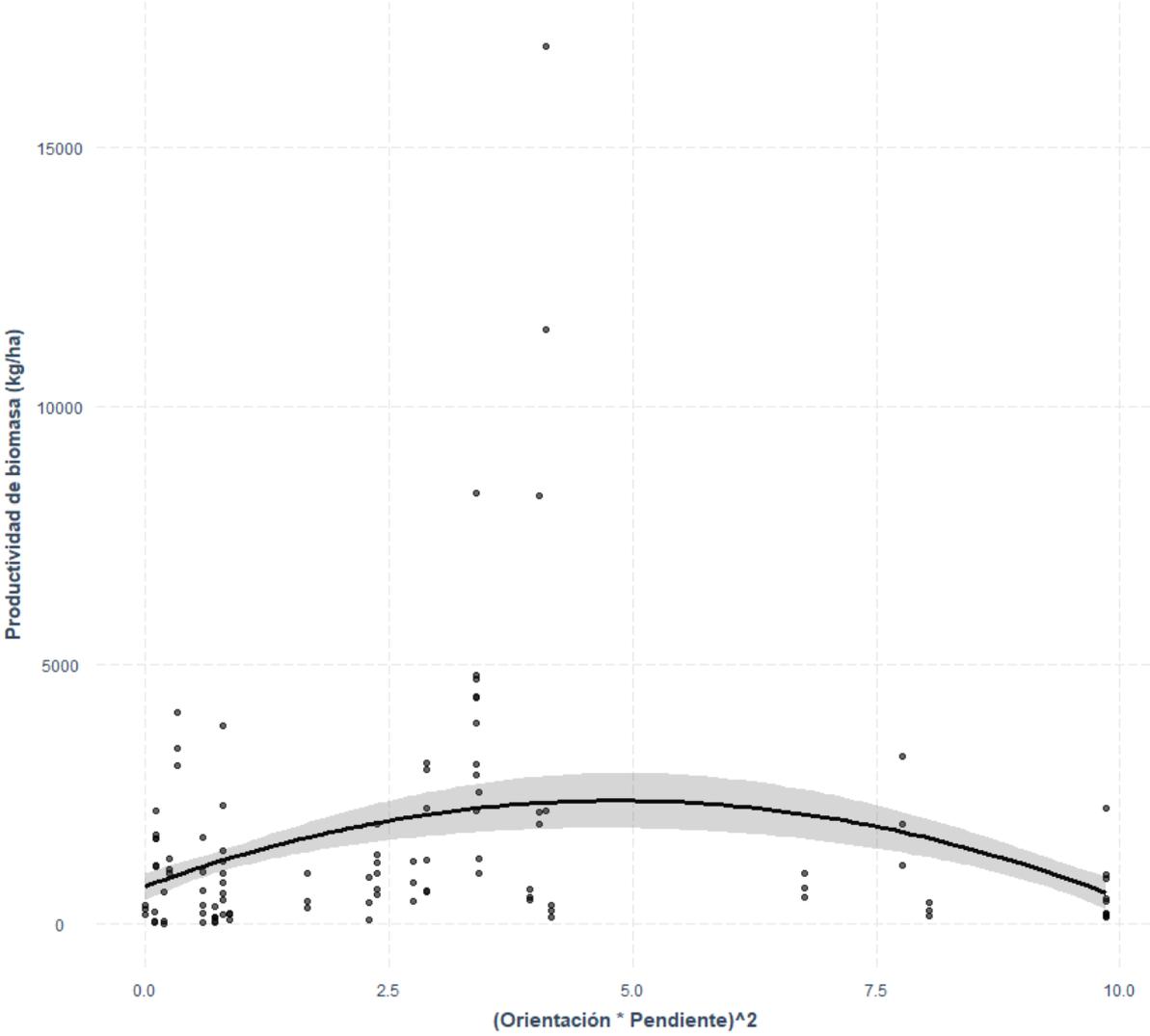
U.C. 15: (3663,8ha.) Paisaje de laderas cortas (600 a 900 msnm) de pendientes pronunciadas a muy pronunciadas en valles encajonados, vegetación matorral medio a alto mixto, dominan suelos someros a moderadamente profundos, de textura franco-arenosa a franco-limosa, moderada a bien provista de materia orgánica (4 a 6%), drenaje moderado a imperfecto y pedregosidad frecuente (10 al 30%) subsuperficial a profunda con presencia en algunos sectores de sedimentos limo-arcillosos de origen glacial (Hapludandes líticos y Hapludandes ácuicos).

## 7.6 UBICACIÓN DE LOS RELEVAMIENTOS A CAMPO

<i>Relevamiento</i>	<i>Latitud</i>	<i>Longitud</i>	<i>Nombre</i>
<i>Transecta</i>	-41.5970811	-71.47440439	CFTBABC1
<i>Transecta</i>	-41.5975035	-71.47190955	CFTBABC2
<i>Transecta</i>	-41.5978007	-71.47285399	CFTBAEC2
<i>Transecta</i>	-41.5982586	-71.47103274	CFTCOIEC1
<i>Transecta</i>	-41.590335	-71.47305808	CFTMMXBC1
<i>Transecta</i>	-41.5888823	-71.47884501	CFTMMXBC2
<i>Transecta</i>	-41.5937413	-71.4762824	CFTMMXEC1
<i>Transecta</i>	-41.5951277	-71.47690165	CFTMMXEC2
<i>Transecta</i>	-41.5923089	-71.48242689	CFTMMXEC3
<i>Transecta</i>	-41.5918708	-71.48206852	CFTP1
<i>Transecta</i>	-41.7290356	-71.43375713	CHT1
<i>Transecta</i>	-41.7275819	-71.44734307	CHT10
<i>Transecta</i>	-41.7312056	-71.44415516	CHT2
<i>Transecta</i>	-41.7288349	-71.4443331	CHT21
<i>Transecta</i>	-41.7270818	-71.44067964	CHT3
<i>Transecta</i>	-41.7341977	-71.44205567	CHT4
<i>Transecta</i>	-41.7277759	-71.43999903	CHT5
<i>Transecta</i>	-41.7295553	-71.43472982	CHT6
<i>Transecta</i>	-41.729602	-71.43477612	CHT6I
<i>Transecta</i>	-41.7276708	-71.4424739	CHTBAEC1
<i>Clausura</i>	-41.5923068	-71.48250684	CLCF1
<i>Clausura</i>	-41.592524	-71.482529	CLCF2
<i>Clausura</i>	-41.592466	-71.482586	CLCF3
<i>Clausura</i>	-41.597418	-71.472262	CLCF4
<i>Clausura</i>	-41.597528	-71.472218	CLCF5
<i>Clausura</i>	-41.592579	-71.48249	CLCF6
<i>Clausura</i>	-41.727784	-71.440166	CLCH1
<i>Clausura</i>	-41.728112	-71.439195	CLCH2
<i>Clausura</i>	-41.728378	-71.444813	CLCH3
<i>Clausura</i>	-41.72858	-71.444641	CLCH4
<i>Clausura</i>	-41.728491	-71.444563	CLCH5
<i>Clausura</i>	-41.728621	-71.444473	CLCH6
<i>Clausura</i>	-41.5993366	-71.69387407	CLFL1
<i>Clausura</i>	-41.5991564	-71.69334691	CLFL2
<i>Clausura</i>	-41.596898	-71.690686	CLFL3
<i>Clausura</i>	-41.596925	-71.690773	CLFL4
<i>Clausura</i>	-41.596841	-71.690773	CLFL8
<i>Clausura</i>	-41.5991402	-71.69265476	CLFL9
<i>Clausura</i>	-41.675817	-71.55223	CLJM1
<i>Clausura</i>	-41.67571	-71.552097	CLJM2
<i>Clausura</i>	-41.676428	-71.55326	CLJM3
<i>Clausura</i>	-41.676115	-71.553724	CLJM4
<i>Clausura</i>	-41.67611	-71.553674	CLJM5
<i>Clausura</i>	-41.67585	-71.55266	CLJM6
<i>Clausura</i>	-41.595977	-71.539303	CLLL1
<i>Clausura</i>	-41.595911	-71.539369	CLLL2
<i>Clausura</i>	-41.596593	-71.540169	CLLL3
<i>Clausura</i>	-41.596531	-71.540177	CLLL4
<i>Clausura</i>	-41.597002	-71.539868	CLLL5
<i>Clausura</i>	-41.596288	-71.540473	CLLL6
<i>Clausura</i>	-41.646876	-71.477976	CLOA1

<i>Clausura</i>	-41.646994	-71.47796	CLOA2
<i>Clausura</i>	-41.647083	-71.477886	CLOA3
<i>Clausura</i>	-41.6472483	-71.47835998	CLOA6
<i>Clausura</i>	-41.638501	-71.493307	CLOA7
<i>Clausura</i>	-41.6386267	-71.49342282	CLOA8
<i>Transecta</i>	-41.599565	-71.69051746	FLP2
<i>Transecta</i>	-41.5994129	-71.69456335	FLTBABC2
<i>Transecta</i>	-41.5993161	-71.6937863	FLTBABC3
<i>Transecta</i>	-41.5992883	-71.69435116	FLTBAEC2
<i>Transecta</i>	-41.5992242	-71.69333061	FLTBAEC3
<i>Transecta</i>	-41.5969633	-71.69434467	FLTMMXBC1
<i>Transecta</i>	-41.5943138	-71.69053723	FLTMMXBC2
<i>Transecta</i>	-41.5965122	-71.69237144	FLTMMXEC1
<i>Transecta</i>	-41.5945017	-71.69157244	FLTMMXEC2
<i>Transecta</i>	-41.5991236	-71.69266853	FLTP3
<i>Transecta</i>	-41.6779766	-71.54942783	JMTBABC2
<i>Transecta</i>	-41.6752369	-71.55130417	JMTBABC3
<i>Transecta</i>	-41.6766306	-71.55067447	JMTBAEC1
<i>Transecta</i>	-41.6752257	-71.55006682	JMTBAEC2
<i>Transecta</i>	-41.6758767	-71.55255216	JMTBAEC3
<i>Transecta</i>	-41.6805047	-71.55109352	JMTP1
<i>Transecta</i>	-41.6731057	-71.56109965	JMTP2
<i>Transecta</i>	-41.5961452	-71.53862063	LLTBABC2
<i>Transecta</i>	-41.5959384	-71.53958536	LLTBAEC1
<i>Transecta</i>	-41.5960178	-71.53840895	LLTBAEC2
<i>Transecta</i>	-41.5962289	-71.54005873	LLTCOI1
<i>Transecta</i>	-41.596399	-71.53900351	LLTCOI3
<i>Transecta</i>	-41.5971697	-71.54222008	LLTMMX2
<i>Transecta</i>	-41.5982214	-71.54330645	LLTMMXBC3
<i>Transecta</i>	-41.5971419	-71.54359509	LLTMMXEC2
<i>Transecta</i>	-41.5980456	-71.54308956	LLTMMXEC3
<i>Transecta</i>	-41.5970121	-71.53942378	LLTP1
<i>Transecta</i>	-41.5969134	-71.53902089	LLTP2
<i>Transecta</i>	-41.6418315	-71.47818349	OAT1
<i>Transecta</i>	-41.6515249	-71.47557462	OAT2
<i>Transecta</i>	-41.6421652	-71.48082388	OAT3
<i>Transecta</i>	-41.6381902	-71.49328785	OATCOI1
<i>Transecta</i>	-41.6385617	-71.49297795	OATCOI3
<i>Transecta</i>	-41.6386904	-71.49349405	OATCOIEC1
<i>Transecta</i>	-41.6386749	-71.4935024	OATCOIEC2
<i>Transecta</i>	-41.6471761	-71.47843868	OATMMX3
<i>Transecta</i>	-41.6469166	-71.4762545	OATMMXEC2
<i>Transecta</i>	-41.6468159	-71.47828662	OATP1
<i>Transecta</i>	-41.6471459	-71.48168165	OATP2

7.7 EFECTO DE (ORIENTACIÓN DE LADERA \* PENDIENTE)<sup>2</sup>



## 7.8 SEMILLAS COSECHADAS Y SELECCIONADAS PARA EXPERIMENTOS DE REGENERACIÓN ARBÓREA

Las semillas las cosechamos de árboles de coihue y ciprés dentro del ejido de la ciudad de San Carlos de Bariloche. La ubicación exacta de los árboles cosechados se muestra en la Figura 3.3.3 y la Tabla 7.8.1. Separamos los conos y los frutos de las ramas, y luego tamizamos para obtener la muestra lo más pura posible de semillas. Evaluamos la viabilidad de las semillas por corte el día 12/12/2018, se muestrearon semillas al azar con una cuchara. Los resultados se muestran en la Tabla 7.8.2. Luego las enviamos a Esquel para aumentar la proporción de semilla llena y evaluar la viabilidad (ver Anexo 7.9)

Tabla 7.8.1 Ubicación de los árboles cosechados para obtención de semillas

Especie	Latitud	Longitud
Ciprés	-41.11661264	-71.43763128
	-41.11248668	-71.42431872
	-41.11612802	-71.43770662
Coihue	-41.03769167	-71.55955
	-41.03788333	-71.55970833
	-41.03906111	-71.55938889
	-41.03783056	-71.56066944
	-41.06321111	-71.53086667
	-41.05856111	-71.53000833
	-41.06033889	-71.52415556
	-41.049775	-71.52135
	-41.09331111	-71.50963056
	-41.10079722	-71.49888889
	-41.1005	-71.49749722
	-41.10090278	-71.49825556
	-41.13006111	-71.45210278
-41.13076667	-71.45221389	
-41.12998611	-71.4526	

Tabla 7.8.2 Características de los lotes obtenidos de semillas luego de la cosecha y tamizado

Especie	Origen semillas	Semillas llenas/Total	% semillas llenas
Coihue	Ramas (1 tamizado)	31/90	34%
	Ramas (2 tamizados)	23/100	23%
	Suelo (1er cosecha)	3/100	3%
	Suelo (2da cosecha)	4/100	4%
	Suelo (3er cosecha)	0/50	0%
Ciprés	Ramas (ciprés n°3)	25/30	83%

Tabla 7.8.3 Calidad de semillas cosechadas y seleccionadas para ambos experimentos preliminar y principal.

“-“ significa que no fue evaluado.

Especie	Semillas cosechadas		Semillas seleccionadas			
	Origen de las semillas	% semillas llenas	Origen de las semillas	% semillas llenas	% viabilidad (te-trazolio)	% viabilidad (emergencia real)
Coihue	Ramas	23–34	Ramas	99	70	9–12
	Suelo	0–4				
Ciprés	Ramas	83–90	Ramas	90	-	16–18

## 7.9 INFORME DE ACONDICIONAMIENTO DE SEMILLAS



Universidad Nacional de la Patagonia San Juan Bosco  
Laboratorio de Análisis de Semillas "ESQUEL" (RNCyFS I/1905)



### INFORME DE ACONDICIONAMIENTO DE SEMILLAS

#### Características del lote de semillas recibido

Especie: ***Nothofagus dombeyi***.

Origen: **INTA Estación Experimental Agropecuaria Bariloche**. (Lic. Fabio Trinco)

Peso del Lote1: 723.65 g

Peso del Lote 2: 676.00 g

Nº de Envases Lote1: **1 bolsas de polietileno**.

Nº de Envases Lote2: **3 bolsas de polietileno**

Fecha de ingreso al Laboratorio: **16/04/2019**

Objetivo del acondicionamiento: Obtención de 1500 semillas llenas con el mayor porcentaje de viabilidad posible

Según lo informado por el Lic Trinco quien realizó un análisis previo, el Lote 1 posee un 10% y el Lote 2 un 1% de semillas llenas. Por lo que se decide realizar el procesamiento de los lotes por separado. De los análisis preliminares realizados sobre una muestra tomada de ambos lotes se obtuvieron los resultados presentados en la Tabla 1. Dada la heterogeneidad en el tamaño de la semilla, impurezas que compone la muestra y el resultado del pre-venteo, se optó por calibrar la semilla utilizándose un set de tamices de malla redonda entre 2-4mm. Cada fracción de semillas correspondiente al tamizado fue procesada mediante columna de aire tipo INRA, en varias oportunidades con el fin de obtener altos valores de pureza y porcentaje de semillas llenas. Una vez establecido el nuevo lote se procedió a la realización del test bioquímico con sal de tetrazolio.

Para la realización de los análisis de pureza, peso de 1000 semillas se utilizó la metodología ISTA 2019 descrita para *Nothofagus*, mientras que el procedimiento llevado a cabo para el análisis de viabilidad por tetrazolio se siguió la metodología descrita para *Fagus sp* (ISTA 2019). Luego de todo el proceso se obtuvo un lote de semillas de 35,4g de la unión de lo mejor de los lotes iniciales, cuyas características se resumen en la tabla 2

**Tabla 1.** Características de la muestra de semillas del lote inicial.

<b>Características de la muestra de semillas</b>		
	<b>Lote 1 semillas</b>	<b>Lote 2 semillas</b>
Peso de la muestra (g)	<b>30,05</b>	<b>30,08</b>
Pureza (%)	<b>64,83</b>	<b>75,8</b>
Tolerancia <sup>1</sup> (%)	<b>0,12</b>	<b>0,17</b>
Tipo de impurezas	<b>Hojas Fragmentos de ramas Fragmentos de frutos</b>	<b>Hojas Fragmentos de ramas Fragmentos de frutos Fragmentos de carbón</b>
Semillas llenas (%) al iniciar	<b>10</b>	<b>1</b>

<sup>1</sup> Tolerancia máxima admitida según Normas ISTA 2019: 5%



**Tabla 2.** Características de la muestra de semillas del lote objetivo.

<b>Características de la muestra de semillas</b>	
	<b>Lote Objetivo</b>
Peso de la muestra (g)	<b>35,4</b>
Pureza (%)	<b>100</b>
Tolerancia (%)	<b>0,69</b>
Tipo de impurezas	<b>Fragmentos de frutos</b>
Semillas llenas (%) al finalizar	<b>99,0</b>
Peso de 1000 semillas (g)	<b>3,8</b>
Coefficiente de Variación <sup>2</sup>	<b>2,7</b>
Nº de Semillas limpias por kg	<b>263.157 ± 7105</b>
Viabilidad por tetrazolio (%)	<b>70</b>

Localidad y País	Fecha de Emisión	Firma del Director Técnico
Esquel, Argentina	13/05/2019	 Ing. Ftal Leonardo E. TACCARI

Director del laboratorio de semillas ESQUEL  
InBiEs – U.N.P.S.J.B.

<sup>2</sup> CV máximo admitido según Normas ISTA 2019: 4

## 7.10 ABREVIACIONES DE ESPECIES RELEVADAS A CAMPO

Tabla 7.10.1 Abreviatura utilizadas para identificar elementos genéricos relevados en transectas y clausuras ubicadas a campo.

Abreviatura	Significado
m	mantillo
d	dicotiledónea
dros	dicotiledónea en roseta
b	agrst
h	hongo
sd	suelo desnudo
sdjab	suelo desnudo causado por jabalí
t	tocón
tr	tronco o rama
r	raíz
ro	roca
P	plántula
mus	musgo
g	gramínea no identificada
ganu	gramínea anual
gper	gramínea perenne

Tabla 7.10.2 Abreviatura utilizadas para identificar especies relevados en transectas y clausuras ubicadas a campo. (CONICET, 2022; SIB, 2022)

Abreviatura	Significado	Nombre vulgar	Origen
acaova	<i>Acaena ovalifolia</i>		Nativa
acapin	<i>Acaena pinnatifida</i>		Nativa
acaspl	<i>Acaena splendens</i>		Nativa
adechi	<i>Adenocaulon chilense</i>		Nativa
agrsto	<i>Agrostis stolonifera</i>		Exótica
alsaur	<i>Alstroemeria aurea</i>	Amancay	Nativa
anemul	<i>Anemone multifida</i>		Nativa
apeint	<i>Apera interrupta</i>		Exótica
arichi	<i>Aristotelia chilensis</i>	Maqui	Nativa
artabs	<i>Artemisia absinthium</i>	Ajenjo	Exótica
auschi	<i>Austrocedrus chilensis</i>	Ciprés de la cordillera	Nativa
azamic	<i>Azara microphylla</i>	Chin chin	Nativa
bacmag	<i>Baccharis magellanica</i>	Mosaiquillo	Nativa
berdar	<i>Berberis darwinii</i>		Nativa
beremp	<i>Berberis empetrifolia</i>		Nativa
bermic	<i>Berberis microphylla</i>		Nativa
berser	<i>Berberis serratodentata</i>		Nativa
bertri	<i>Berberis trigona</i>		Nativa
blepen	<i>Blechnum pennamaria</i>		Nativa
brocat	<i>Bromus catharticus</i>		Exótica
brocol	<i>Bromus coloratus</i>		Exótica
calpol	<i>Calceolaria polyrrhiza</i>	Topa - Zapatito de la virgen - Capachito	Nativa
car	<i>Carduus sp.</i>		n/c
cartho	<i>Carduus thoermeri</i>	Cardo de caballo	Exótica
carand	<i>Carex andina</i>		Nativa
cerarv	<i>Cerastium arvense</i>	Cerastio - Troicachu	Exótica
chlmag	<i>Chloraea magellanica</i>	Orquídea	Nativa
chucol	<i>Chusquea culeou</i>	Caña colihue	Nativa
cirvul	<i>Cirsium vulgare</i>	Cardo negro	Exótica

<b>Abreviatura</b>	<b>Significado</b>	<b>Nombre vulgar</b>	<b>Origen</b>
claper	<i>Claytonia perfoliata</i>	Lechuga del minero	Exótica
colhys	<i>Colletia hystrix</i>	Espino negro	Nativa
colbif	<i>Collomia biflora</i>		Nativa
corseo	<i>Cortaderia selloana</i>	Cortadera	Exótica
crecap	<i>Crepis capillaris</i>	Falsa achicoria	Nativa
cynech	<i>Cynosurus echinatus</i>		Nativa
dacglo	<i>Dactylis glomerata</i>		Exótica
diojun	<i>Diostea juncea</i>	Retamo	Nativa
dipdes	<i>Diplolepis descolei</i>		Nativa
elyang	<i>Elymus angulatus</i>		Nativa
embcoc	<i>Embothrium coccineum</i>	Notro	Nativa
epibra	<i>Epilobium brachycarpum</i>		Exótica
equbog	<i>Equisetum bogotense</i>		Nativa
erocic	<i>Erodium cicutarium</i>	Peine de bruja	Exótica
erypan	<i>Eryngium paniculatum</i>		Nativa
escrib	<i>Escallonia rubra</i>	Siete camisas	Nativa
fabimb	<i>Fabiana imbricata</i>	Palo piche	Nativa
fesmyu	<i>Festuca myuros</i>	Vulpia	Exótica
galapa	<i>Galium aparine</i>		Exótica
galhyp	<i>Galium hypocarpium</i>		Nativa
gaumuc	<i>Gaultheria mucronata</i>		Nativa
gaupoe	<i>Gaultheria poeppigii</i>		Nativa
gaupum	<i>Gaultheria pumila</i>		Nativa
gerses	<i>Geranium sessiliflorum</i>	Geranio	Nativa
hollan	<i>Holcus lanatus</i>	Pasto miel	Exótica
horcom	<i>Hordeum comosum</i>	Cola de zorro	Nativa
hydcha	<i>Hydrocotyle chamaemorus</i>	Malva del monte	Nativa
hyprad	<i>Hypochaeris radicata</i>		Exótica
hyppoe	<i>Hypolepis poeppigii</i>		Nativa
leuvul	<i>Leucanthemum vulgare</i>	Margarita	Exótica
lolmul	<i>Lolium multiflorum</i>	Rye grass	Exótica
lomhir	<i>Lomatia hirsutia</i>	Radal	Nativa
lotten	<i>Lotus tenuis</i>		Exótica
luppol	<i>Lupinus polyphyllus</i>	Lupinos / Chochos	Exótica
masdat	<i>Madia sativa</i>		Nativa
mayboa	<i>Maytenus boaria</i>	Maitén	Nativa
maychu	<i>Maytenus chubutensis</i>		Nativa
medlup	<i>Medicago lupulina</i>	Trébol carretilla	Exótica
mutdec	<i>Mutisia decurrens</i>		Nativa
myoobl	<i>Myoschilos oblongum</i>		Nativa
naspoe	<i>Nassella poeppigiana</i>		Nativa
nas	<i>Nassella sp.</i>	Stipa	n/c
notant	<i>Nothofagus antartica</i>	Ñire	Nativa
notdom	<i>Nothofagus dombeyi</i>	Coihue	Nativa
osmchi	<i>Osmorhiza chilensis</i>		Nativa
papspe	<i>Pappostipa speciosa</i>		Nativa
pin	<i>Pinus sp.</i>	Pino sp.	Exótica
plalan	<i>Plantago lanceolata</i>	Llantén - 7 venas	Exótica
plamaj	<i>Plantago major</i>		Exótica
poalig	<i>Poa ligularis</i>		Exótica
poapra	<i>Poa pratensis</i>		Exótica
poasec	<i>Poa secunda</i>		Exótica
potchi	<i>Potentilla chilensis</i>	Frutilla	Nativa

<b>Abreviatura</b>	<b>Significado</b>	<b>Nombre vulgar</b>	<b>Origen</b>
pruvul	<i>Prunella vulgaris</i>		Exótica
pruavi	<i>Prunus avium</i>	Guindo	Exótica
psemen	<i>Pseudotsuga mensiezii</i>	Pino Oregón	Exótica
ribcuc	<i>Ribes cucullatum</i>	Parrillita	Nativa
ribmag	<i>Ribes magellanicum</i>	Parrilla	Nativa
rosrub	<i>Rosa rubiginosa</i>	Rosa Mosqueta	Exótica
rubulm	<i>Rubus ulmifolius</i>	Murra	Exótica
rumace	<i>Rumex acetosella</i>		Exótica
rumcri	<i>Rumex crispus</i>		Exótica
rumadi	<i>Rumohra adiantiformis</i>	Helecho principal	Nativa
schpat	<i>Schinus patagonicus</i>	Laura	Nativa
senfil	<i>Senecio filaginoides</i>	Charcao - Mata mora	Nativa
solchi	<i>Solidago chilensis</i>	Vara amarilla/de oro	Nativa
stemed	<i>Stellaria media</i>	Capiquí	Exótica
tarofi	<i>Taraxacum officinale</i>	Diente de león	Exótica
tilbar	<i>Tillandsia barbata</i>	Barba de viejo	Nativa
tripra	<i>Trifolium pratense</i>	Trébol rojo	Exótica
trirep	<i>Trifolium repens</i>	Trébol blanco	Exótica
tricau	<i>Trisetum caudulatum</i>		Nativa
urture	<i>Urtica urens</i>	Ortiga	Exótica
vertha	<i>Verbascum thapsus</i>	Tabaco de indio	Exótica
verser	<i>Veronica serpyllifolia</i>		Exótica
vicnig	<i>Vicia nigricans</i>		Nativa
viomac	<i>Viola maculata</i>		Nativa

## 7.11 INFORME CALIDAD FORRAJERA

	<b>ESTACIÓN EXPERIMENTAL AGROPECUARIA RAFAELA</b> <b>LABORATORIOS DEL ÁREA DE PRODUCCIÓN ANIMAL</b>
	<b>INFORME DE RESULTADOS</b>
ÁREA LABORATORIO FORRAJES Ruta 34 Km 227. CC N° 22. (2300) Rafaela (Santa Fe). Tel:543492-440121/123 (interno 456). Fax: 543492-440114	

INFORME		CLIENTE	MUESTRA (extraída y remitida por el interesado)	
Fecha emisión:	15/07/2021	INTA	Fecha ingreso:	14/06/2021
N°:	<b>ILF/124/21</b>		Dirección:	Tipo:
Modo:	total	<a href="mailto:trino.fabio@inta.gob.ar">trino.fabio@inta.gob.ar</a>	Cantidad:	<b>86</b>
Presupuesto / Contrato Marco N°:	x		Fecha análisis:	semana 20/6/21

Análisis	Método / Referencia
<b>Materia Seca a 102°C (MS)</b>	Protocolo PROMEFA-v2 AOAC, 1990 N° 130.15 y N° 167.03
<b>Proteína Bruta (PB)</b>	AOAC, 1998 N° 976.05
<b>FDNa (fibra detergente neutro)</b>	Método ANKOM basado en la norma ISO 16472:2006
<b>FDAs (fibra detergente ácido)</b>	Método ANKOM basado en la norma ISO 13906:2008
<b>LDA (lignina detergente ácido)</b>	protocolo PROMEFA V2 para equipo ANKOM
<b>EE (extracto etéreo)</b>	AOAC 1999 N° 920.39 (modificado para extractor automatizado)
<b>Cenizas</b>	AOAC 1990 N1C 942.05
<b>DIVMS</b>	Tilley y Terry, 1963

### Resultados:

Identificación del laboratorio	Identificación por el cliente	MS%	PB%	FDNa %	FDAs %	LDA%	cz%	DIVMS %
LF/2021/1173	CLJM3 3-1-19	94,29	3,81	67,16	39,20	8,64	8,64	56,37
LF/2021/1174	CLL5 3-1-19	93,80	4,90	57,95	36,61	6,17	6,17	58,38
LF/2021/1175	CLLL1 3-1-19	93,89	7,56	61,28	33,79	4,43	4,43	60,58
LF/2021/1176	CLFLO M2	93,94	3,81	64,89	38,27	5,24	5,24	57,09
LF/2021/1177	CLCF3 3-1-19	93,76	10,63	62,24	35,12	17,59	17,59	59,54
LF/2021/1178	CLCFG2 3-1-19	93,86	13,01	58,00	32,51	7,10	7,10	61,58
LF/2021/1179	CLCF5 3-1-19	93,68	11,86	63,29	35,66	4,54	4,54	59,12
LF/2021/1180	CLCF3 3-1-19	94,00	8,49	63,82	36,34	0,36	0,36	58,59
LF/2021/1181	CLCN4 3-1-19	94,00	5,72	53,36	30,41	5,51	5,51	63,21
LF/2021/1182	CLCF 1	93,53	7,68	52,85	33,20	7,71	7,71	61,04
LF/2021/1183	CLCF4 3-1-19	94,21	7,65	64,63	35,57	3,84	3,84	59,19
LF/2021/1184	CLOA 3 3-1-19	94,14	6,62	55,99	30,87	3,22	3,22	62,85
LF/2021/1185	CLCF2 3-1-19	94,50	9,25	62,84	36,45	4,90	4,90	58,50
LF/2021/1186	CLFL 1 3-1-19	94,98	12,41	56,88	29,66	5,12	5,12	63,79
<b>LF/2021/1187</b>	<b>1-5-19</b>	<b>94,40</b>	<b>11,51</b>	<b>56,58</b>	<b>30,90</b>	<b>7,84</b>	<b>7,84</b>	<b>62,83</b>
LF/2021/1188	CLFL8 1-5-19	93,92	10,29	49,01	26,08	6,08	6,08	66,58
LF/2021/1189	CLLL5 1-5-19	93,55	13,14	55,33	31,93	5,37	5,37	62,03
LF/2021/1190	CLCF3 1-5-19	93,60	8,65	53,23	27,79	0,15	0,15	65,25
LF/2021/1191	CLOA 1-5-19	93,75	19,27	55,18	31,70	16,69	16,69	62,20
LF/2021/1192	CLJM1 1-5-19	94,18	7,49	39,57	25,96	10,66	8,06	66,68
LF/2021/1193	CLCH 1 3-1-19	94,41	6,04	60,33	35,50	14,03	6,75	59,25
LF/2021/1194	CLFL8 M2-2 3-1-19	94,47	5,76	52,36	31,88	9,21	10,11	62,07
LF/2021/1195	CLCH2 3-1-19	94,46	12,32	51,83	28,15	18,23	8,58	64,97
LF/2021/1196	CLCH6 3-1-19	94,44	5,04	40,30	27,42	15,65	7,64	65,54
LF/2021/1197	CLJM5 3-1-19	94,21	x	62,76	29,20	5,90	8,47	64,15
LF/2021/1198	CLCH5 3-1-19	94,31	9,03	43,87	26,58	6,77	8,18	66,19
LF/2021/1199	CLJM1 3-1-19	94,19	8,41	57,79	35,39	9,63	10,80	59,33
LF/2021/1200	CLJM6 3-1-19	94,67	11,02	61,18	31,66	25,86	10,16	62,24



**ESTACIÓN EXPERIMENTAL AGROPECUARIA RAFAELA**  
**LABORATORIOS DEL ÁREA DE PRODUCCIÓN ANIMAL**

**INFORME DE RESULTADOS**

ÁREA LABORATORIO FORRAJES

Ruta 34 Km 227. CC N° 22. (2300) Rafaela (Santa Fe). Tel:543492-440121/123 (interno 456). Fax: 543492-440114

LF/2021/1201	CLJM2 3-1-19	94,56	8,32	55,48	33,66	8,27	7,35	60,68
LF/2021/1202	CLOA1 3-1-19	94,62	8,60	78,35	31,44	12,49	10,42	62,41
LF/2021/1203	CLJM4 3-1-19	94,94	9,42	60,08	30,46	10,22	7,68	63,17
LF/2021/1204	CLOA8 3-1-19	94,75	13,44	56,96	37,15	23,17	8,25	57,96
LF/2021/1205	CLOA6 3-1-19	94,73	9,42	42,17	29,11	17,74	8,71	64,23
LF/2021/1206	CLO17 3-1-19	94,78	7,74	49,93	32,06	29,21	12,91	61,92
LF/2021/1207	CLOA2	94,78	7,50	55,34	31,35	11,64	10,70	62,48
LF/2021/1208	CLOF5 1-5-19	x	9,78	34,24	23,06	12,54	x	68,94
LF/2021/1209	CLFL3 1-5-19	95,99	7,05	46,29	27,24	10,68	x	65,68
LF/2021/1210	CLJM6 1-5-19	94,90	11,17	63,99	30,60	17,95	11,51	63,07
LF/2021/1211	CLOA 7 1-5-19	94,00	9,21	49,80	32,23	18,07	11,10	61,79
LF/2021/1212	CLLL1 1-5-19	94,04	9,52	58,41	33,90	7,92	16,60	60,49
LF/2021/1213	CLOF1 1-5-18	93,83	7,23	55,82	35,01	18,21	10,21	59,63
LF/2021/1214	CLFL4 1-5-19	94,22	9,26	55,23	31,79	8,46	x	62,14
LF/2021/1215	CLOA 1 1-5-19	93,83	9,58	56,50	28,94	13,17	10,91	64,35
LF/2021/1216	CLLL2 1-5-19	93,92	8,31	67,81	32,68	13,13	10,20	61,45
LF/2021/1217	CLJM5 1-5-19	93,12	15,06	62,15	32,28	5,63	9,20	61,75
LF/2021/1218	CLOA8 1-5-19	94,29	7,70	71,31	42,49	20,53	8,54	53,80
LF/2021/1219	CLJM4 1-5-19	94,30	11,02	70,33	34,76	8,18	7,25	59,82
LF/2021/1220	CLFL1 1-5-19	94,22	4,66	57,05	32,14	7,10	9,65	61,86
LF/2021/1221	CLFL 9 1-5-19	94,03	8,91	57,73	31,07	9,07	15,24	62,69
LF/2021/1222	CLJM 2 1-5-19	92,85	8,93	44,71	27,45	8,28	9,01	65,52
LF/2021/1223	CLOF6 1-6-19	93,90	14,25	58,53	31,43	17,63	12,60	62,41
LF/2021/1224	CLLL54 1-5-19	94,23	9,34	53,04	28,94	13,74	9,42	64,36
LF/2021/1225	CLCH2 1-5-19	94,39	10,32	67,97	31,99	7,92	9,14	61,98
LF/2021/1226	CLOF4 1-5-19	94,17	9,96	53,64	30,28	13,46	11,84	63,31
LF/2021/1227	CLCH1 1-5-19	94,00	8,83	60,50	34,95	14,34	8,67	59,67
LF/2021/1228	CLOA2 1-5-19	94,00	7,63	55,14	29,71	9,80	11,18	63,75
LF/2021/1229	CLJM3 1-5-19	93,73	8,87	69,40	39,37	6,94	6,50	56,23
LF/2021/1230	CLOA6 1-5-19	92,96	8,60	55,13	31,26	10,62	9,35	62,55
LF/2021/1231	CLOF2 1-5-19	94,22	13,54	69,51	31,88	12,09	11,78	62,07
LF/2021/1232	CLCH 4 1-5-19	93,97	6,74	59,13	34,33	14,70	7,49	60,15
LF/2021/1233	CLCH 6 1-5-19	94,12	x	47,72	33,40	13,19	4,90	60,88
LF/2021/1234	CLLL6 1-5-19	94,40	10,43	57,95	31,46	17,11	11,41	62,40
LF/2021/1235	CLCH5 1-5-19	93,12	7,71	45,19	31,43	10,16	8,23	62,42
LF/2021/1236	CLCH3 1-5-19	93,83	6,90	41,05	29,52	17,60	6,81	63,90
LF/2021/1237	CLLL3 1-5-19	94,26	12,01	56,48	30,78	8,21	11,20	62,93
LF/2021/1238	CLOF6 3-1-19	93,49	11,17	54,19	31,50	6,53	11,54	62,37
	CLFL8 3-1-19	3,72	10,32	55,00	34,36	6,31	9,18	60,13
LF/2021/1240	CLFL9 3-1-19	93,33	6,37	63,37	34,96	5,51	6,78	59,67
LF/2021/1241	CLLL2 3-1-19	94,50	5,15	63,45	34,71	13,60	5,59	59,86
LF/2021/1242	CLCH3 3-1-19	93,37	9,55	45,99	31,56	8,08	5,11	62,32
LF/2021/1243	CLFL9 3-1-19 M3	93,63	5,18	66,56	38,66	5,20	6,58	56,78
LF/2021/1244	CLFL3 1-5-19	93,97	7,07	61,47	35,32	6,10	13,15	59,39
LF/2021/1245	CLFL4 M2 3-1-19	93,39	4,96	40,84	33,95	23,10	8,56	60,45
LF/2021/1246	CLOA 2 3-1-19	92,54	7,20	53,12	29,94	5,87	7,82	63,58
LF/2021/1247	CLFL9 BBM4-4 3-1-19	93,75	5,10	59,53	34,74	5,07	7,58	59,84
LF/2021/1248	CLLL6 3-1-19	90,82	8,67	59,86	33,97	24,40	79,52	60,44
LF/2021/1249	CLO1A3 3-1-19	93,28	7,60	57,78	25,27	5,35	5,12	67,21
LF/2021/1250	CLLL3 3-1-19	93,40	7,23	59,80	33,58	25,18	8,90	60,74
LF/2021/1251	CLOA5 3-1-19	93,59	7,11	52,42	32,59	7,41	4,41	61,51



**ESTACIÓN EXPERIMENTAL AGROPECUARIA RAFAELA**  
**LABORATORIOS DEL ÁREA DE PRODUCCIÓN ANIMAL**

**INFORME DE RESULTADOS**

ÁREA LABORATORIO FORRAJES

Ruta 34 Km 227. CC N° 22. (2300) Rafaela (Santa Fe). Tel:543492-440121/123 (interno 456). Fax: 543492-440114

LF/2021/1252	CLFL2 M3-3 3-1-19	94,22	7,76	63,29	36,77	7,95	15,26	58,25
LF/2021/1253	CLFL4	93,95	6,84	62,19	36,01	20,99	8,38	58,85
LF/2021/1254	CLOA 1 3-1-19	93,87	9,13	52,91	27,98	15,52	10,87	65,10
LF/2021/1255	CL04 3-1-19	94,38	8,96	51,31	29,36	9,79	19,49	64,03
LF/2021/1256	CLL4 3-1-19	94,57	10,13	60,37	34,01	23,16	11,12	60,41
LF/2021/1257	CLFL2 M2-3 3-1-19	94,11	7,50	62,39	33,78	4,27	14,63	60,58
LF/2021/1258	CLFL2 M1-3 3-1-19	94,69	8,11	62,38	36,94	7,65	12,17	58,12

**Nota: Resultados ensayos expresados en base tal cual**

Fin del informe

Mónica Gaggiotti  
 Responsable Técnica

Los resultados sólo están relacionados con los ítems ensayados. El Laboratorio no se responsabiliza por la incidencia del muestreo y la conservación de la muestra previo al ingreso al laboratorio sobre los resultados de los análisis. El tiempo de conservación en el Laboratorio de la muestra en la que se ha realizado el ensayo es especificado en el Formulario de Presupuesto, INTA RAF-F-47 o Formulario Listado de Precios, INTA RAF-F-52 versión vigente. Este informe no podrá ser reproducido parcialmente sin la autorización escrita del laboratorio. El Laboratorio no se hace responsable por el uso indebido o incorrecto que se hiciera de este informe.

## 7.12 FIGURAS Y TABLAS ANEXAS DEL ESTUDIO EN INVERNADERO

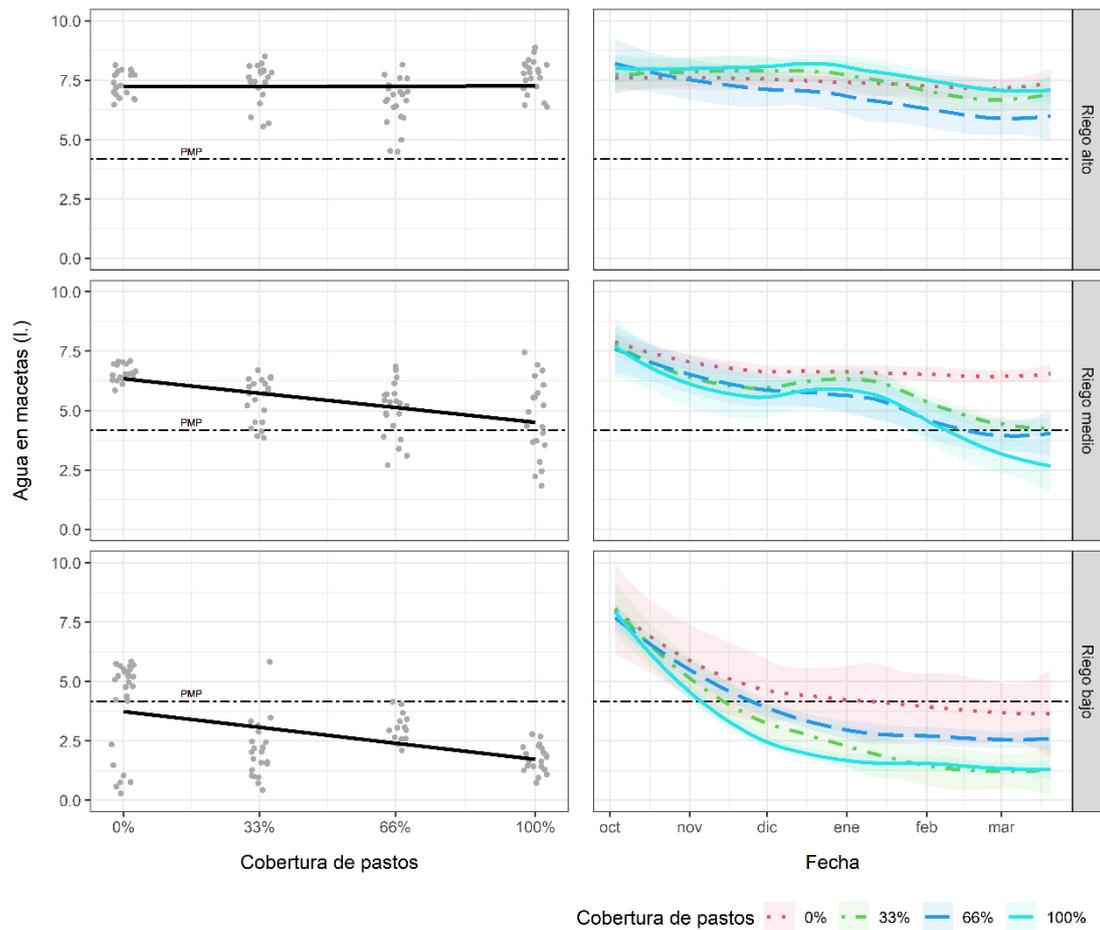


Figura 7.12.1 Variación del contenido de agua en macetas según la cobertura de hierbas y el momento de medición. Paneles de la izquierda: agua estimada en cada maceta según su cobertura de hierbas y el nivel de riego (puntos) y predicciones del modelo de regresión múltiple (líneas). Paneles de la derecha: variación del agua dentro de las macetas a lo largo del experimento, mostrando la media de cada cobertura de hierbas, nivel y fecha de riego (líneas de color) e intervalo de confianza del 95% (sombreado de color). PMP = Punto de Marchitez Permanente (línea discontinua / punteada)

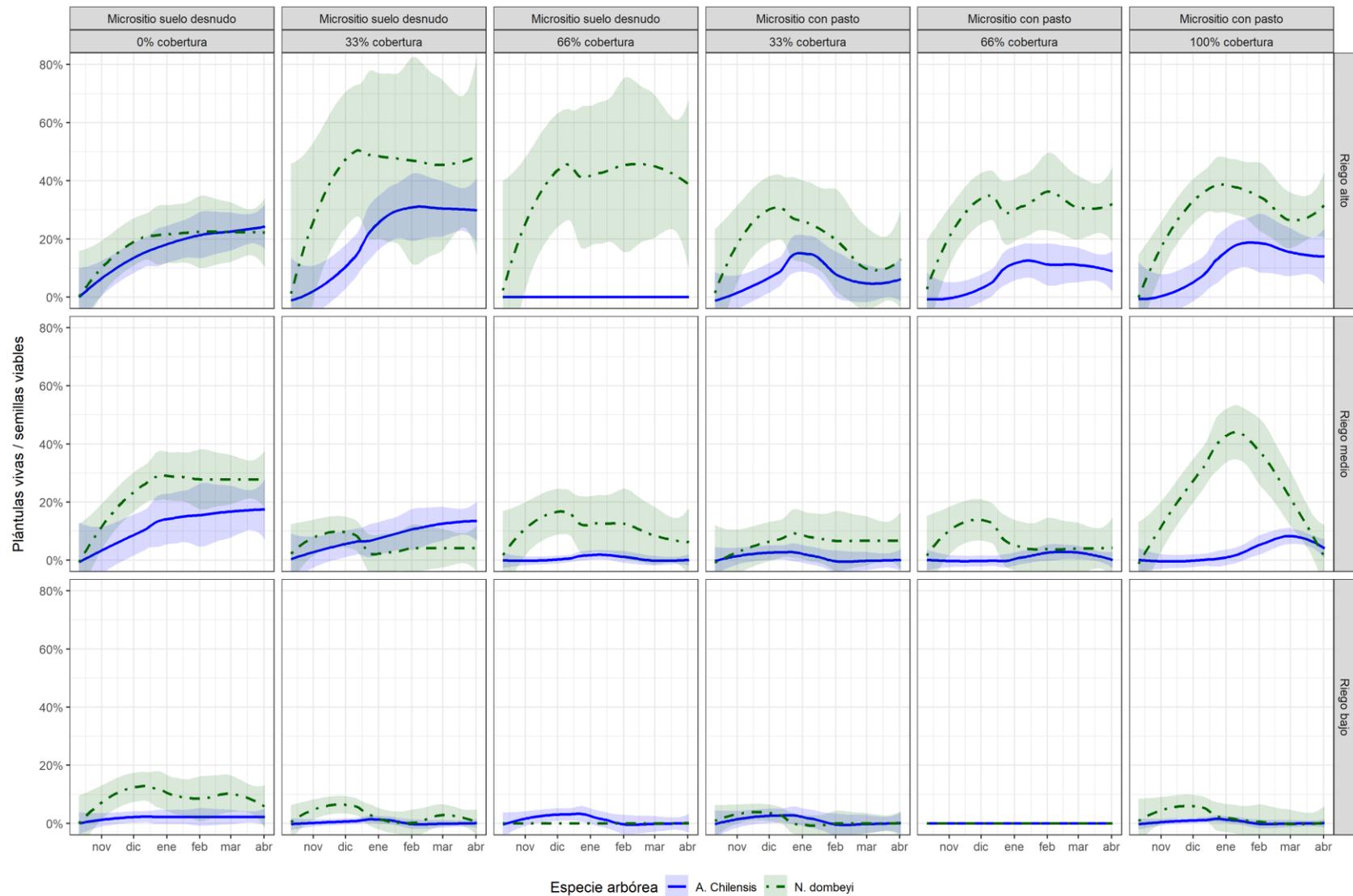


Figura 7.12.2 Variación del número de plántulas de árboles vivos registradas a lo largo del experimento, clasificadas por cobertura de pasto, micrositio (pasto o. suelo desnudo) y tratamiento de riego. Las líneas discontinuas verdes y continuas azules indican el número medio de plántulas vivas con respecto a las semillas vivas para N. dombeyi y A. chilensis, respectivamente, y el sombreado muestra el intervalo de confianza del 95%.

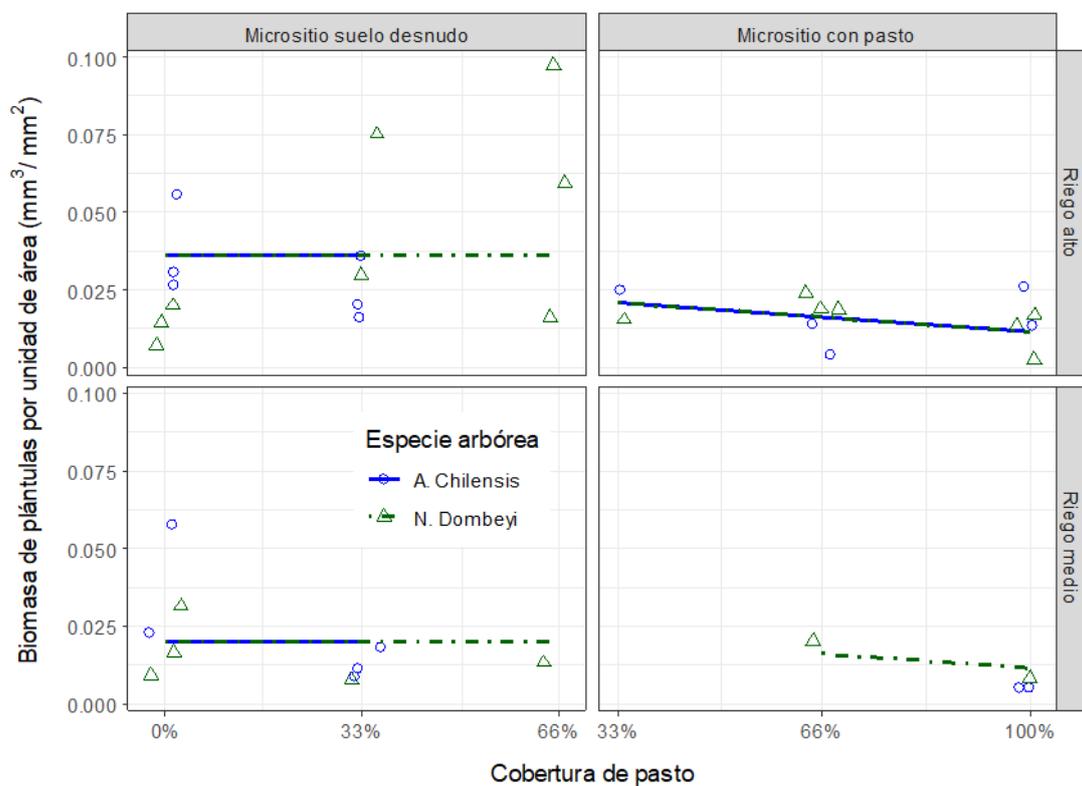


Figura 7.12.3 Efecto de la cobertura de pasto, tipo de micrositio (pasto o suelo desnudo) y tratamiento de riego sobre la biomasa de las plántulas de árboles finales establecidas.

Los símbolos triangulares verdes y circulares azules indican la biomasa de las plántulas sobrevivientes al final de la temporada de crecimiento para *N. dombeyi* y *A. chilensis*, respectivamente. Las líneas discontinuas verdes y continuas azules indican las predicciones de los modelos de regresión múltiple para *N. dombeyi* y *A. chilensis*, respectivamente.

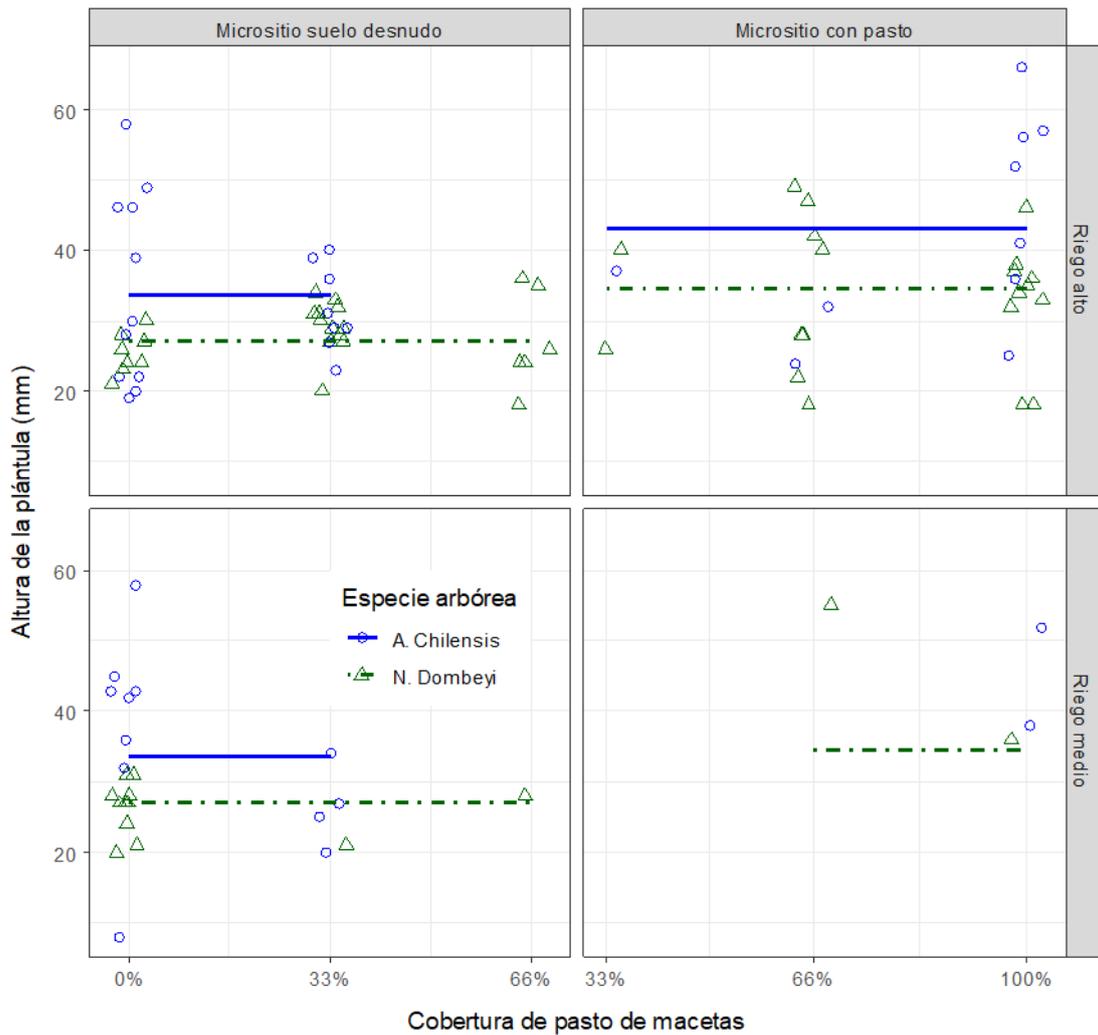


Figura 7.12.4 Efecto de la cobertura de pasto, micrositio (pasto o suelo desnudo) y nivel de riego sobre la altura de las plántulas de árboles finales establecidas.

Los símbolos triangulares verdes y circulares azules indican la altura de las plántulas sobrevivientes al final de la temporada de para *N. dombeyi* y *A. chilensis*, respectivamente. Las líneas discontinuas verdes y continuas azules indican las predicciones de los modelos de regresión múltiple para *N. dombeyi* y *A. chilensis*, respectivamente.

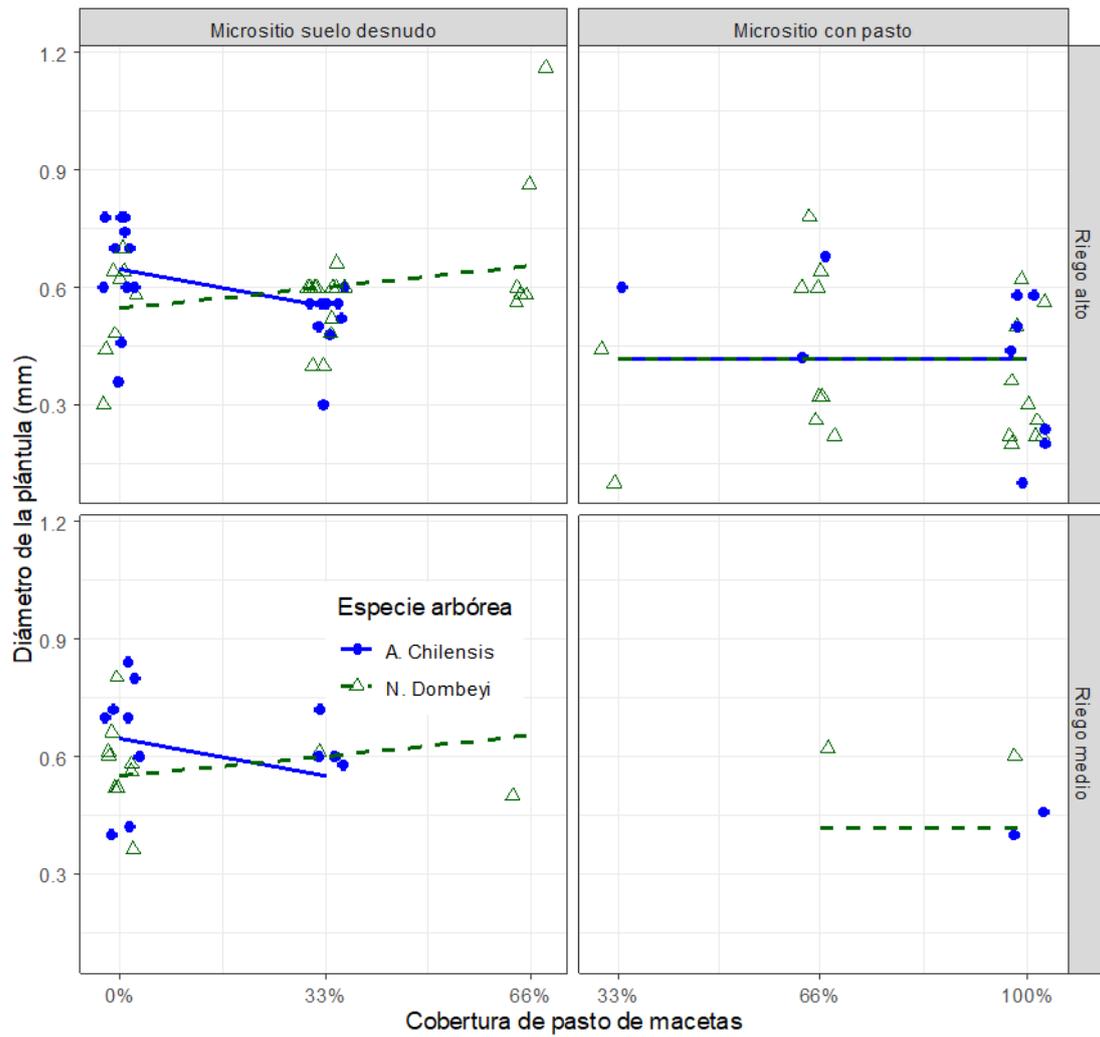


Figura 7.12.5 Efecto de la cobertura de pasto, micrositio (pasto o suelo desnudo) y nivel de riego sobre el diámetro de las plántulas de árboles finales establecidas.

Los símbolos triangulares verdes y circulares azules indican el diámetro de las plántulas sobrevivientes al final de la temporada de para *N. dombeyi* y *A. chilensis*, respectivamente. Las líneas discontinuas verdes y continuas azules indican las predicciones de los modelos de regresión múltiple para *N. dombeyi* y *A. chilensis*, respectivamente.

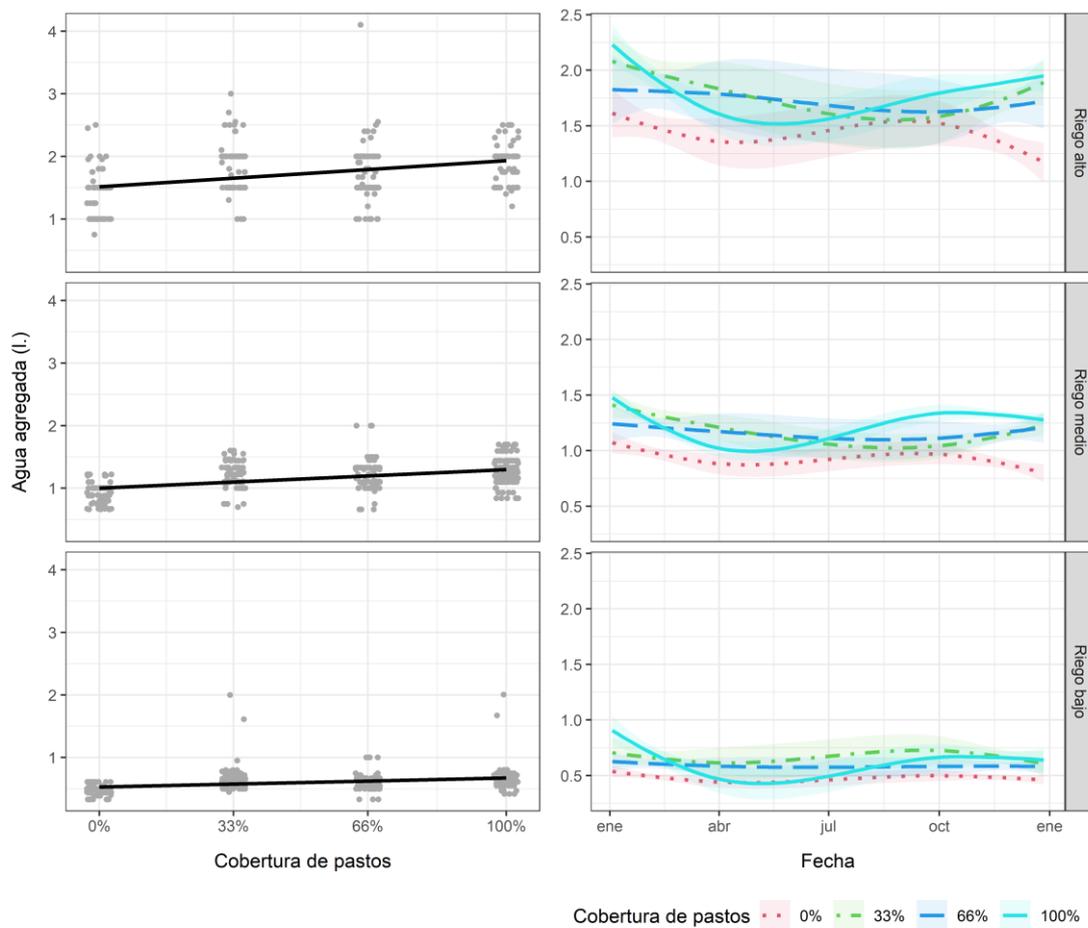
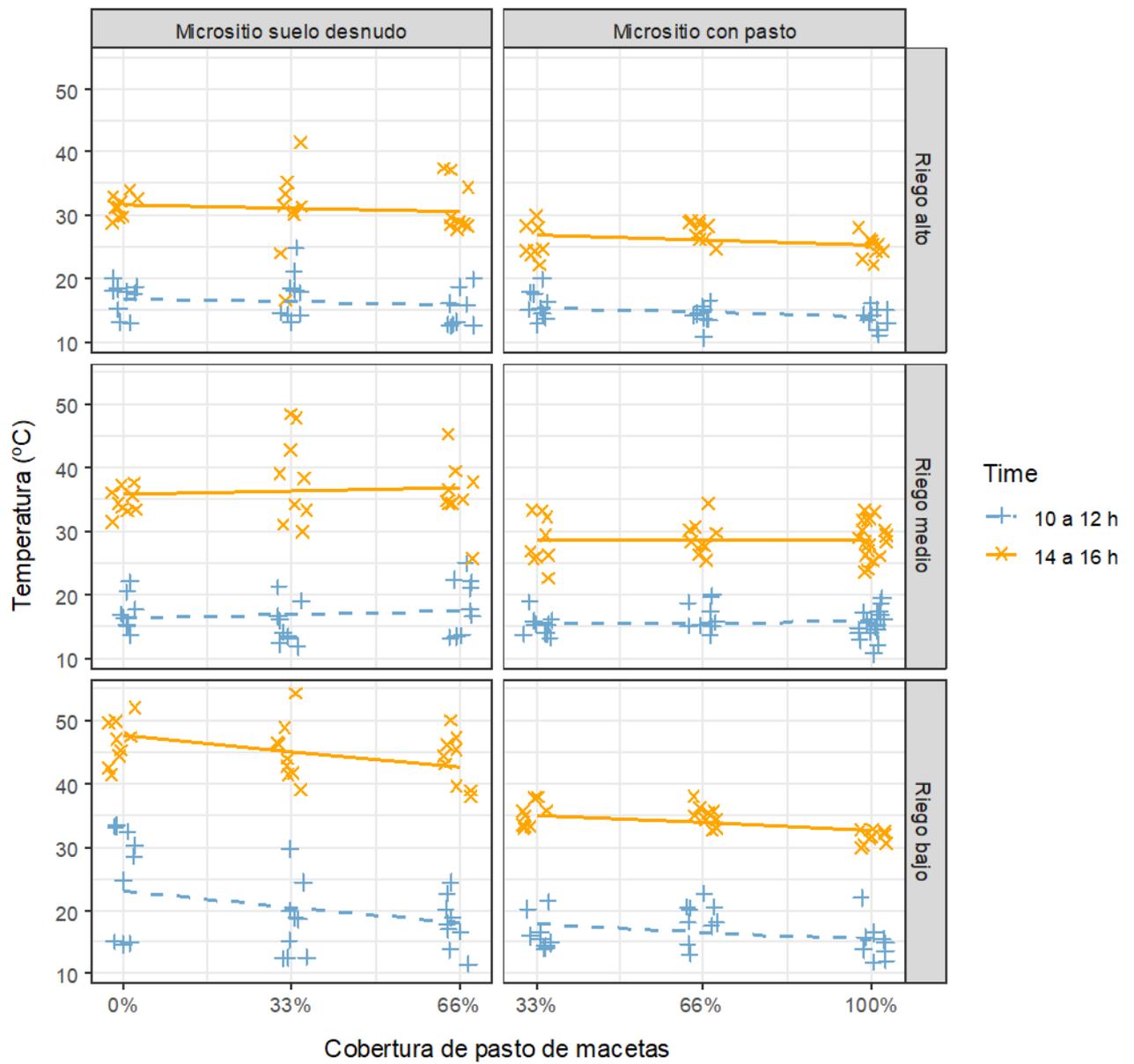


Figura 7.12.6 Variación en el agua agregada a cada maceta a lo largo del experimento.

Paneles izquierdos: agua añadida a cada maceta según su cobertura de pasto y nivel de riego (puntos) y predicciones del modelo de regresión múltiple (líneas).

Paneles derechos: variación en el agua agregada a cada maceta a lo largo del experimento, mostrando la media para cada cobertura de pasto, el nivel de riego y la fecha (líneas de color) y los intervalos de confianza del 95% (sombreado de color).



**Cobertura de pasto de macetas**

Figura 7.12.7 Efecto de la cobertura de pasto, micrositio (pasto o suelo desnudo) y tratamiento de riego sobre la temperatura de la superficie vegetal.

Los puntos "+" y "x" indican los valores de temperatura obtenidos durante los períodos de medición de 10 a 12 h y de 14 a 16 h, respectivamente. Las líneas discontinuas azules y continuas amarillas indican las predicciones de los modelos de regresión múltiple durante los períodos de medición de 10 a 12 h y de 14 a 16 h, respectivamente.

Tabla 7.12.1 Efecto de las variables predictoras sobre las variables de respuesta modeladas en el experimento en invernadero.

"Ambos" indica el modelado en micrositos de suelo herbado y desnudo juntos. "Interceptar" equivale a cobertura nula de pasto, especies de *A. chilensis* y situaciones de alto riego. En los modelos de temperatura, Ordenada al origen equivale a cobertura de pasto nulo, mediciones a las 10:00 am y situaciones de riego alto. Se muestran las estimaciones del modelo y el error estándar entre paréntesis del modelo con el AICc más bajo. Los efectos que son más del doble de sus valores de error estándar se representan en negrita. "-" indica no evaluado; ":" indica la interacción entre variables; "\*" indica que el error estándar es alto debido a los bajos números de establecimiento de plántulas.

Variable respuesta	Emergencia (# plántulas)			Supervivencia (# plántulas)			Establecimiento final (# plántulas)			Biomasa por unidad de área (mm <sup>3</sup> /mm <sup>2</sup> )		
	Suelo desnudo	Pasto	Ambos	Suelo desnudo	Pasto	Ambos	Suelo desnudo	Pasto	Ambos	Suelo desnudo	Pasto	Ambos
Micrositio (Ordenada al origen)	<b>-1.31 (0.22)</b>	<b>-2.19 (0.45)</b>	0.24 (0.63)	<b>6.67 (1.55)</b>	0.37 (0.28)	<b>3.99 (1.21)</b>	<b>-1.05 (0.29)</b>	<b>-3.14 (0.71)</b>	1.95 (1.04)	<b>0.04 (0.01)</b>	<b>0.03 (0.01)</b>	<b>0.03 (0.01)</b>
Cobertura de pastos (CP)		0.93 (0.5)	<b>-3.44 (1.35)</b>	<b>-6.43 (1.79)</b>			-1.16 (0.98)	1.37 (0.78)	<b>-7.88 (2.62)</b>	-0.05 (0.04)	-0.01 (0.01)	
<i>N. dombeyi</i> (ND)	<b>0.92 (0.24)</b>	<b>1.43 (0.26)</b>	-0.23 (0.8)	-1.77 (0.9)		<b>-2.66 (1.2)</b>	0.16 (0.34)	<b>1.16 (0.39)</b>	-1.6 (1.18)	-0.02 (0.01)		<b>0.02 (0.01)</b>
Riego medio (RM)	-0.5 (0.26)	<b>-0.73 (0.27)</b>	<b>-1.11 (0.28)</b>	<b>-3.24 (1)</b>	<b>-2.1 (0.56)</b>	<b>-2.39 (0.66)</b>	-0.27 (0.35)	<b>-2.11 (0.5)</b>	<b>-1.98 (0.42)</b>			-0.02 (0.01)
Riego bajo (RB)	<b>-1.75 (0.35)</b>	<b>-2.27 (0.39)</b>	<b>-2.59 (0.43)</b>	<b>-5.84 (1.32)</b>	-19 (2421)*	-21 (2031)*	<b>-2.29 (0.63)</b>	-21 (2684)*	-21 (2254)*			
Micrositio con pasto (MP)	-	-		-	-	<b>-4.75 (1.38)</b>	-	-	<b>-3.46 (1.29)</b>	-	-	<b>-0.02 (0.01)</b>
CP : ND			3.28 (1.67)				2.17 (1.19)		<b>6.4 (2.71)</b>	<b>0.1 (0.04)</b>		
CP : RM							<b>-3.4 (1.38)</b>					
CP : RB							-50 (4644)*					
CP : MP	-	-		-	-		-	-	<b>5.2 (2.46)</b>	-	-	
ND : MP	-	-		-	-	<b>3.99 (1.48)</b>	-	-		-	-	
RM : MP	-	-		-	-		-	-		-	-	
RB : MP	-	-		-	-		-	-		-	-	

Tabla 7.12.1 (continuación)

Variable respuesta	Altura (mm)			Diámetro (mm)			Temperatura (°C)		
	Suelo desnudo	Pasto	Ambos	Suelo desnudo	Pasto	Ambos	Suelo desnudo	Pasto	Ambos
Micrositio (Ordenada al origen)	<b>33.66 (1.49)</b>	<b>43 (3.3)</b>	<b>29.59 (1.32)</b>	<b>0.65 (0.03)</b>	<b>0.42 (0.03)</b>	<b>0.42 (0.07)</b>	<b>16.97 (1.18)</b>	<b>16.14 (0.95)</b>	<b>16.18 (0.9)</b>
Cobertura de pastos (CP)				<b>-0.29 (0.15)</b>		<b>0.4 (0.17)</b>	-1.63 (2.34)	-2.31 (1.24)	
<i>N. dombeyi</i> (ND)	<b>-6.55 (2.02)</b>	<b>-8.55 (4.1)</b>		<b>-0.1 (0.04)</b>			NE	NE	
Riego medio (RM)			-3.76 (3.1)				-0.65 (1.67)	-0.71 (1.3)	0.57 (1.28)
Riego bajo (RB)							<b>6.04 (1.67)</b>	<b>2.76 (1.34)</b>	1.96 (1.28)
Micrositio con pasto (MP)	-	-	3.72 (2.32)	-	-	<b>-0.19 (0.06)</b>	-	-	-1.17 (1.28)
Hora (H)	-	-	-	-	-	-	<b>14.62 (1.26)</b>	<b>11.59 (0.68)</b>	<b>14.69 (1.28)</b>
CP : ND				<b>0.45 (0.17)</b>			NE	NE	NE
CP : RM							3.32 (3.31)	2.52 (1.62)	
CP : RB							-6.02 (3.31)	-1.24 (1.75)	
RM : H	-	-	-	-	-	-	<b>4.84 (1.78)</b>	1.48 (0.89)	<b>5.69 (1.8)</b>
RB : H	-	-	-	-	-	-	<b>9.97 (1.78)</b>	<b>5.66 (0.96)</b>	<b>11.47 (1.8)</b>
CP : MP	-	-		-	-		-	-	
ND : MP	-	-		-	-		-	-	
RM : MP	-	-	<b>25.45 (7.77)</b>	-	-		-	-	0.26 (1.8)
RB : MP	-	-		-	-		-	-	0.33 (1.8)
H : MP	-	-	-	-	-	-	-	-	-2.92 (1.8)
RM : H : MP	-	-	-	-	-	-	-	-	-4.68 (2.55)
RB : H : MP	-	-	-	-	-	-	-	-	<b>-5.59 (2.55)</b>

## 7.13 RESULTADOS DE LOS MODELOS ESTADÍSTICOS

### 7.13.1 Estudios mediante sensores remotos

#### 7.13.1.1 Resultados del ajuste NMDS

##### 7.13.1.1.1 NMDS

###### Coordenadas de variables en tres ejes NMDS:

	MDS1	MDS2	MDS3
area	-0.279172794	4.410251e-02	3.241093e-01
per	-0.199617384	2.698697e-02	2.189633e-01
compact	0.022316059	1.055035e-02	-4.885750e-02
convex	-0.051410232	1.136838e-02	3.307210e-02
solid	0.002888206	1.047985e-02	-2.725044e-02
round	0.027431014	1.020059e-02	-5.803802e-02
formfac	0.066627266	1.060526e-02	-9.504944e-02
elong	-0.043328287	1.244532e-02	2.951246e-02
rect_fi	0.004302721	1.031099e-02	-2.912337e-02
main_di	-0.053804711	-6.016292e-02	1.551420e-02
maxaxln	-0.152911277	2.400879e-02	1.585972e-01
minaxln	-0.123402979	2.155707e-02	1.184943e-01
holesol	-0.014760436	1.133364e-02	-7.309210e-03
t	-0.040634690	6.308895e-02	-1.576566e-02
ep	-0.023576382	2.749774e-02	-9.111402e-03
alt	0.016142393	-7.026052e-02	7.348331e-03
pend	0.048574053	-1.862507e-01	2.194122e-02
ori	0.145898850	1.998614e-02	1.936672e-01
ppt	-0.011242178	7.865681e-03	-4.552637e-03
perarea	0.024075162	7.406431e-03	-5.064922e-02
ivn160210	0.861228097	3.420656e-01	3.758687e-01
ivn160320	1.000000000	1.209526e-15	1.827065e-17
ivn171012	-0.224137187	9.745576e-01	-1.460454e-15

###### Correlación entre variables utilizando los tres ejes NMDS

Por encima de la diagonal: correlación; por debajo de la diagonal: prueba-p

	area	per	compact	convex	solid	round	formfac	elong
area	NA	0.99997989	-0.91705284	0.9731447	-0.72734184	-0.93116201	-0.97659025	0.9673360
per	0.004037032	NA	-0.91450570	0.9745849	-0.72297533	-0.92883121	-0.97520655	0.9689241
compact	0.261122664	0.26515970	NA	-0.8006316	0.94067398	0.99931701	0.98136258	-0.7860122
convex	0.147872208	0.14383518	0.40899487	NA	-0.54983236	-0.82222533	-0.90084706	0.9997116
solid	0.481510979	0.48554801	0.22038831	0.6293832	NA	0.92749299	0.85793832	-0.5296149
round	0.237592432	0.24162946	0.02353023	0.3854646	0.24391855	NA	0.98779337	-0.8083199
formfac	0.138020753	0.14205778	0.12310191	0.2858930	0.34349023	0.09957168	NA	-0.8901616
elong	0.163161912	0.15912488	0.42428458	0.0152897	0.64467289	0.40075434	0.30118266	NA
rect_fi	0.449997080	0.45403411	0.18887442	0.5978693	0.03151390	0.21240465	0.31197633	0.6131590
main_di	0.407939754	0.41197679	0.14681709	0.5558120	0.07357123	0.17034732	0.26991900	0.5711017
maxaxln	0.023499014	0.01946198	0.28462168	0.1243732	0.50500999	0.26109145	0.16151977	0.1396629
minaxln	0.046304979	0.04226795	0.30742764	0.1015672	0.52781596	0.28389741	0.18432573	0.1168569
holesol	0.794853192	0.79081616	0.94402414	0.6469810	0.72363583	0.96755438	0.93287394	0.6316913
t	0.826157241	0.82212021	0.91272009	0.6782850	0.69233178	0.93625033	0.96417799	0.6629953
ep	0.796470868	0.79243384	0.94240647	0.6485987	0.72201815	0.96593670	0.93449162	0.6333090
alt	0.914699748	0.91066272	0.82417759	0.7668275	0.60378927	0.84770782	0.94727950	0.7515378
pend	0.907603019	0.90356599	0.83127432	0.7597308	0.61088600	0.85480455	0.95437623	0.7444411
ori	0.854810065	0.85884710	0.59368740	0.9973177	0.37329909	0.61721763	0.71678931	0.9820280
ppt	0.749435850	0.74539882	0.98944149	0.6015636	0.76905317	0.98702828	0.88745660	0.5862739
perarea	0.223377741	0.22741477	0.03774492	0.3712499	0.25813324	0.01421469	0.08535699	0.3865397
ivn160210	0.344050421	0.34001339	0.60517309	0.1961782	0.82556140	0.58164285	0.48207117	0.1808885
ivn160320	0.306986816	0.30294978	0.56810948	0.1591146	0.78849780	0.54457925	0.44500757	0.1438249
ivn171012	0.861118464	0.85708143	0.87775887	0.7132463	0.65737056	0.90128910	0.99913922	0.6979566

	rect_fi	main_di	maxaxln	minaxln	holesol	t	ep	alt
area	-0.76040894	0.8016236	0.99931882	0.9973559	0.316695711	0.26969046	0.31428445	-0.133588760
per	-0.75627532	0.7978164	0.99953275	0.9977967	0.322704251	0.27579139	0.32029812	-0.139870549
compact	0.95631140	-0.9735249	-0.90171220	-0.8856492	0.087813418	0.13666987	0.09034436	-0.272683564
convex	-0.59048966	0.6424790	0.98097689	0.9873002	0.526536115	0.48411257	0.52437415	-0.358132023
solid	0.99877503	-0.9933297	-0.70152024	-0.6755460	0.420604776	0.46468967	0.42290876	-0.582959457
round	0.94485511	-0.9644133	-0.91707239	-0.9022035	0.050943407	0.09997048	0.05348098	-0.236944908
formfac	0.88230873	-0.9114556	-0.96798672	-0.9583758	-0.105246089	-0.05623939	-0.10271882	-0.082718546
elong	-0.57093842	0.6238912	0.97603214	0.9832004	0.546800430	0.50498596	0.54467115	-0.380450570
rect_fi	NA	-0.9978186	-0.73592401	-0.7112022	0.375197572	0.42030570	0.37755176	-0.542041405
main_di	0.04205733	NA	0.77901536	0.7560588	-0.313186434	-0.35948757	-0.31559862	0.485382796
maxaxln	0.47349609	0.4314388	NA	0.9993584	0.351484226	0.30504314	0.34910419	-0.170070772
minaxln	0.49630206	0.4542447	0.02280597	NA	0.384789307	0.33895626	0.38244268	-0.205255749
holesol	0.75514973	0.7972071	0.77135418	0.7485482	NA	0.99879129	0.99999677	-0.982332387
t	0.72384568	0.7659030	0.80265823	0.7798523	0.031304049	NA	0.99891296	-0.990343646
ep	0.75353205	0.7955894	0.77297185	0.7501659	0.001617676	0.02968637	NA	-0.982804756
alt	0.63530317	0.6773605	0.89120073	0.8683948	0.119846556	0.08854251	0.11822888	NA
pend	0.64239990	0.6844572	0.88410401	0.8612980	0.112749827	0.08144578	0.11113215	0.007096729
ori	0.40481298	0.4468703	0.87830908	0.9011150	0.350336743	0.31903269	0.34871907	0.230490187
ppt	0.80056707	0.8426244	0.72593684	0.7031309	0.045417343	0.07672139	0.04703502	0.165263899
perarea	0.22661934	0.1845620	0.24687675	0.2696827	0.981769067	0.95046502	0.98015139	0.861922511
ivn160210	0.79404750	0.7519902	0.32055141	0.2977454	0.450802771	0.48210682	0.45242045	0.570649327
ivn160320	0.75698390	0.7149266	0.28348780	0.2606818	0.487866376	0.51917042	0.48948405	0.607712932
ivn171012	0.68888446	0.7309418	0.83761945	0.8148135	0.066265272	0.03496122	0.06464760	0.053581284

	pend	ori	ppt	perarea	ivn160210	ivn160320	ivn171012
area	-0.14462783	0.226091901	0.38350199	-0.93907028	-0.8574859	-0.8859705	0.216428338
per	-0.15089956	0.219910244	0.38935074	-0.93687173	-0.8607313	-0.8888934	0.222615000
compact	-0.26194178	-0.595778282	0.01658451	0.99824289	0.5811920	0.6275575	0.190838147
convex	-0.36851767	-0.004213293	0.58579640	-0.83472779	-0.9528945	-0.9689281	0.435354242
solid	-0.57386605	-0.832951010	0.35486571	0.91891524	0.2705916	0.3261490	0.512592203
round	-0.22610034	-0.565692780	-0.02037452	0.99975073	0.6108660	0.6558992	0.154434156
formfac	-0.07160432	-0.430337204	-0.17586339	0.99102494	0.7267377	0.7654756	-0.001352115
elong	-0.39073595	-0.028226566	0.60509038	-0.82126306	-0.9599034	-0.9745885	0.456848145
rect_fi	-0.53264009	-0.804550131	0.30816972	0.93730790	0.3178959	0.3725254	0.469477711
main_di	0.47560655	0.763589518	-0.24469491	-0.95826980	-0.3797934	-0.4329766	-0.410165626
maxaxln	-0.18104509	0.189989697	0.41732288	-0.92574585	-0.8758891	-0.9024808	0.252310020
minaxln	-0.21615294	0.154704283	0.44960309	-0.91160826	-0.8926087	-0.9173287	0.286805234
holesol	-0.98435751	-0.852363667	0.99745628	0.02863317	-0.7595864	-0.7204546	0.994587604
t	-0.99182751	-0.877037664	0.99274701	0.07773088	-0.7266992	-0.6854964	0.998492443
ep	-0.98480201	-0.853689749	0.99727193	0.03117307	-0.7579313	-0.7186901	0.994848410
alt	0.99993787	0.935171584	-0.96649378	-0.21519511	0.6244463	0.5779408	-0.996460193
pend	NA	0.931165166	-0.96929513	-0.20429562	0.6331143	0.5870019	-0.997335387
ori	0.23758692	NA	-0.81291919	-0.54714096	0.3073142	0.2514228	-0.902085516
ppt	0.15816717	0.395754086	NA	-0.04269133	-0.8040158	-0.7680554	0.984651470
perarea	0.86901924	0.631432324	0.97281359	NA	0.6283904	0.6725889	0.132336981
ivn160210	0.56355260	0.801139514	0.40538543	0.56742816	NA	0.9983057	-0.687897105
ivn160320	0.60061620	0.838203119	0.44244903	0.53036456	0.0370636	NA	-0.644499389
ivn171012	0.04648456	0.284071471	0.11168261	0.91550380	0.5170680	0.5541316	NA

### 7.13.1.1.2 Ajuste del IVN sobre el ordenamiento NMDS

```
envfit(nmnds_ord_rot~ivn160210+ivn160320+ivn171012+leyn3,
data=resp, choices=c(1:3))
```

\*\*\*VECTORS

	NMDS1	NMDS2	NMDS3	r2	Pr(>r)
ivn160210	0.86123	0.34207	0.37587	0.0580	0.001 ***
ivn160320	1.00000	0.00000	0.00000	0.0968	0.001 ***
ivn171012	-0.22414	0.97456	0.00000	0.2701	0.001 ***

---  
Signif. codes: 0 '\*\*\*' 0.001 '\*\*' 0.01 '\*' 0.05 '.' 0.1 ' ' 1  
Permutation: free  
Number of permutations: 999

\*\*\*FACTORS:

Centroids:

	NMDS1	NMDS2	NMDS3
leyn3Arbu Na	-0.0074	-0.0237	0.0178
leyn3Ci	0.0077	-0.0019	-0.0102
leyn3Ci-Co	0.0014	0.0172	-0.0095
leyn3Ci-Ni	-0.0066	-0.0001	-0.0073
leyn3Ci-Ni Baj	0.0067	0.0037	0.0002
leyn3Ci-SpVs	0.0002	0.0241	-0.0001
leyn3Ci Abi	-0.0174	-0.0011	0.0005
leyn3Co	0.0241	-0.0143	0.0067

```

leyn3Co-Ci      -0.0222  0.0221 -0.0131
leyn3Le         0.0407 -0.0653  0.0251
leyn3Le Ach    0.0361 -0.0834  0.0356
leyn3Le Baj    0.0517 -0.0745  0.0215
leyn3Ma-Ni     -0.0242  0.0623  0.0084
leyn3mCo-Ci    0.0045  0.0154 -0.0060
leyn3mMa-Rd-Ci -0.0067  0.0001 -0.0234
leyn3MMx       -0.0070  0.0042 -0.0053
leyn3Ni        -0.0089  0.0198  0.0026
leyn3Ni-Co     -0.0040  0.0246 -0.0151
leyn3Ni-Ma     -0.0163  0.0539 -0.0050
leyn3Ni Baj    -0.0031 -0.0167  0.0063
leyn3Ni Baj-Ci -0.0089 -0.0385 -0.0028

```

```

Goodness of fit:
      r2 Pr(>r)
leyn3 0.1624  0.001 ***
---

```

```

Signif. codes:  0 '***' 0.001 '**' 0.01 '*' 0.05 '.' 0.1 ' ' 1
Permutation: free
Number of permutations: 999

```

### Análisis de Tukey 'Honest Significant Difference': diferencias entre tipos de vegetación

```

Tukey multiple comparisons of means
 95% family-wise confidence level

```

```

Fit: aov(formula = distances ~ group, data = df)

```

```

Format: Group X vs. Group Y

```

	diff	lwr	upr	p adj
Ci vs. Arbu Na	-0.0704620330	-0.1020163463	-0.0389077197	0.0000000
Ci Abi vs. Arbu Na	-0.0123717044	-0.0439260177	0.0191826089	0.9985692
Ci-Co vs. Arbu Na	-0.0651780939	-0.0967324072	-0.0336237806	0.0000000
Ci-Ni vs. Arbu Na	-0.0698809630	-0.1014352763	-0.0383266497	0.0000000
Ci-Ni Baj vs. Arbu Na	-0.0661816328	-0.0977359461	-0.0346273195	0.0000000
Ci-SpVs vs. Arbu Na	-0.0494390822	-0.0809933955	-0.0178847689	0.0000048
Co vs. Arbu Na	-0.0398470641	-0.0716407308	-0.0080533973	0.0014576
Co-Ci vs. Arbu Na	-0.0246686839	-0.0562229972	0.0068856294	0.3828328
Le vs. Arbu Na	-0.0580858025	-0.0914878366	-0.0246837684	0.0000001
Le Ach vs. Arbu Na	-0.0610218933	-0.0970240351	-0.0250197515	0.0000003
Le Baj vs. Arbu Na	-0.0851722198	-0.1209424189	-0.0494020206	0.0000000
Ma-Ni vs. Arbu Na	-0.0301876683	-0.0618467866	0.0014714500	0.0842550
mCo-Ci vs. Arbu Na	-0.0597772689	-0.0915166339	-0.0280379039	0.0000000
mMa-Rd-Ci vs. Arbu Na	-0.0734414464	-0.1049957598	-0.0418871331	0.0000000
MMx vs. Arbu Na	-0.0515981728	-0.0831524861	-0.0200438595	0.0000012
Ni vs. Arbu Na	-0.0394995530	-0.0711586713	-0.0078404347	0.0015954
Ni Baj vs. Arbu Na	-0.0289226867	-0.0598470000	0.0032616267	0.1500177
Ni Baj-Ci vs. Arbu Na	-0.0468602403	-0.0786813036	-0.0150391769	0.0000306
Ni-Co vs. Arbu Na	-0.0328843288	-0.0646507634	-0.0011178943	0.0327368
Ni-Ma vs. Arbu Na	-0.0188891064	-0.0504434197	0.0126652069	0.8555513
Ci Abi vs. Ci	0.0580903286	0.0267771983	0.0894034589	0.0000000
Ci-Co vs. Ci	0.0052839391	-0.0260291912	0.0365970694	1.0000000
Ci-Ni vs. Ci	0.0005810700	-0.0307320603	0.0318942003	1.0000000
Ci-Ni Baj vs. Ci	0.0042804002	-0.0270327302	0.0355935305	1.0000000
Ci-SpVs vs. Ci	0.0210229508	-0.0102901795	0.0523360811	0.6878783
Co vs. Ci	0.0306149689	-0.0009393444	0.0621692822	0.0701973
Co-Ci vs. Ci	0.0457933491	0.0144802188	0.0771064794	0.0000372
Le vs. Ci	0.0123762305	-0.0207980566	0.0455505176	0.9992850
Le Ach vs. Ci	0.0094401397	-0.0263508040	0.0452310834	0.9999969
Le Baj vs. Ci	-0.0147101868	-0.0502678103	0.0208474367	0.9970643
Ma-Ni vs. Ci	0.0402743647	0.0088556248	0.0716931045	0.0009166
mCo-Ci vs. Ci	0.0106847641	-0.0208148348	0.0421843630	0.9998231
mMa-Rd-Ci vs. Ci	-0.0029794135	-0.0342925438	0.0283337168	1.0000000
MMx vs. Ci	0.0188638602	-0.0124492702	0.0501769905	0.8483902
Ni vs. Ci	0.0309624800	-0.0004562598	0.0623812198	0.0591309
Ni Baj vs. Ci	0.0421693463	0.0108562160	0.0734824766	0.0003058
Ni Baj-Ci vs. Ci	0.0236017927	-0.0079801248	0.0551837102	0.4756011
Ni-Co vs. Ci	0.0375777041	0.0060508298	0.0691045784	0.0037871
Ni-Ma vs. Ci	0.0515729265	0.0202597962	0.0828860569	0.0000009
Ci-Co vs. Ci Abi	-0.0528063895	-0.0841195198	-0.0214932592	0.0000004
Ci-Ni vs. Ci Abi	-0.0575092586	-0.0888223889	-0.0261961283	0.0000000
Ci-Ni Baj vs. Ci Abi	-0.0538099284	-0.0851230587	-0.0224967981	0.0000002
Ci-SpVs vs. Ci Abi	-0.0370673778	-0.0683805081	-0.0057542475	0.0042807

Co vs. Ci Abi	-0.0274753597	-0.0590296730	0.0040789536	0.1904851
Co-Ci vs. Ci Abi	-0.0122969795	-0.0436101098	0.0190161508	0.9985373
Le vs. Ci Abi	-0.0457140981	-0.0788883852	-0.0125398110	0.0001762
Le Ach vs. Ci Abi	-0.0486501889	-0.0844411326	-0.0128592452	0.0002454
Le Baj vs. Ci Abi	-0.0728005154	-0.1083581389	-0.0372428919	0.0000000
Ma-Ni vs. Ci Abi	-0.0178159639	-0.0492347038	0.0136027759	0.9070819
mCo-Ci vs. Ci Abi	-0.0474055645	-0.0789051634	-0.0159059656	0.0000164
mMa-Rd-Ci vs. Ci Abi	-0.0610697421	-0.0923828724	-0.0297566117	0.0000000
MMx vs. Ci Abi	-0.0392264684	-0.0705395987	-0.0079133381	0.0014713
Ni vs. Ci Abi	-0.0271278486	-0.0585465884	0.0042908912	0.2031829
Ni Baj vs. Ci Abi	-0.0159209823	-0.0472341126	0.0153921480	0.9668961
Ni Baj-Ci vs. Ci Abi	-0.0344885359	-0.0660704533	-0.0029066184	0.0157299
Ni-Co vs. Ci Abi	-0.0205126245	-0.0520394988	0.0110142498	0.7414954
Ni-Ma vs. Ci Abi	-0.0065174020	-0.0378305324	0.0247957283	1.0000000
Ci-Ni vs. Ci-Co	-0.0047028691	-0.0367015994	0.0266102612	1.0000000
Ci-Ni Baj vs. Ci-Co	-0.0010035389	-0.0323166692	0.0303095914	1.0000000
Ci-SpVs vs. Ci-Co	0.0157390117	-0.0155741186	0.0470521420	0.9706238
Co vs. Ci-Co	0.0253310298	-0.0062232835	0.0568853431	0.3304714
Co-Ci vs. Ci-Co	0.0405094100	0.0091962797	0.0718225403	0.0007537
Le vs. Ci-Co	0.0070922914	-0.0260819957	0.0402665785	0.9999999
Le Ach vs. Ci-Co	0.0041562006	-0.0316347431	0.0399471443	1.0000000
Le Baj vs. Ci-Co	-0.0199941259	-0.0555517494	0.0155634976	0.9136053
Ma-Ni vs. Ci-Co	0.0349904256	0.0035716857	0.0664091654	0.0117200
mCo-Ci vs. Ci-Co	0.0054008250	-0.0260987739	0.0369004239	1.0000000
mMa-Rd-Ci vs. Ci-Co	-0.0082633526	-0.0395764829	0.0230497778	0.9999969
MMx vs. Ci-Co	0.0135799211	-0.0177332092	0.0448930514	0.9946319
Ni vs. Ci-Co	0.0256785409	-0.0057401989	0.0570972807	0.2965605
Ni Baj vs. Ci-Co	0.0368854072	0.0055722769	0.0681985375	0.0046679
Ni Baj-Ci vs. Ci-Co	0.0183178536	-0.0132640639	0.0498997711	0.8876439
Ni-Co vs. Ci-Co	0.0322937650	0.0007668907	0.0638206393	0.0374052
Ni-Ma vs. Ci-Co	0.0462889874	0.0149758571	0.0776021178	0.0000275
Ci-Ni Baj vs. Ci-Ni	0.0036993302	-0.0276138001	0.0350124605	1.0000000
Ci-SpVs vs. Ci-Ni	0.0204418808	-0.0108712495	0.0517550111	0.7360326
Co vs. Ci-Ni	0.0300338989	-0.0015204144	0.0615882122	0.0858121
Co-Ci vs. Ci-Ni	0.0452122791	0.0138991488	0.0765254094	0.0000528
Le vs. Ci-Ni	0.0117951605	-0.0213791266	0.0449694476	0.9996432
Le Ach vs. Ci-Ni	0.0088590697	-0.0269318740	0.0446500134	0.9999990
Le Baj vs. Ci-Ni	-0.0152912568	-0.0508488803	0.0202663667	0.9951710
Ma-Ni vs. Ci-Ni	0.0396932947	0.0082745548	0.0711120345	0.0012396
mCo-Ci vs. Ci-Ni	0.0101036941	-0.0213959048	0.0416032930	0.9999251
mMa-Rd-Ci vs. Ci-Ni	-0.0035604835	-0.0348736138	0.0277526469	1.0000000
MMx vs. Ci-Ni	0.0182827902	-0.0130303401	0.0495959205	0.8813943
Ni vs. Ci-Ni	0.0303814100	-0.0010373298	0.0618001498	0.0727650
Ni Baj vs. Ci-Ni	0.0415882763	0.0102751460	0.0729014066	0.0004213
Ni Baj-Ci vs. Ci-Ni	0.0230207227	-0.0085611947	0.0546026402	0.5273024
Ni-Co vs. Ci-Ni	0.0369966341	0.0054697598	0.0685235084	0.0049866
Ni-Ma vs. Ci-Ni	0.0509918566	0.0196787262	0.0823049869	0.0000013
Ci-SpVs vs. Ci-Ni Baj	0.0167425506	-0.0145705797	0.0480556809	0.9454608
Co vs. Ci-Ni Baj	0.0263345687	-0.0052197446	0.0578888821	0.2589528
Co-Ci vs. Ci-Ni Baj	0.0415129489	0.0101998186	0.0728260793	0.0004390
Le vs. Ci-Ni Baj	0.0080958303	-0.0250784568	0.0412701174	0.9999992
Le Ach vs. Ci-Ni Baj	0.0051597395	-0.0306312042	0.0409506833	1.0000000
Le Baj vs. Ci-Ni Baj	-0.0189905870	-0.0545482105	0.0165670365	0.9460442
Ma-Ni vs. Ci-Ni Baj	0.0359939645	0.0045752247	0.0674127043	0.0074812
mCo-Ci vs. Ci-Ni Baj	0.0064043639	-0.0250952350	0.0379039629	1.0000000
mMa-Rd-Ci vs. Ci-Ni Baj	-0.0072598136	-0.0385729439	0.0240533167	0.9999997
MMx vs. Ci-Ni Baj	0.0145834600	-0.0167296703	0.0458965903	0.9873321
Ni vs. Ci-Ni Baj	0.0266820798	-0.0047366600	0.0581008197	0.2294934
Ni Baj vs. Ci-Ni Baj	0.0378889462	0.0065758158	0.0692020765	0.0028763
Ni Baj-Ci vs. Ci-Ni Baj	0.0193213926	-0.0122605249	0.0509033100	0.8299260
Ni-Co vs. Ci-Ni Baj	0.0332973040	0.0017704297	0.0648241783	0.0251545
Ni-Ma vs. Ci-Ni Baj	0.0472925264	0.0159793961	0.0786056567	0.0000148
Co vs. Ci-SpVs	0.0095920181	-0.0219622952	0.0411463314	0.9999679
Co-Ci vs. Ci-SpVs	0.0247703983	-0.0065427320	0.0560835286	0.3592523
Le vs. Ci-SpVs	-0.0086467203	-0.0418210074	0.0245275668	0.9999975
Le Ach vs. Ci-SpVs	-0.0115828111	-0.0473737548	0.0242081327	0.9999139
Le Baj vs. Ci-SpVs	-0.0357331376	-0.0712907611	-0.0001755141	0.0471843
Ma-Ni vs. Ci-SpVs	0.0192514139	-0.0121673259	0.0506701537	0.8279856
mCo-Ci vs. Ci-SpVs	-0.0103381867	-0.0418377856	0.0211614122	0.9998931
mMa-Rd-Ci vs. Ci-SpVs	-0.0240023643	-0.0553154946	0.0073107661	0.4230303
MMx vs. Ci-SpVs	-0.0021590906	-0.0334722209	0.0291540397	1.0000000
Ni vs. Ci-SpVs	0.0099395292	-0.0214792106	0.0413582690	0.9999396
Ni Baj vs. Ci-SpVs	0.0211463955	-0.0101667348	0.0524595258	0.6773056
Ni Baj-Ci vs. Ci-SpVs	0.0025788419	-0.0290030755	0.0341607594	1.0000000
Ni-Co vs. Ci-SpVs	0.0165547533	-0.0149721210	0.0480816276	0.9542142
Ni-Ma vs. Ci-SpVs	0.0305499758	-0.0007631546	0.0618631061	0.0660967

Co-Ci vs. Co	0.0151783802	-0.0163759331	0.0467326935	0.9817238
Le vs. Co	-0.0182387384	-0.0516407725	0.0151632957	0.9335946
Le Ach vs. Co	-0.0211748292	-0.0571769710	0.0148273126	0.8742059
Le Baj vs. Co	-0.0453251557	-0.0810953549	-0.0095549566	0.0011663
Ma-Ni vs. Co	0.0096593957	-0.0219997225	0.0413185140	0.9999660
mCo-Ci vs. Co	-0.0199302048	-0.0516695698	0.0118091602	0.7953591
mMa-Rd-Ci vs. Co	-0.0335943824	-0.0651486957	-0.0020400691	0.0225550
MMx vs. Co	-0.0117511087	-0.0433054221	0.0198032046	0.9993027
Ni vs. Co	0.0003475111	-0.0313116072	0.0320066294	1.0000000
Ni Baj vs. Co	0.0115543774	-0.0199999359	0.0431086907	0.9994524
Ni Baj-Ci vs. Co	-0.0070131762	-0.0388342395	0.0248078871	0.9999999
Ni-Co vs. Co	0.0069627352	-0.0248036993	0.0387291697	0.9999999
Ni-Ma vs. Co	0.0209579576	-0.0105963557	0.0525122709	0.7068759
Le vs. Co-Ci	-0.0334171186	-0.0665914057	-0.0002428315	0.0458741
Le Ach vs. Co-Ci	-0.0363532094	-0.0721441531	-0.0005622657	0.0415087
Le Baj vs. Co-Ci	-0.0605035359	-0.0960611594	-0.0249459124	0.0000003
Ma-Ni vs. Co-Ci	-0.0055189844	-0.0369377243	0.0258997554	1.0000000
mCo-Ci vs. Co-Ci	-0.0351085850	-0.0666081839	-0.0036089861	0.0115766
mMa-Rd-Ci vs. Co-Ci	-0.0487727626	-0.0800858929	-0.0174596323	0.0000058
MMx vs. Co-Ci	-0.0269294889	-0.0582426193	0.0043836414	0.2093312
Ni vs. Co-Ci	-0.0148308691	-0.0462496089	0.0165878707	0.9852170
Ni Baj vs. Co-Ci	-0.0036240028	-0.0349371331	0.0276891275	1.0000000
Ni Baj-Ci vs. Co-Ci	-0.0221915564	-0.0537734739	0.0093903611	0.6016746
Ni-Co vs. Co-Ci	-0.0082156450	-0.0397425193	0.0233112293	0.9999975
Ni-Ma vs. Co-Ci	0.0057795774	-0.0255335529	0.0370927078	1.0000000
Le Ach vs. Le	-0.0029360908	-0.0403661970	0.0344940154	1.0000000
Le Baj vs. Le	-0.0270864173	-0.0642934836	0.0101206490	0.5299351
Ma-Ni vs. Le	0.0278981342	-0.0053758558	0.0611721241	0.2509801
mCo-Ci vs. Le	-0.0016914664	-0.0350418176	0.0316588848	1.0000000
mMa-Rd-Ci vs. Le	-0.0153556440	-0.0485299311	0.0178186431	0.9882040
MMx vs. Le	0.0064876297	-0.0266866574	0.0396619168	1.0000000
Ni vs. Le	0.0185862495	-0.0146877404	0.0518602394	0.9184974
Ni Baj vs. Le	0.0297931158	-0.0033811713	0.0629674029	0.1479670
Ni Baj-Ci vs. Le	0.0112255622	-0.0222025503	0.0446536747	0.9998481
Ni-Co vs. Le	0.0252014736	-0.00821746405	0.0585775878	0.4541543
Ni-Ma vs. Le	0.0391966960	0.0060224090	0.0723709831	0.0044254
Le Baj vs. Le Ach	-0.0241503265	-0.0637081843	0.0154075313	0.8325213
Ma-Ni vs. Le Ach	0.0308342250	-0.0050491519	0.0667176018	0.2106340
mCo-Ci vs. Le Ach	0.0012444624	-0.0347095722	0.0371988210	1.0000000
mMa-Rd-Ci vs. Le Ach	-0.0124195532	-0.0482104969	0.0233713906	0.9997511
MMx vs. Le Ach	0.0094237205	-0.0263672233	0.0452146642	0.9999970
Ni vs. Le Ach	0.0215223403	-0.0143610366	0.0574057172	0.8533821
Ni Baj vs. Le Ach	0.0327292066	-0.0030617371	0.0685201504	0.1261700
Ni Baj-Ci vs. Le Ach	0.0141616530	-0.0218646851	0.0501879911	0.9985177
Ni-Co vs. Le Ach	0.0281375644	-0.0078405307	0.0641156595	0.3820848
Ni-Ma vs. Le Ach	0.0421327868	0.0063418431	0.0779237306	0.0047210
Ma-Ni vs. Le Baj	0.0549845515	0.0193338899	0.0906352130	0.0000078
mCo-Ci vs. Le Baj	0.0253949509	-0.0103269918	0.0611168936	0.5783879
mMa-Rd-Ci vs. Le Baj	0.0117307733	-0.0238268502	0.0472883968	0.9998842
MMx vs. Le Baj	0.0335740470	-0.0019835765	0.0691316705	0.0930372
Ni vs. Le Baj	0.0456726668	0.0100220052	0.0813233284	0.0009279
Ni Baj vs. Le Baj	0.0568795331	0.0213219096	0.0924371566	0.0000024
Ni Baj-Ci vs. Le Baj	0.0383119795	0.0025174273	0.0741065318	0.0209542
Ni-Co vs. Le Baj	0.0522878909	0.0165418945	0.0880338874	0.0000370
Ni-Ma vs. Le Baj	0.0662831133	0.0307254898	0.1018407368	0.0000000
mCo-Ci vs. Ma-Ni	-0.0295896006	-0.0611941859	0.0020149848	0.1011358
mMa-Rd-Ci vs. Ma-Ni	-0.0432537781	-0.0746725179	-0.0118350383	0.0001804
MMx vs. Ma-Ni	-0.0214105045	-0.0528292443	0.0100082353	0.6606517
Ni vs. Ma-Ni	-0.0093118847	-0.0408358802	0.0222121109	0.9999798
Ni Baj vs. Ma-Ni	0.0018949817	-0.0295237582	0.0333137215	1.0000000
Ni Baj-Ci vs. Ma-Ni	-0.0166725719	-0.0483592031	0.0150140592	0.9532910
Ni-Co vs. Ma-Ni	-0.0026966605	-0.0343284307	0.0289351097	1.0000000
Ni-Ma vs. Ma-Ni	0.0112985619	-0.0201201779	0.0427173017	0.9995787
mMa-Rd-Ci vs. mCo-Ci	-0.0136641776	-0.0451637765	0.0178354214	0.9946152
MMx vs. mCo-Ci	0.0081790961	-0.0233205029	0.0396786950	0.9999976
Ni vs. mCo-Ci	0.0202777159	-0.0113268694	0.0518823012	0.7635998
Ni Baj vs. mCo-Ci	0.0314845822	-0.0000150167	0.0629841811	0.0502794
Ni Baj-Ci vs. mCo-Ci	0.0129170286	-0.01488497797	0.0446838370	0.9976616
Ni-Co vs. mCo-Ci	0.0268929400	-0.0048191461	0.0586050261	0.2318308
Ni-Ma vs. mCo-Ci	0.0408881624	0.0093885635	0.0723877614	0.0007008
MMx vs. mMa-Rd-Ci	0.0218432736	-0.0094698567	0.0531564039	0.6159851
Ni vs. mMa-Rd-Ci	0.0339418935	0.0025231536	0.0653606333	0.0183853
Ni Baj vs. mMa-Rd-Ci	0.0451487598	0.0138356295	0.0764618901	0.0000549
Ni Baj-Ci vs. mMa-Rd-Ci	0.0265812062	-0.0050007113	0.0581631237	0.2444413
Ni-Co vs. mMa-Rd-Ci	0.0405571176	0.0090302433	0.0720839919	0.0008501
Ni-Ma vs. mMa-Rd-Ci	0.0545523400	0.0232392097	0.0858654703	0.0000001

Ni vs. MMx	0.0120986198	-0.0193201200	0.0435173597	0.9988839
Ni Baj vs. MMx	0.0233054862	-0.0080076442	0.0546186165	0.4840967
Ni Baj-Ci vs. MMx	0.0047379326	-0.0268439849	0.0363198500	1.0000000
Ni-Co vs. MMx	0.0187138440	-0.0128130303	0.0502407183	0.8647232
Ni-Ma vs. MMx	0.0327090664	0.0013959361	0.0640221967	0.0291229
Ni Baj vs. Ni	0.0112068663	-0.0202118735	0.0426256061	0.9996260
Ni Baj-Ci vs. Ni	-0.0073606873	-0.0390473184	0.0243259439	0.9999997
Ni-Co vs. Ni	0.0066152241	-0.0250165461	0.0382469943	0.9999999
Ni-Ma vs. Ni	0.0206104465	-0.0108082933	0.0520291864	0.7280140
Ni Baj-Ci vs. Ni Baj	-0.0185675536	-0.0501494711	0.0130143639	0.8746111
Ni-Co vs. Ni Baj	-0.0045916422	-0.0361185165	0.0269352321	1.0000000
Ni-Ma vs. Ni Baj	0.0094035802	-0.0219095501	0.0407167105	0.9999736
Ni-Co vs. Ni Baj-Ci	0.0139759114	-0.0178179431	0.0457697659	0.9936515
Ni-Ma vs. Ni Baj-Ci	0.0279711338	-0.0036107837	0.0595530513	0.1662895
Ni-Ma vs. Ni-Co	0.0139952224	-0.0175316519	0.0455220967	0.9928391

### 7.13.1.2 Modelos de regresión lineal múltiple

veg = tipo de vegetación\*  
 ppt = precipitación  
 alt = altitud  
 asp = orientación de ladera  
 perarea = perímetro/área ratio  
 elong = alargamiento  
 formfac = factor de forma

(\*) Para conocer los significados de las abreviaturas, consulte el Anexo 7.4

#### 7.13.1.2.1 Primavera

```
lm(formula = ivn171012 ~ veg + ppt + alt + asp + perarea +
    elong + formfac, data = datosint_cen)
```

Residuals:

	Min	1Q	Median	3Q	Max
	-0.34405	-0.06052	0.00117	0.06143	0.39553

Coefficients:

	Estimate	Std. Error	t value	Pr(> t )	
(Intercept)	0.285409	0.006102	46.774	< 2e-16	***
vegCi	-0.023792	0.008818	-2.698	0.007004	**
vegCi-Co	-0.011312	0.012764	-0.886	0.375544	
vegCi-Ni	-0.042348	0.012023	-3.522	0.000433	***
vegCi-Ni Baj	-0.045579	0.014644	-3.112	0.001869	**
vegCi-SpVs	0.010186	0.009448	1.078	0.281041	
vegCi Abi	-0.006301	0.009233	-0.682	0.495003	
vegCo	0.051866	0.009076	5.715	1.19e-08	***
vegCo-Ci	0.041900	0.011168	3.752	0.000178	***
vegLe	-0.037274	0.009274	-4.019	5.95e-05	***
vegLe Ach	-0.121339	0.010291	-11.790	< 2e-16	***
vegLe Baj	-0.132004	0.011457	-11.522	< 2e-16	***
vegMa-Ni	0.091935	0.011471	8.014	1.46e-15	***
vegmCo-Ci	0.024906	0.009230	2.698	0.006999	**
vegmMa-Rd-Ci	-0.013243	0.010894	-1.216	0.224200	
vegMMx	0.027077	0.008436	3.210	0.001341	**
vegNi	-0.018724	0.008393	-2.231	0.025755	*
vegNi-Co	0.091613	0.013894	6.594	4.89e-11	***
vegNi-Ma	0.066115	0.013417	4.928	8.68e-07	***
vegNi Baj	-0.019844	0.008124	-2.443	0.014629	*
vegNi Baj-Ci	0.029158	0.009913	2.941	0.003289	**
vegPradera	0.087108	0.008905	9.782	< 2e-16	***
ppt	0.003560	0.001610	2.211	0.027093	*
alt	-0.050822	0.002212	-22.975	< 2e-16	***
asp	0.006833	0.001568	4.359	1.34e-05	***
perarea	-0.014230	0.001920	-7.413	1.52e-13	***
elong	-0.009712	0.001851	-5.247	1.63e-07	***
formfac	0.004290	0.002042	2.101	0.035746	*

---

Signif. codes: 0 '\*\*\*' 0.001 '\*\*' 0.01 '\*' 0.05 '.' 0.1 ' ' 1

Residual standard error: 0.09367 on 3768 degrees of freedom  
 Multiple R-squared: 0.5417, Adjusted R-squared: 0.5385  
 F-statistic: 165 on 27 and 3768 DF, p-value: < 2.2e-16

**Tabla de análisis de la varianza**

Response: ivn171012

	Df	Sum Sq	Mean Sq	F value	Pr(>F)	
veg	21	32.900	1.5666	178.5651	< 2.2e-16	***
ppt	1	0.452	0.4521	51.5350	8.432e-13	***
alt	1	4.767	4.7665	543.2868	< 2.2e-16	***
asp	1	0.190	0.1895	21.6022	3.469e-06	***
perarea	1	0.367	0.3667	41.7926	1.145e-10	***
elong	1	0.367	0.3669	41.8150	1.132e-10	***
formfac	1	0.039	0.0387	4.4123	0.03575	*
Residuals	3768	33.059	0.0088			

---  
 Signif. codes: 0 '\*\*\*' 0.001 '\*\*' 0.01 '\*' 0.05 '.' 0.1 ' ' 1

7.13.1.2.2 Verano

```
lm(formula = ivn160210 ~ veg + ppt + alt + asp + perarea +
  elong + formfac, data = datosint_cen)
```

Residuals:

Min	1Q	Median	3Q	Max
-0.25914	-0.05333	-0.00132	0.05245	0.30342

Coefficients:

	Estimate	Std. Error	t value	Pr(> t )	
(Intercept)	0.3992787	0.0051318	77.804	< 2e-16	***
vegCi	-0.1000090	0.0074162	-13.485	< 2e-16	***
vegCi-Co	-0.0676498	0.0107344	-6.302	3.27e-10	***
vegCi-Ni	-0.0779253	0.0101117	-7.706	1.64e-14	***
vegCi-Ni Baj	-0.0746349	0.0123157	-6.060	1.49e-09	***
vegCi-SpVs	-0.0290215	0.0079460	-3.652	0.000263	***
vegCi Abi	-0.0731758	0.0077649	-9.424	< 2e-16	***
vegCo	0.0093677	0.0076331	1.227	0.219809	
vegCo-Ci	-0.0101585	0.0093925	-1.082	0.279519	
vegLe	0.0239733	0.0077992	3.074	0.002129	**
vegLe Ach	0.0148499	0.0086553	1.716	0.086300	.
vegLe Baj	0.0147719	0.0096355	1.533	0.125344	
vegMa-Ni	0.0682461	0.0096475	7.074	1.79e-12	***
vegmCo-Ci	-0.0234164	0.0077625	-3.017	0.002573	**
vegmMa-Rd-Ci	-0.0785664	0.0091620	-8.575	< 2e-16	***
vegMMx	-0.0242966	0.0070951	-3.424	0.000623	***
vegNi	-0.0092648	0.0070590	-1.312	0.189439	
vegNi-Co	0.0242859	0.0116853	2.078	0.037746	*
vegNi-Ma	0.0056645	0.0112842	0.502	0.615704	
vegNi Baj	0.0002172	0.0068327	0.032	0.974647	
vegNi Baj-Ci	-0.0578159	0.0083374	-6.935	4.77e-12	***
vegPradera	0.0697848	0.0074895	9.318	< 2e-16	***
ppt	0.0089660	0.0013543	6.620	4.09e-11	***
alt	0.0026325	0.0018604	1.415	0.157144	
asp	0.0167258	0.0013185	12.685	< 2e-16	***
perarea	0.0038177	0.0016145	2.365	0.018098	*
elong	-0.0012845	0.0015566	-0.825	0.409308	
formfac	0.0070513	0.0017176	4.105	4.12e-05	***

---  
 Signif. codes: 0 '\*\*\*' 0.001 '\*\*' 0.01 '\*' 0.05 '.' 0.1 ' ' 1

Residual standard error: 0.07878 on 3768 degrees of freedom  
 Multiple R-squared: 0.3144, Adjusted R-squared: 0.3094  
 F-statistic: 63.98 on 27 and 3768 DF, p-value: < 2.2e-16

### Tabla de análisis de la varianza

```
Response: ivn160210
      Df Sum Sq Mean Sq F value    Pr(>F)
veg    21  9.1749  0.43690   70.4040 < 2.2e-16 ***
ppt     1  0.2698  0.26983   43.4814 4.875e-11 ***
alt     1  0.0032  0.00323    0.5210  0.47044
asp     1  0.9049  0.90493  145.8239 < 2.2e-16 ***
perarea 1  0.2244  0.22441   36.1627 1.988e-09 ***
elong   1  0.0389  0.03888    6.2654  0.01235 *
formfac 1  0.1046  0.10458   16.8532 4.124e-05 ***
Residuals 3768 23.3828 0.00621
---
Signif. codes:  0 '***' 0.001 '**' 0.01 '*' 0.05 '.' 0.1 ' ' 1
```

### 7.13.1.2.3 Fines del verano

```
lm(formula = ivn160320 ~ veg + ppt + alt + asp + perarea +
    elong + formfac, data = datosint_cen)
```

```
Residuals:
      Min       1Q   Median       3Q      Max
-0.46236 -0.05109  0.00016  0.05247  0.29452
```

```
Coefficients:
      Estimate Std. Error t value Pr(>|t|)
(Intercept)  0.407191   0.005268  77.299 < 2e-16 ***
vegCi        -0.071451   0.007613  -9.386 < 2e-16 ***
vegCi-Co     -0.047124   0.011019  -4.277 1.94e-05 ***
vegCi-Ni     -0.070897   0.010379  -6.830 9.83e-12 ***
vegCi-Ni Baj -0.059000   0.012642  -4.667 3.16e-06 ***
vegCi-SpVs   -0.031224   0.008156  -3.828 0.000131 ***
vegCi Abi    -0.055612   0.007970  -6.977 3.54e-12 ***
vegCo         0.006782   0.007835   0.866 0.386799
vegCo-Ci     -0.008204   0.009641  -0.851 0.394844
vegLe         0.001494   0.008006   0.187 0.851971
vegLe Ach    -0.006714   0.008885  -0.756 0.449881
vegLe Baj    -0.008243   0.009891  -0.833 0.404661
vegMa-Ni      0.040233   0.009903   4.063 4.95e-05 ***
vegmCo-Ci    -0.013715   0.007968  -1.721 0.085288 .
vegmMa-Rd-Ci -0.053481   0.009405  -5.687 1.39e-08 ***
vegMMx       -0.020155   0.007283  -2.767 0.005678 **
vegNi        -0.014126   0.007246  -1.949 0.051313 .
vegNi-Co      0.017248   0.011995   1.438 0.150534
vegNi-Ma     -0.005394   0.011583  -0.466 0.641441
vegNi Baj    -0.007969   0.007014  -1.136 0.255914
vegNi Baj-Ci -0.044528   0.008558  -5.203 2.07e-07 ***
vegPradera   0.053454   0.007688   6.953 4.19e-12 ***
ppt           0.015779   0.001390  11.350 < 2e-16 ***
alt           0.009344   0.001910   4.893 1.03e-06 ***
asp           0.014319   0.001353  10.580 < 2e-16 ***
perarea      0.015674   0.001657   9.458 < 2e-16 ***
elong        -0.001618   0.001598  -1.013 0.311276
formfac       0.010407   0.001763   5.902 3.90e-09 ***
---
Signif. codes:  0 '***' 0.001 '**' 0.01 '*' 0.05 '.' 0.1 ' ' 1
```

```
Residual standard error: 0.08086 on 3768 degrees of freedom
Multiple R-squared:  0.2648, Adjusted R-squared:  0.2595
```

F-statistic: 50.25 on 27 and 3768 DF, p-value: < 2.2e-16

**Tabla de análisis de la varianza**

Response: ivn160320

	Df	Sum Sq	Mean Sq	F value	Pr(>F)	
veg	21	5.4612	0.26006	39.773	< 2.2e-16	***
ppt	1	0.7698	0.76985	117.739	< 2.2e-16	***
alt	1	0.1365	0.13655	20.883	5.038e-06	***
asp	1	0.5364	0.53643	82.041	< 2.2e-16	***
perarea	1	1.6638	1.66382	254.461	< 2.2e-16	***
elong	1	0.0761	0.07612	11.642	0.0006515	***
formfac	1	0.2278	0.22779	34.838	3.899e-09	***
Residuals	3768	24.6375	0.00654			

---

Signif. codes: 0 '\*\*\*' 0.001 '\*\*' 0.01 '\*' 0.05 '.' 0.1 ' ' 1

*Tabla 7.13.1 Importancias relativas de las variables en el estudio mediante sensores remotos.  
(\*) Omitimos 'Redondez' del conjunto de siete variables debido a la alta correlación con el factor de forma*

Variable	Primavera	Verano	Otoño	Sum
Tipo de vegetación	1	1	1	3
Orientación de ladera	0,99971552	1	1	2,99971552
Altitud	1	0,99654333	0,99967038	2,99621371
Factor de forma	0,99398579	0,99998506	0,99999792	2,99396878
Perímetro/área	0,99999979	0,47609025	1	2,47609004
Redondez*	0,95124009	0,55006059	0,95218205	2,45348272
Alargamiento	0,99999371	0,47753155	0,92313025	2,40065551
Precipitación media anual	0,2827347	1	1	2,2827347
Pendiente	1	0,99996351	0,28188155	2,28184506
Longitud del eje principal	0,89423555	0,31992338	0,54441404	1,75857298
Ajuste rectangular	0,28489175	0,86504481	0,3078196	1,45775616
Dirección principal	0,29947211	0,27313503	0,85193273	1,42453987
Número de agujeros	0,33879233	0,27773923	0,31597195	0,93250351
Solidez del agujero	0,28498949	0,2941088	0,29212336	0,87122164

## 7.13.2 Estudios de campo

*Nota: cada vez que se nombra a la variable Tipo de vegetación (o abreviado TipoVeg) dentro de la sección 7.13.2 y subsecciones, se hace referencia a uno de los tres estados alternativos del bosque: bosque mixto de coihue-ciprés, matorral bajo y pastizal (o estepa).*

### 7.13.2.1 Productividad forrajera estimada con modelo completo

```
glm(formula = prod ~ altSIG + apCanopProm + cob + ivn + oripend +  
I(oripend^2) + ppt + TipoVeg + apCanopProm:ppt + cob:ppt +  
ppt:EstAlt + 1, family = Gamma(link = identity), data = datprod,  
na.action = "na.fail", start = (1:19)[c(1L, 8L, 5L, 11L,  
2L, 6L, 7L, 9L, 3L, 4L, 15L, 17L, 18L, 19L)])
```

Deviance Residuals:

Min	1Q	Median	3Q	Max
-1.9803	-0.5648	-0.1715	0.3231	1.5376

Coefficients:

	Estimate	Std. Error	t value	Pr(> t )	
(Intercept)	1.609e+04	4.930e+03	3.264	0.001534	**
altSIG	-2.992e+00	8.640e-01	-3.463	0.000806	***
apCanopProm	-3.927e+02	1.033e+02	-3.801	0.000256	***
cob	-4.140e+04	1.014e+04	-4.081	9.39e-05	***
ivn	3.344e+03	6.743e+02	4.960	3.13e-06	***
oripend	2.159e+02	5.197e+01	4.154	7.19e-05	***
I(oripend^2)	-1.511e+01	5.565e+00	-2.715	0.007884	**
ppt	-1.340e+01	3.425e+00	-3.913	0.000172	***
EstAltmmx	-1.731e+03	1.576e+03	-1.099	0.274624	
EstAltpastizal	1.968e+04	5.338e+03	3.687	0.000379	***
apCanopProm:ppt	3.486e-01	8.514e-02	4.094	8.97e-05	***
cob:ppt	3.278e+01	7.977e+00	4.109	8.48e-05	***
ppt:EstAltmmx	1.667e+00	1.239e+00	1.345	0.181709	
ppt:EstAltpastizal	-1.572e+01	4.336e+00	-3.627	0.000466	***

---  
Signif. codes: 0 '\*\*\*' 0.001 '\*\*' 0.01 '\*' 0.05 '.' 0.1 ' ' 1

(Dispersion parameter for Gamma family taken to be 0.5067831)

Null deviance: 175.834 on 107 degrees of freedom  
Residual deviance: 51.532 on 94 degrees of freedom  
AIC: 1677.6

Number of Fisher Scoring iterations: 24

D2 = 0.7069313

### 7.13.2.2 Productividad forrajera estimada con variables regionales y de sitio

```
glm(formula = prod ~ altSIG + apCanopProm + cob + oripend + ppt +
  EstAlt + apCanopProm:ppt + cob:ppt + ppt:EstAlt + 1, family = Gamma(link =
  identity),
  data = datprod, na.action = "na.fail", start = (1:15)[c(1L,
  4L, 6L, 8L, 2L, 5L, 9L, 10L, 11L, 13L, 14L, 15L)])
```

Deviance Residuals:

Min	1Q	Median	3Q	Max
-2.2327	-0.6543	-0.2412	0.2922	2.0196

Coefficients:

	Estimate	Std. Error	t value	Pr(> t )	
(Intercept)	2.317e+04	5.415e+03	4.279	4.44e-05	***
altSIG	-3.213e+00	1.060e+00	-3.033	0.003117	**
apCanopProm	-4.218e+02	1.110e+02	-3.799	0.000255	***
cob	-4.270e+04	1.162e+04	-3.674	0.000394	***
oripend	7.814e+01	1.572e+01	4.972	2.90e-06	***
ppt	-1.698e+01	3.823e+00	-4.443	2.38e-05	***
EstAltmmx	-5.851e+03	1.396e+03	-4.192	6.15e-05	***
EstAltpastizal	1.587e+04	5.840e+03	2.718	0.007797	**
apCanopProm:ppt	3.642e-01	9.210e-02	3.954	0.000147	***
cob:ppt	3.438e+01	9.252e+00	3.716	0.000340	***
ppt:EstAltmmx	4.805e+00	1.129e+00	4.258	4.81e-05	***
ppt:EstAltpastizal	-1.272e+01	4.753e+00	-2.677	0.008746	**

---

Signif. codes: 0 '\*\*\*' 0.001 '\*\*' 0.01 '\*' 0.05 '.' 0.1 ' ' 1

(Dispersion parameter for Gamma family taken to be 0.638864)

Null deviance: 175.834 on 107 degrees of freedom  
 Residual deviance: 61.842 on 96 degrees of freedom  
 AIC: 1695

Number of Fisher Scoring iterations: 25

D2 = 0.6482968

### 7.13.2.3 Productividad forrajera estimada con variables regionales

```
glm(formula = prod ~ oripend + I(oripend^2) + ppt + EstAlt +
  1, family = Gamma(link = identity), data = datprod, na.action = "na.fail",
  start = (1:9)[c(1L, 2L, 3L, 7L, 5L, 6L)])
```

Deviance Residuals:

Min	1Q	Median	3Q	Max
-2.5473	-0.9293	-0.2306	0.2963	2.4543

Coefficients:

	Estimate	Std. Error	t value	Pr(> t )	
(Intercept)	-5851.9147	1037.9332	-5.638	1.54e-07	***
oripend	426.6150	84.5167	5.048	1.96e-06	***
I(oripend^2)	-40.3732	8.2085	-4.918	3.35e-06	***
ppt	4.5218	0.8162	5.540	2.37e-07	***
EstAltmmx	627.0689	108.0462	5.804	7.36e-08	***
EstAltpastizal	1565.7028	465.3759	3.364	0.00108	**

---

Signif. codes: 0 '\*\*\*' 0.001 '\*\*' 0.01 '\*' 0.05 '.' 0.1 ' ' 1

(Dispersion parameter for Gamma family taken to be 0.9118142)

Null deviance: 175.834 on 107 degrees of freedom  
Residual deviance: 90.034 on 102 degrees of freedom  
AIC: 1728

Number of Fisher Scoring iterations: 17

D2 = 0.4879603

#### 7.13.2.4 Productividad forrajera estimada con variables de sitio

```
glm(formula = prod ~ apCanopProm + cob + 1, family = Gamma(link = identity),  
     data = datprod, na.action = "na.fail", start = (1:6)[c(1L,  
4L, 6L)])
```

Deviance Residuals:

Min	1Q	Median	3Q	Max
-2.7172	-1.0421	-0.3954	0.1587	3.5184

Coefficients:

	Estimate	Std. Error	t value	Pr(> t )	
(Intercept)	-1117.91	301.24	-3.711	0.000332	***
apCanopProm	84.62	16.40	5.158	1.18e-06	***
cob	1981.52	969.56	2.044	0.043483	*

---

Signif. codes: 0 '\*\*\*' 0.001 '\*\*' 0.01 '\*' 0.05 '.' 0.1 ' ' 1

(Dispersion parameter for Gamma family taken to be 1.686856)

Null deviance: 175.83 on 107 degrees of freedom  
Residual deviance: 121.34 on 105 degrees of freedom  
AIC: 1759.1

Number of Fisher Scoring iterations: 14

D2 = 0.3099117

#### 7.13.2.5 Productividad forrajera estimada con IVN

##### 7.13.2.5.1 Modelo mínimo adecuado

```
glm(formula = prod ~ apCanopProm + ivn + EstAlt + apCanopProm:ivn +
```

```

ivn:EstAlt + 1, family = Gamma(link = identity), data = datprod,
na.action = "na.fail", start = (1:8)[c(1L, 5L, 2L, 3L, 4L,
8L, 6L, 7L)])

```

Deviance Residuals:

Min	1Q	Median	3Q	Max
-2.5257	-0.9035	-0.3163	0.2325	3.3557

Coefficients:

	Estimate	Std. Error	t value	Pr(> t )
(Intercept)	1106.1	1729.7	0.639	0.5240
apCanopProm	-119.8	116.1	-1.032	0.3044
ivn	-3906.5	2864.1	-1.364	0.1756
EstAltmmx	-2990.3	1242.2	-2.407	0.0179 *
EstAltpastizal	5493.8	6446.9	0.852	0.3962
apCanopProm:ivn	373.3	204.8	1.823	0.0713 .
ivn:EstAltmmx	5429.7	2204.3	2.463	0.0155 *
ivn:EstAltpastizal	-12846.5	12310.8	-1.044	0.2992

---

Signif. codes: 0 '\*\*\*' 0.001 '\*\*' 0.01 '\*' 0.05 '.' 0.1 ' ' 1

(Dispersion parameter for Gamma family taken to be 1.605499)

Null deviance: 175.83 on 107 degrees of freedom  
Residual deviance: 107.07 on 100 degrees of freedom  
AIC: 1753.4

Number of Fisher Scoring iterations: 25

D2 = 0.3910627

### 7.13.2.5.2 Modelo sólo IVN

```

glm(formula = prod ~ ivn, family = Gamma(link = identity), data = datprod,
start = 1:2)

```

Deviance Residuals:

Min	1Q	Median	3Q	Max
-2.8273	-1.3178	-0.5262	0.2736	3.5482

Coefficients:

	Estimate	Std. Error	t value	Pr(> t )
(Intercept)	-649.1	1608.5	-0.404	0.687
ivn	3652.6	2746.6	1.330	0.186

(Dispersion parameter for Gamma family taken to be 1.979076)

Null deviance: 175.83 on 107 degrees of freedom  
Residual deviance: 173.60 on 106 degrees of freedom  
AIC: 1803.5

Number of Fisher Scoring iterations: 5

D2 = 0.01272752

### 7.13.2.5.3 Modelo IVN y apertura del canopeo

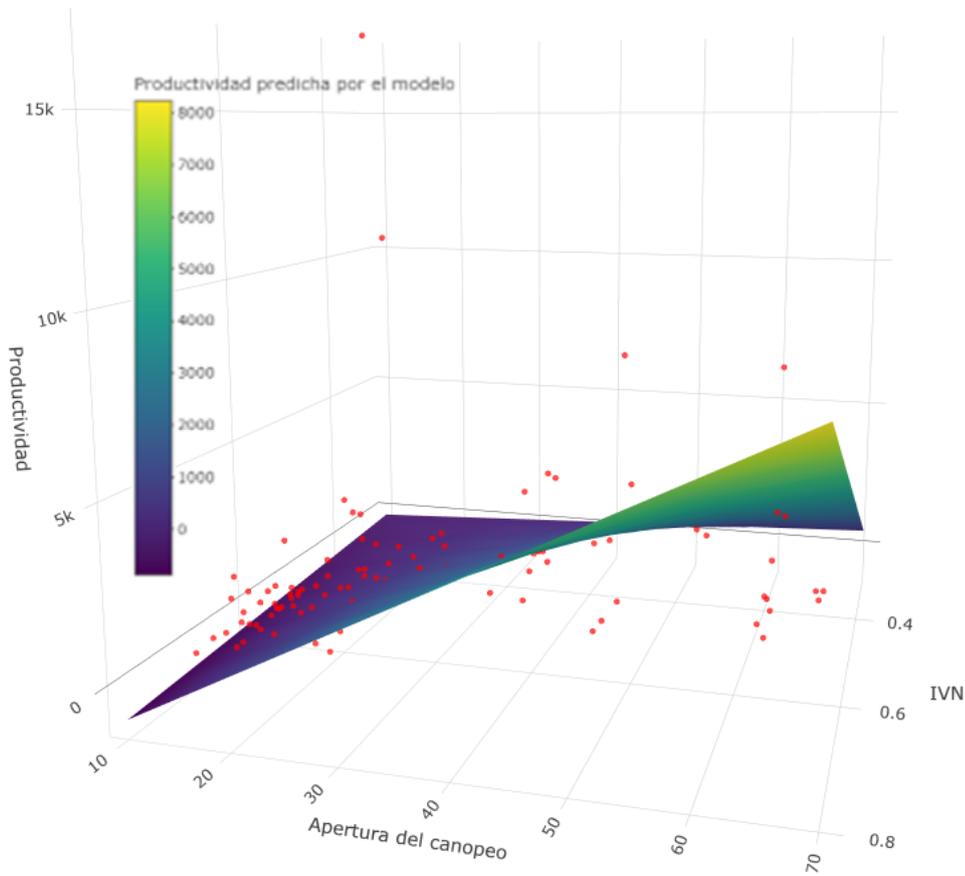


Figura 7.13.1 Productividad de biomasa medida a campo y predicciones de la misma a partir del IVN y la apertura del canopeo.

La productividad medida se indica con puntos rojos y las predicciones con una superficie de colores.

```
glm(formula = prod ~ ivn * apCanopProm, family = Gamma(link = identity),
     data = datprod2, start = 1:4)
```

Deviance Residuals:

Min	1Q	Median	3Q	Max
-2.5190	-1.0188	-0.4052	0.2098	3.4907

Coefficients:

	Estimate	Std. Error	t value	Pr(> t )
(Intercept)	152.71	1789.43	0.085	0.9322
ivn	-1136.19	3041.17	-0.374	0.7095
apCanopProm	-92.86	82.19	-1.130	0.2611
ivn:apCanopProm	276.61	149.32	1.852	0.0668 .

---

Signif. codes: 0 '\*\*\*' 0.001 '\*\*' 0.01 '\*' 0.05 '.' 0.1 ' ' 1

(Dispersion parameter for Gamma family taken to be 1.641839)

Null deviance: 175.83 on 107 degrees of freedom  
Residual deviance: 122.94 on 104 degrees of freedom  
AIC: 1762.8

Number of Fisher Scoring iterations: 25

```
> d2<-(modelo$null.deviance-modelo$deviance)/modelo$null.deviance;d2  
[1] 0.3007927
```

### 7.13.2.6 *Análisis calidad forrajera*

#### 7.13.2.6.1 NMDS

```
metaMDS(comm = tablaMVclauNMDS, distance = "bray", k = ejes)

global Multidimensional Scaling using monoMDS

Data:      wisconsin(tablaMVclauNMDS)
Distance: bray

Dimensions: 3
Stress:    0.09992625
Stress type 1, weak ties
Two convergent solutions found after 20 tries
Scaling: centring, PC rotation, halfchange scaling
Species: expanded scores based on `wisconsin(tablaMVclauNMDS)`
> nmds$points
      MDS1      MDS2      MDS3
CLCF1 -0.263401896 -0.49669711 -0.33381914
CLCF2 -0.427329410  0.28388214 -0.42326793
CLCF3  0.137480256 -0.09854203 -0.49662570
CLCF4  0.247527215  0.33426108 -0.44658876
CLCF5 -0.611072372  1.18563019  0.13457723
CLCF6 -0.029950121  0.75133742 -0.11782891
CLCH1 -0.785549895 -0.22733435  0.52330944
CLCH2 -0.549084710 -0.15711060  0.22770395
CLCH3 -0.145399659 -0.97063252  0.49976024
CLCH4  0.003906909 -0.29474312  0.78538816
CLCH5 -0.324371075  0.45650390  0.77842413
CLCH6  0.002215572  0.98689209  0.61200885
CLFL1  0.611918166 -0.24871284 -0.19078160
CLFL2  0.562329462 -0.23323171 -0.17913834
CLFL3  0.661986149  0.69543605 -0.48886004
CLFL4  0.668856846 -0.74928585 -0.37651464
CLFL8  0.831314359  0.86481583 -0.12103088
CLFL9  0.213247752 -0.60880357 -0.19501709
CLJM1 -2.787131376  0.43248167 -0.16338714
CLJM2 -0.208395336  0.09104665  0.37752879
CLJM3 -1.873579781 -0.56096211 -0.20958929
CLJM4 -0.216334381 -0.65717218  0.27003870
CLJM5 -0.890948295 -0.52135744 -0.46900165
CLJM6  1.147633458 -1.01125571  0.94406916
CLLL1  0.449867135 -0.48055179 -1.30025205
CLLL2  0.565784631  0.20704628 -0.49726520
CLLL3  1.175799318  0.53189670  0.12403320
CLLL4  0.923458782  0.50116040 -0.33679362
CLLL5 -0.466519351 -1.17638754 -0.23375040
CLLL6  0.660753340  0.07657156 -0.09836230
CLOA1  0.166125949  0.08625482  0.49062901
CLOA2  0.537533498 -0.16235414  0.27235570
CLOA3  0.211288507 -0.82738340  0.16340881
CLOA6  0.594892338  0.37023677  0.64410822
CLOA7 -1.114672625  0.84336795  0.02479236
CLOA8  0.319820639  0.78369649 -0.19426128
attr(,"centre")
[1] TRUE
attr(,"pc")
[1] TRUE
attr(,"halfchange")
[1] TRUE
attr(,"internalscaling")
[1] 0.9006173
> nmds$species
      MDS1      MDS2      MDS3
acaova  0.709039303 -0.86343829  0.625761270
acapin -0.124301843 -0.92067064  0.660554330
```

```

auspen 1.260249484 -1.18486676 1.122444680
berdar 0.174100496 0.43705673 0.810346229
bermic 1.260249484 -1.18486676 1.122444680
brocat 1.139197025 0.60345996 -0.153036263
brocol -0.528910162 -0.39783899 -0.436307836
calpol 0.182427708 0.10106293 0.583330059
carand -2.455760520 -0.19509210 -0.227378645
colbif -3.060629553 0.50672956 -0.194258039
crecap -0.013453626 -0.32157464 -0.218877274
dacglo 0.574360308 -0.36699313 -0.488082415
diojun -0.356201257 0.53487588 0.925502138
dipdes 0.147635181 0.48442716 0.845797267
equbog 0.494012109 -0.56305229 -1.545925935
erocic -0.512298388 -1.37834820 -0.277915965
fesmyu -0.512298388 -1.37834820 -0.277915965
galapa -3.060629553 0.50672956 -0.194258039
galhyp -0.454885108 0.79380923 0.151797116
ganu -1.408105272 -0.66029763 -0.320011730
gaumuc 0.004290290 -0.34534423 0.933781976
gerses -0.391816818 -0.02996533 0.503713495
hollan 0.608905371 0.43760352 -0.183502554
hydcha 1.291179230 0.62321202 0.147468441
hyprad 0.005338415 -0.07103533 -0.136768585
lomhir -1.882268406 0.81561670 -0.050708066
lotten 0.912890335 1.01328627 -0.143898851
madsat -0.496848258 -0.03202659 0.536598011
mayboa -0.179378752 0.84127546 0.827949254
maychu -0.313340984 1.26550171 0.461491104
medlup -0.086761635 -0.91429622 0.247694923
mus -0.237563040 -0.76999463 0.321060694
notant 0.182427708 0.10106293 0.583330059
osmchi -0.524041960 0.90188606 -0.009895357
papspe -2.057432132 -0.65726734 -0.249189775
pinP 0.182427708 0.10106293 0.583330059
plalan 0.046496387 -0.76115171 -0.377993952
poapra 0.277018551 -0.42650248 -0.024058679
potchi 0.597723308 0.07406853 0.513354118
pruvul -0.083958584 0.66605972 -0.165277401
rosrub 0.319790564 0.65069735 -0.554682876
rumace -0.596718357 -0.65749314 0.092949364
tarofi 0.087392098 -0.18831745 0.553524960
tr -0.853711289 0.87484929 0.253836474
trirep 0.299073101 -0.08949472 -0.377314194
vicnig 0.351204292 0.91824047 -0.230965642
viomac -0.862635054 -0.26636282 0.622185242
attr("shrinkage")
      MDS1      MDS2      MDS3
0.8292650 0.7284218 0.7074206
attr("centre")
      MDS1      MDS2      MDS3
-1.059469e-17 -1.409463e-18 1.458252e-17

```

### 7.13.2.6.2 Ajuste de variables ambientales

```

> aj1

***VECTORS

      NMDS1      NMDS2      NMDS3      r2 Pr(>r)
Precipitación      0.38706 0.18995 0.90228 0.2733 0.019 *
Evapotranspiración 0.07874 0.34016 0.93706 0.3107 0.005 **
Temperatura promedio -0.10765 0.31633 0.94252 0.1669 0.111
Pendiente          -0.93913 0.32450 0.11288 0.0371 0.747
Altitud            -0.19120 -0.22792 -0.95472 0.4053 0.001 ***
Orientación de ladera 0.56570 -0.49743 0.65769 0.3305 0.010 **
Apertura del canopeo -0.02494 0.99630 0.08230 0.3403 0.004 **
---
Signif. codes:  0 '***' 0.001 '**' 0.01 '*' 0.05 '.' 0.1 ' ' 1

```

Permutation: free  
Number of permutations: 999

> aj2

\*\*\*VECTORS

	NMDS1	NMDS2	NMDS3	r2	Pr(>r)
Cobertura	-0.09837	0.79119	-0.60361	0.0533	0.634
Enero productividad	0.40232	0.53565	0.74244	0.1797	0.114
Mayo productividad	0.65842	0.25580	0.70785	0.1591	0.146
Mayo MS%	-0.28122	0.46469	0.83963	0.0014	0.996
Enero MS%	-0.40943	0.67772	-0.61079	0.1539	0.133
Mayo PB%	-0.26519	0.02948	0.96374	0.0469	0.674
Enero PB%	0.27278	-0.55861	-0.78329	0.0973	0.346
Mayo FDNa%	-0.07568	0.01323	0.99704	0.0097	0.953
Enero FDNa%	-0.32542	0.81228	0.48406	0.1038	0.293
Mayo FDAs%	-0.68260	-0.64620	0.34130	0.0255	0.850
Enero FDAs%	-0.57070	0.66511	0.48160	0.0822	0.418
Mayo LDA%	-0.02728	-0.62836	-0.77745	0.1421	0.178
Enero LDA%	0.37127	-0.39322	-0.84115	0.1239	0.206
Mayo cz%	0.33960	0.11998	0.93288	0.0046	0.988
Enero cz%	0.85619	-0.50431	-0.11231	0.0140	0.973
Mayo DIVMS%	-0.30615	-0.94852	-0.08110	0.0731	0.511
Enero DIVMS%	-0.18390	0.41394	-0.89154	0.1258	0.174

Permutation: free  
Number of permutations: 999

> aj3

\*\*\*FACTORS:

Centroids:

	NMDS1	NMDS2	NMDS3
Bosque alto	-0.2706	-0.2107	0.1423
Matorral mixto	0.3118	-0.1167	-0.1142
Pastizal	-0.3941	0.7714	0.0581
UC7	-0.3503	0.0039	0.0289
UC9	0.1873	-0.1642	-0.2080
UC10	-0.1248	-0.0481	-0.6620
UC13	0.2642	0.1607	0.2825
UC14	-0.3938	-0.8160	0.0906
UC15	-0.6738	0.1860	-0.3630

Goodness of fit:

	r2	Pr(>r)
EstAlt	0.1889	0.002 **
suelo_clasif	0.1989	0.153

---

Signif. codes: 0 '\*\*\*' 0.001 '\*\*' 0.01 '\*' 0.05 '.' 0.1 ' ' 1

Permutation: free

Number of permutations: 999

## 7.13.2.7 Heterogeneidad de ambientes

### 7.13.2.7.1 NMDS

```
metaMDS(comm = tablaespMV, distance = "bray", k = ejes)

global Multidimensional Scaling using monoMDS

Data:      wisconsin(sqrt(tablaespMV))
Distance: bray

Dimensions: 3
Stress:    0.1785372
Stress type 1, weak ties
Two convergent solutions found after 20 tries
Scaling: centring, PC rotation, halfchange scaling
Species: expanded scores based on `wisconsin(sqrt(tablaespMV))`

> nmds$points
      MDS1      MDS2      MDS3
CFTBABC1 -0.813675752  0.16979946 -0.07398685
CFTBABC2 -0.612371192  0.31467383  0.08222294
CFTBAEC2 -0.771700732  0.15395749 -0.18947549
CFTCOIEC1 -0.392579107  0.04667243 -0.36986975
CFTMMXBC1 -0.291489924 -0.25245859  0.47841824
CFTMMXBC2 -0.654016664  0.21713184 -0.11201281
CFTMMXEC1 -0.152461529 -0.82071570 -0.53004960
CFTMMXEC2 -0.152319883 -0.34317553 -0.42745345
CFTMMXEC3  0.136136399 -0.33194469 -0.40458457
CFTFP1    0.449111478 -0.63434365 -0.37132229
CHT1     -0.747453380  0.04843727  0.23879001
CHT10    -0.420162110 -0.58901839  0.08469220
CHT2     -0.354225720 -0.45288164  0.05274710
CHT21    -0.472645317 -0.40773027 -0.07790927
CHT3     -0.679851374  0.11145658  0.08792930
CHT4     -0.498224251 -0.21349637 -0.15395250
CHT5     -0.280039599 -0.36516307 -0.15731239
CHT6     -0.782863658 -0.06701404  0.32809504
CHTBAEC1 -0.621338667 -0.12516874  0.29165114
CLCF1    0.577204165 -0.12231643 -0.57896182
CLCF2    0.219038158  0.26208843  0.37478404
CLCF3    0.904151731  0.04572776  0.04573003
CLCF4    0.531519471  0.42149476  0.07997862
CLCF5   -0.624081104  0.59447772 -0.22029547
CLCF6    0.142640957  0.29983297  0.66073501
CLCH1   -0.099451646 -0.14676609 -0.60241973
CLCH2   -0.034147566  0.12834130 -0.56587201
CLCH3    0.190667175  0.04842781 -0.67720059
CLCH4    0.201546763 -0.14695215 -0.42902189
CLCH5   -0.047290852 -0.55990357  0.50749309
CLCH6   -0.498421085  0.30463879  0.21586429
CLFL1    0.297213869  0.46374251 -0.08390448
CLFL2    0.887251006  0.46179688  0.01931328
CLFL3    0.070169690  0.72325852  0.18739902
CLFL4    0.253430389  0.55849802 -0.29689590
CLFL8   -0.044574304  0.85435232  0.09362986
CLFL9    0.981201489  0.02513729 -0.17019594
CLJM1   -0.478921126  0.65221817 -0.59553341
CLJM2    0.231890291 -0.22502056  0.08614789
CLJM3   -0.299712501  0.66328575 -0.71185130
CLJM4    0.512568569 -0.27552566 -0.24437297
CLJM5    0.090676023  0.30554321 -0.68022729
CLJM6   -0.546622750  0.69515374  0.07028039
CLLL1    0.146058299  0.73457271 -0.21155933
CLLL2    0.278841073  0.63159439  0.08994232
CLLL3   -0.068410500  0.78078131  0.38849444
CLLL4    0.158440589  0.75926992  0.35756380
```

```

CLLL5      0.223566044  0.18418571 -0.68769885
CLLL6      0.795269038  0.65970906 -0.02304894
CLOA1      0.613971512 -0.38660659  0.10288165
CLOA2      0.845442236 -0.23569213  0.21140305
CLOA3      0.962611178 -0.02425013 -0.33009393
CLOA6      0.363087705 -0.33340767  0.74288066
CLOA7     -0.673693605  0.44776406 -0.16911955
CLOA8     -0.102500496  0.69967072  0.01079903
FLP2       0.720891216  0.19879073  0.24442168
FLTBABC2  -0.032423252  0.17552312  0.04188775
FLTBABC3   0.187054846  0.09077578 -0.07962223
FLTBAEC2   0.453124242 -0.01077193  0.05002412
FLTBAEC3   0.748650418 -0.03053837  0.21475509
FLTMMXBC1  0.281869514 -0.17628614  0.56129508
FLTMMXBC2  0.118837484 -0.12193034  0.66696374
FLTMMXEC1  0.553019836  0.11876659  0.67224540
FLTMMXEC2  0.017240455 -0.03467462  0.69442638
FLTP3      0.531358588 -0.04184579  0.46624737
JMTBABC2  -0.547886014 -0.06942973  0.37988175
JMTBABC3  -0.562484461 -0.35672653  0.05920309
JMTBAEC1  -0.086626041 -0.26707782 -0.44154715
JMTBAEC2   0.084378854 -0.47708607 -0.07519913
JMTBAEC3   0.002965373 -0.42622659 -0.03348049
JMTP1      0.044114628  0.05458512 -0.36786343
JMTP2      0.507302819 -0.62487405 -0.17345132
LLTBABC2   0.063984459  0.10133129  0.21111015
LLTBAEC1   0.330482288 -0.02407524  0.30428630
LLTBAEC2  -0.005740776 -0.34847951  0.31628655
LLTCOI1    0.214380204 -0.01684784  0.35987631
LLTCOI3    0.272335804 -0.19713390  0.27967705
LLTMMX2    -0.255702313  0.10316451  0.57720634
LLTMMXBC3 -0.091513455  0.14683330  0.44050798
LLTMMXEC2 -0.026168088 -1.02967117  0.33605127
LLTMMXEC3  0.359220018  0.05211228  0.15246490
LLTP1      0.463412928 -0.36372965 -0.51471977
LLTP2      0.235173326 -0.11168606 -0.64226056
OAT1       -0.501023762 -0.51309988  0.04308366
OAT2       -0.210941851 -0.32273253  0.50731022
OAT3       -0.822867149 -0.18548885 -0.06721780
OATCOI1    -0.739542435  0.03515477 -0.11062945
OATCOI3    -0.702005858 -0.13427696 -0.01735000
OATCOIEC1 -0.776305934 -0.33658780 -0.09845914
OATMMX3    -0.511998931 -0.19783011  0.15706148
OATMMXEC2 -0.077156741 -0.48581822 -0.31129972
OATP1      0.351004336 -0.26580232 -0.19436110
OATP2      0.561126523 -0.31445057 -0.35247642
attr(,"centre")
[1] TRUE
attr(,"pc")
[1] TRUE
attr(,"halfchange")
[1] TRUE
attr(,"internalscaling")
[1] 1.401152
> nmds$species
      MDS1      MDS2      MDS3
acaova -0.10851467 -0.06450000  0.225424395
acapin  0.07431437 -0.38625756 -0.609117790
agrsto  0.38802092 -0.02830095  1.057515925
alsaur -0.82011907  0.16107127  0.186916629
anemul -0.67880470 -0.56621605 -0.135678446
arichi -0.94151772  0.01330698  0.128021442
artabs  0.57053306 -0.92573748 -0.321387958
auschi -0.98265153 -0.14378734 -0.148472351
azamic -0.90175132  0.34139416  0.092200735
b       0.23883277 -0.27574807  0.037084083
bacmag -0.11007475 -0.87725579 -0.526159868
berdar -0.37124602 -0.18517532  0.237372227

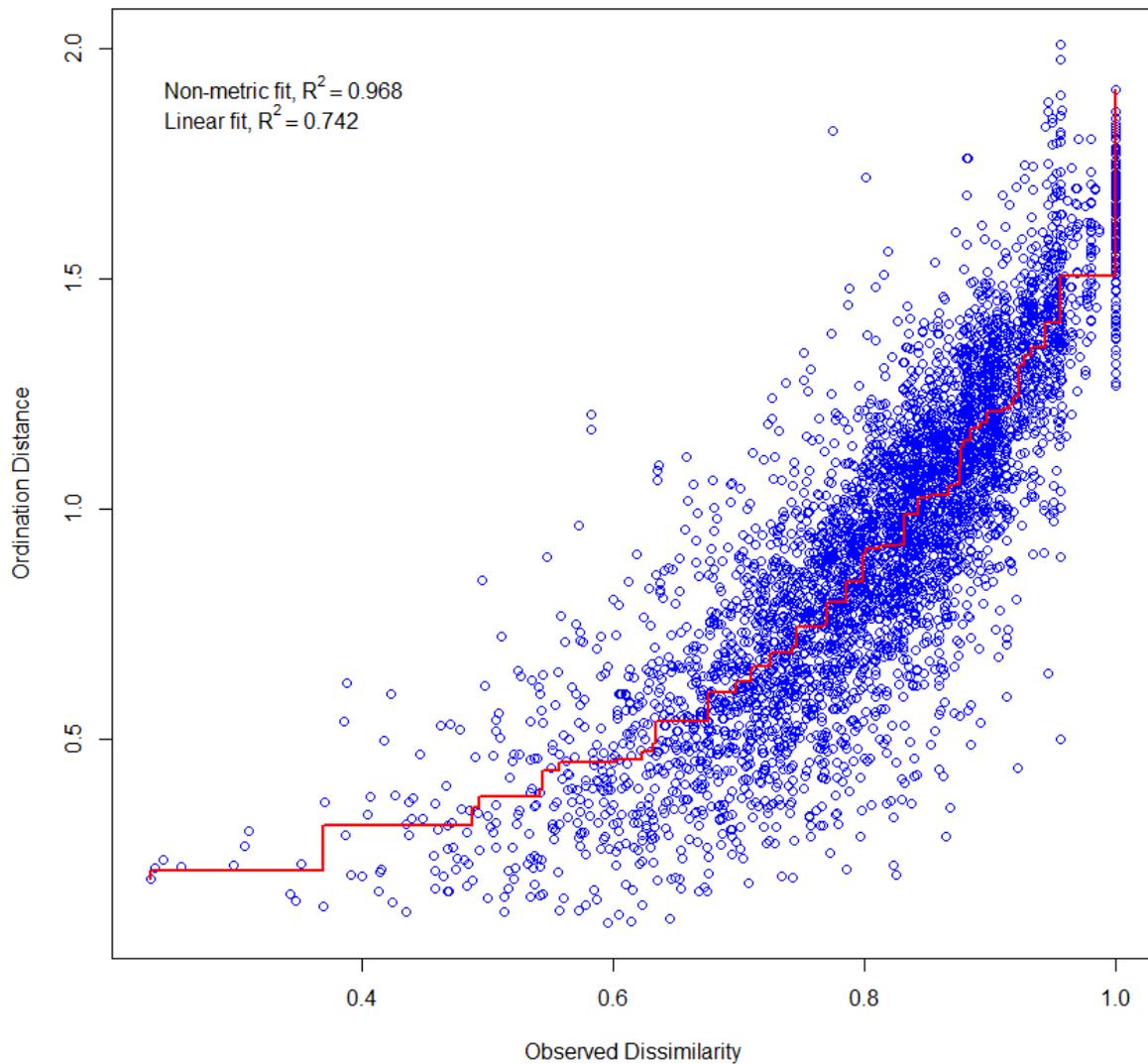
```

bermic	-0.36567530	-0.24631877	0.165538755
blepen	-0.59877073	0.22939223	0.479554781
brocat	0.06414103	0.77284388	0.529997439
brocol	0.52986460	0.10172121	-0.176896887
calpol	0.87591516	-0.69810652	0.173890920
carand	-0.35632208	0.84814643	-1.001214241
chucol	-0.48967730	-0.09508419	0.517765760
cirvul	0.03222133	-0.57133131	0.479944428
colbif	-0.37492544	-0.11492310	-0.651865594
colhys	-0.52710795	-0.44397909	0.196039756
corseo	-0.41585064	-0.45587167	0.808624172
crecap	0.58601072	-0.33395156	-0.240216481
cynech	0.28563566	0.01863939	0.094650621
d	0.38192051	-0.50522885	0.030478525
dacglo	0.51135041	0.63343264	0.217793213
diojun	-0.10946927	-0.47075769	0.437120821
dipdes	0.07710195	-0.53377360	0.653841860
elyang	-0.28840264	-0.37222186	0.186247188
equbog	0.08311236	0.28384212	0.297740151
erocic	0.38300158	-0.36825110	-0.765084190
fesmyu	0.41021611	-0.28259687	-0.827332317
g	0.37362579	0.30107455	-0.021007278
galhyp	-0.45882205	0.26559236	0.043472612
ganu	0.14997507	0.18415317	-0.685299135
gaumuc	-0.76306117	-0.30453627	-0.285155782
gaupoe	-0.59941928	-1.06360728	0.143147056
gaupum	-0.37761830	-0.69729875	-0.287414126
gerses	0.15288707	-0.36279462	0.160500370
gper	-0.46454047	-0.24565048	0.530486843
hollan	0.31934146	0.57450422	0.320175939
hydcha	0.02461562	0.69028987	0.683001101
hyprad	0.62430471	-0.17676874	-0.128653999
leuvul	-0.21750743	-1.48198971	-0.895891684
lomhir	-0.81163135	0.08716270	-0.059435940
lotten	0.33871532	0.54084669	0.671175143
luppol	0.64071955	-1.14545239	-0.627610228
m	-0.21926214	0.30234022	-0.110299103
madsat	0.09988583	-0.48415951	-0.352033997
mayboa	-0.37967430	-0.14070102	0.411234539
maychu	-0.85967094	-0.01736525	-0.040652328
medlup	0.68218975	-0.18372696	-0.297506060
mus.esp	-0.15396509	-0.28281501	-0.229551020
mutdec	-0.69004401	-0.54772866	0.070021372
nas	-0.28747027	-1.00422153	-0.030347247
naspoe	0.38664542	-0.43394315	0.050621249
notant	-0.71784838	-0.61376961	0.110641729
notdom	-0.77473290	-0.20586094	0.139276837
osmchi	-0.50763153	0.27740502	0.089036913
plalan	0.66427801	0.19142926	-0.155903266
plamaj	-0.03733239	-1.85930655	0.567995028
poapra	0.64096288	0.09742753	-0.265278726
poasec	-0.37672288	-0.62435395	-0.315811504
potchi	0.62090686	-0.51354974	0.657386704
pruvul	0.20312129	0.05942426	0.725370577
r	-0.47357499	-0.41444380	0.039314567
ribcuc	-0.47347151	-0.62213892	0.035338294
ribmag	-0.90253370	-0.03258504	0.553814692
rosrub	0.18104565	-0.07978702	0.413574354
rubulm	0.53747155	-0.14134370	0.832169821
rumace	0.03130784	-0.30695825	-0.667257506
rumcri	-0.03733239	-1.85930655	0.567995028
schpat	-0.78831916	-0.26532791	-0.024777053
sd.esp	-0.32390156	-0.49513345	-0.235238668
sdjab.esp	0.72373754	-1.12835287	-0.293168019
senfil	-0.21742836	-1.14456595	-0.828036445
t	-0.65473967	-0.62502590	0.379687716
tarofi	0.44164320	-0.40642568	-0.235339341
tr.esp	-0.64052238	-0.01916269	0.028644898

```

tripra      0.71526830 -0.44635047  0.219190247
trirep      0.68219357  0.14229584  0.116966347
usnbar     -0.63150293 -0.46586119  0.129729051
vicnig     -0.66556596  0.33512656  0.007830303
viomac     -0.41849999 -0.19763738 -0.432602274
attr(,"shrinkage")
      MDS1      MDS2      MDS3
0.4913289 0.3066868 0.3500435
attr(,"centre")
      MDS1      MDS2      MDS3
-8.185726e-18  7.250602e-19 -4.438453e-18

```



### 7.13.2.7.2 Ajuste de variables ambientales

\*\*\*VECTORS

	NMDS1	NMDS2	NMDS3	r2	Pr(>r)	
Precipitación	0.68183	0.55226	0.47970	0.3400	0.001	***
Evapotranspiración potencial	0.72009	0.69382	0.00925	0.0440	0.269	

Temperatura promedio anual	0.72816	0.61375	-0.30510	0.0549	0.174	
Pendiente	-0.93461	-0.28536	-0.21232	0.1882	0.003	**
Altitud	-0.77059	-0.56206	-0.30048	0.3449	0.001	***
Orientación de ladera	0.06279	0.63394	0.77083	0.1327	0.009	**
Cobertura 0 a 10 cm	0.92065	-0.36773	0.13110	0.5279	0.001	***
Cobertura 10 a 50 cm	-0.18724	-0.06270	0.98031	0.2147	0.001	***
Cobertura 50 a 200 cm	-0.84361	-0.44103	0.30629	0.3626	0.001	***
Proporción gramíneas	0.88109	-0.26422	-0.39226	0.0159	0.686	
Dieta	0.68608	0.10913	-0.71930	0.0363	0.318	
Apertura del canopeo	0.76136	-0.33970	-0.55221	0.4764	0.001	***
Cobertura 0 a 200 cm	0.38151	-0.57940	0.72024	0.2598	0.001	***
Dieta x cobertura	0.57362	-0.70432	0.41820	0.1233	0.006	**

---

Signif. codes: 0 '\*\*\*' 0.001 '\*\*' 0.01 '\*' 0.05 '.' 0.1 ' ' 1

Permutation: free

Number of permutations: 999

\*\*\*FACTORS:

Centroids:

	NMDS1	NMDS2	NMDS3
Estado alternativoba	-0.1694	0.0752	-0.0148
Estado alternativommx	-0.0051	-0.0307	0.1546
Estado alternativopastizal	0.4147	-0.1038	-0.3416
Unidad Cartográfica07UC7	-0.0192	-0.0524	-0.0599
Unidad Cartográfica09UC9	-0.0773	-0.1467	-0.0350
Unidad Cartográfica10UC10	-0.2373	-0.2521	-0.0597
Unidad Cartográfica13UC13	0.2624	0.1431	0.0747
Unidad Cartográfica14UC14	-0.5988	0.1423	-0.0770
Unidad Cartográfica15UC15	-0.4636	-0.0594	-0.0542

Goodness of fit:

	r2	Pr(>r)
Estado alternativo	0.1494	0.001 ***
Unidad Cartográfica	0.1846	0.001 ***

---

Signif. codes: 0 '\*\*\*' 0.001 '\*\*' 0.01 '\*' 0.05 '.' 0.1 ' ' 1

Permutation: free

Number of permutations: 999

### 7.13.2.8 Humedad del suelo

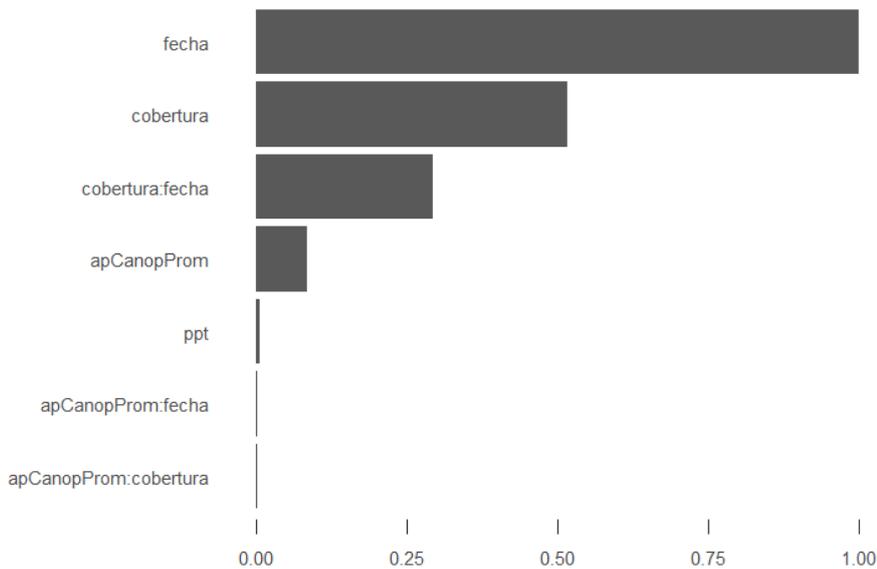


Figura 7.13.2 Importancia relativa de las variables predictoras utilizadas para estimar la humedad del suelo. Eje x = importancia relativa. Modelo:  $humedad \sim presencia/ausencia\ herbáceas * tiempo\ desde\ siembra * apertura\ del\ canopy\ arbóreo * precipitación + (1|clausura)$ .

	1	2	3	4	5	6
R2mar	0.5499	0.5487	0.5494	0.5567	0.5556	0.5562
R2cond	0.8675	0.8652	0.8666	0.8683	0.8659	0.8673
apCanopProm	NA	NA	NA	0.06417670	0.06439176	0.06419018
cobertura	NA	+	+	NA	+	+
fecha	+	+	+	+	+	+
cobertura:fecha	NA	+	NA	NA	+	NA

```

Linear mixed model fit by REML ['lmerMod']
Formula: humedad ~ fecha + (1 | clausura)
Data: hummod
REML criterion at convergence: 859.2353
Random effects:
Groups      Name          Std.Dev.
transecta (Intercept) 5.044
Residual                3.258
Number of obs: 152, groups: transecta, 30
Fixed Effects:
(Intercept) fecha2019.12.13 fecha2019.10.07
21.8572          -0.6772          13.1911
Linear mixed model fit by REML ['lmerMod']
Formula: humedad ~ fecha + (1 | transecta)
Data: hummod

```

REML criterion at convergence: 859.2

Scaled residuals:

Min	1Q	Median	3Q	Max
-2.13781	-0.58589	0.07151	0.57804	2.37683

Random effects:

Groups	Name	Variance	Std.Dev.
transecta	(Intercept)	25.44	5.044
	Residual	10.61	3.258

Number of obs: 152, groups: transecta, 30

Fixed effects:

	Estimate	Std. Error	t value
(Intercept)	21.8572	1.0542	20.73
fecha2019.12.13	-0.6772	0.6841	-0.99
fecha2019.10.07	13.1911	0.6634	19.88

Correlation of Fixed Effects:

	(Intr)	f2019.12
f2019.12.13	-0.314	
f2019.10.07	-0.376	0.500

### 7.13.2.9 Regeneración en clausuras

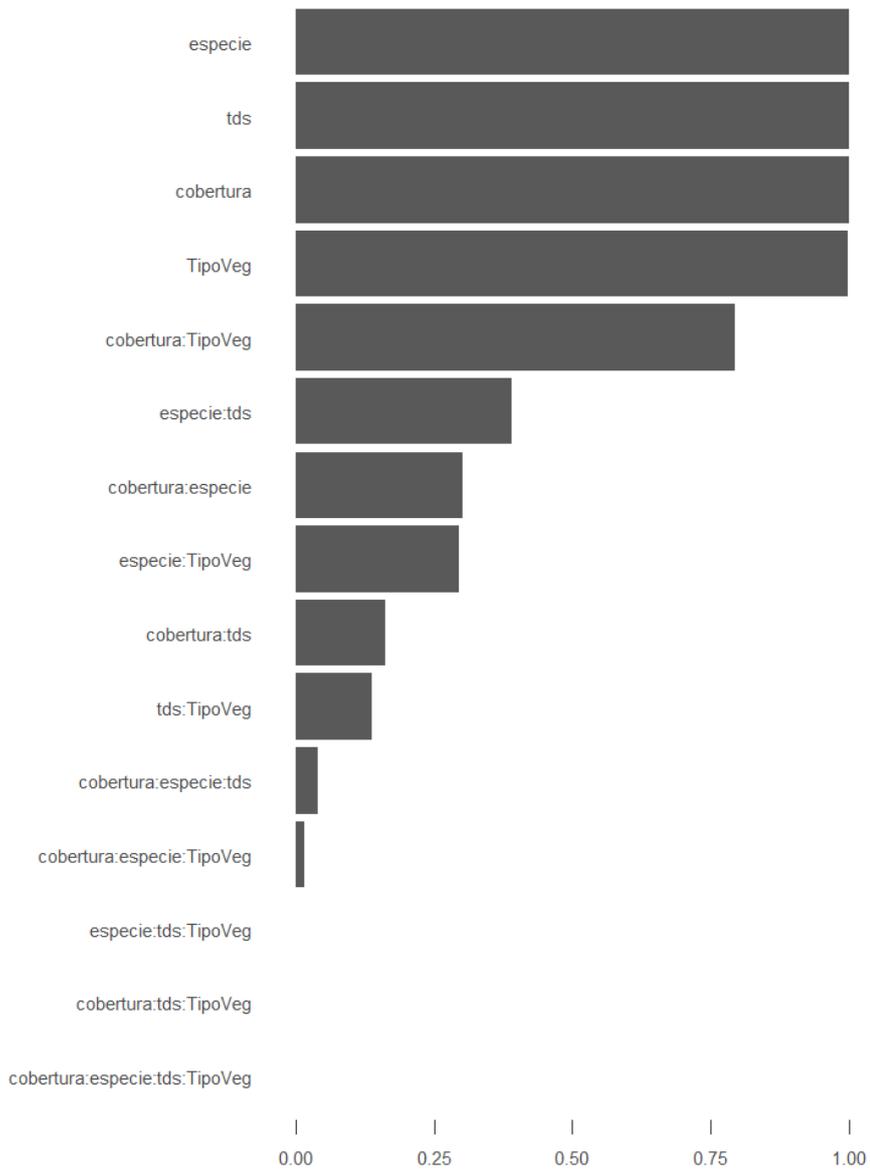


Figura 7.13.3 Importancia relativa de las variables predictoras utilizadas para estimar el número de existencias en clausuras. Eje x = importancia relativa. Modelo:  $existencias \sim estado\ alternativo\ del\ bosque * presencia/ausencia\ pasto * tiempo\ desde\ siembra * especie + (1|campo)$

```

modelo<-glmer(cbind(existencias,max-existencias) ~
  EstAlt * cobertura * tds * especie + (1|Campo),
  family = binomial(link = "logit"), data=clauReg4)

```

	1	2	3	4	5	6
<i>R2</i>	0.1049	0.1095	0.0977	0.1054	0.0992	0.102
<i>cobertura</i>	+	+	+	+	+	+
<i>especie</i>	+	+	+	+	+	+
<i>tds</i>	+	+	+	+	+	+
<i>TipoVeg</i>	+	+	+	+	+	+
<i>cobertura:especie</i>	NA	NA	NA	+	NA	NA
<i>cobertura:tds</i>	NA	NA	NA	NA	NA	NA
<i>cobertura:TipoVeg</i>	+	+	+	+	NA	+
<i>especie:tds</i>	NA	+	NA	NA	NA	+
<i>especie:TipoVeg</i>	NA	NA	+	NA	NA	+
<i>tds:TipoVeg</i>	NA	NA	NA	NA	NA	NA
<i>cobertura:especie:tds</i>	NA	NA	NA	NA	NA	NA
<i>cobertura:especie:TipoVeg</i>	NA	NA	NA	NA	NA	NA
<i>cobertura:tds:TipoVeg</i>	NA	NA	NA	NA	NA	NA
<i>especie:tds:TipoVeg</i>	NA	NA	NA	NA	NA	NA
<i>cobertura:especie:tds:TipoVeg</i>	NA	NA	NA	NA	NA	NA

Generalized linear mixed model fit by maximum likelihood (Laplace Approximation) ['glmerMod']

Family: binomial ( logit )

Formula: cbind(existencias, max - existencias) ~ cobertura + especie + tds + EstAlt + (1 | Campo) + cobertura:EstAlt

Data: clauReg4

AIC	BIC	logLik	deviance	df.resid
591.5	639.8	-284.7	569.5	589

Scaled residuals:

Min	1Q	Median	3Q	Max
-1.5052	-0.4245	-0.2732	-0.1557	10.8087

Random effects:

Groups Name	Variance	Std.Dev.
Campo (Intercept)	0.1782	0.4221

Number of obs: 600, groups: Campo, 6

Fixed effects:

	Estimate	Std. Error	z value	Pr(> z )
(Intercept)	-3.5973	0.3790	-9.491	< 2e-16 ***
coberturaSin pasto	1.0351	0.2930	3.533	0.000412 ***
especiecoihue	1.4436	0.2410	5.991	2.09e-09 ***
tds4meses	-0.7347	0.2356	-3.119	0.001816 **
tds12meses	-0.6834	0.2815	-2.428	0.015197 *

```

tds15meses          -2.0592      0.4464  -4.613  3.97e-06 ***
EstAltmmx           -0.8545      0.4325  -1.976  0.048183 *
EstAltpastizal      -0.1265      0.4375  -0.289  0.772501
coberturaSin pasto:EstAltmmx      0.2222      0.5058   0.439  0.660441
coberturaSin pasto:EstAltpastizal -1.5312      0.6514  -2.351  0.018745 *

```

---

Signif. codes: 0 '\*\*\*' 0.001 '\*\*' 0.01 '\*' 0.05 '.' 0.1 ' ' 1

Correlation of Fixed Effects:

```

              (Intr)  cbrtSp  especch  tds4ms  tds12m  tds15m  TpVgmm  TpVgps
cbrtrSnpst:TpVgm
cbrtrSnpst      -0.542
especiecoih     -0.492  0.030
tds4meses       -0.308 -0.022 -0.028
tds12meses      -0.259 -0.018 -0.022  0.446
tds15meses      -0.153 -0.023 -0.027  0.282  0.236
EstAltmmx       -0.360  0.467 -0.007  0.007  0.005  0.006
TipoVgpstzl     -0.357  0.462 -0.001  0.001  0.001  0.001  0.313
cbrtrSnpst:TpVgm 0.311 -0.578 -0.006  0.003  0.002  0.004 -0.855 -0.268
cbrtrSnpst:TpVgp 0.244 -0.450 -0.016  0.013  0.010  0.012 -0.210 -0.672  0.260

```

**7.13.2.10 Regeneración arbórea en transectas**

7.13.2.10.1 NMDS

```
metaMDS(comm = tablaregespMV, distance = "bray", k = 2, autotransform = FALSE)
```

global Multidimensional Scaling using monoMDS

Data: tablaregespMV

Distance: bray

Dimensions: 2

Stress: 0.07494022

Stress type 1, weak ties

No convergent solutions - best solution after 20 tries

Scaling: centring, PC rotation, halfchange scaling

Species: expanded scores based on `tablaregespMV`

7.13.2.10.2 Ajuste de variables ambientales

\*\*\*VECTORS

	NMDS1	NMDS2	r2	Pr(>r)	
Proporción de gramíneas	0.43397	-0.90093	0.0654	0.001	***
Dieta	0.62658	-0.77935	0.1063	0.001	***
Cobertura 0 a 10 cm	0.64296	-0.76590	0.1011	0.001	***
Cobertura 10 a 50 cm	0.61025	-0.79221	0.0138	0.182	
Cobertura 50 a 200 cm	0.47624	0.87932	0.0446	0.004	**
Apertura del canopeo	0.86913	-0.49459	0.0675	0.001	***
Precipitación promedio anual	0.09142	-0.99581	0.1289	0.001	***
Evapotranspiración potencial	-0.33631	-0.94175	0.1520	0.001	***
Temperatura promedio	-0.09812	-0.99517	0.1470	0.001	***
Pendiente	-0.97037	0.24164	0.0580	0.002	**
Altitud	-0.02215	0.99975	0.1864	0.001	***
Orientación de ladera	-0.06667	0.99778	0.0356	0.020	*

---

Signif. codes: 0 '\*\*\*' 0.001 '\*\*' 0.01 '\*' 0.05 '.' 0.1 ' ' 1

Permutation: free

Number of permutations: 999

\*\*\*FACTORS:

Centroids:

	NMDS1	NMDS2
Bosque alto	-0.5755	0.0495
Matorral mixto	0.5801	0.0225
Pastizal	0.2670	-0.7595
UC7	-0.2665	0.0673
UC9	0.3782	0.2874
UC10	0.7649	0.1538
UC13	0.1159	-0.5550
UC14	-0.9673	0.5119
UC15	-1.3893	-0.1077

Goodness of fit:

	r2	Pr(>r)	
EstAlt	0.2301	0.001	***
suelo_clasif	0.3035	0.001	***

---

Signif. codes: 0 '\*\*\*' 0.001 '\*\*' 0.01 '\*' 0.05 '.' 0.1 ' ' 1

Permutation: free

Number of permutations: 999

EnvFit Familias

	arrows.NMDS1	arrows.NMDS2	pvals
arbórea	0.40728487	0.9133012	0.003
arbustiva	0.35027828	-0.9366457	0.001
gramínea	0.60150816	-0.7988667	0.001
hierba	0.43315709	-0.9013184	0.002
musgo	-0.76101226	0.6487375	0.005
raíz	-0.61433410	-0.7890460	0.022
suelo desnudo	0.09802055	0.9951844	0.001
tronco o rama	-0.74148409	0.6709704	0.033

**7.13.2.11 Análisis modelos mixtos regeneración de coihue y ciprés en clausuras**

summary(modelo)

Generalized linear mixed model fit by maximum likelihood (Laplace Approximation) ['glmerMod']

Family: binomial ( logit )

Formula: cbind(existencias, max - existencias) ~ EstAlt \* cobertura + tds + especie + (1 | Campo)

Data: clauReg4

AIC	BIC	logLik	deviance	df.resid
661.6	712.0	-319.8	639.6	709

Scaled residuals:

Min	1Q	Median	3Q	Max
-1.4362	-0.3992	-0.2525	-0.1545	10.6505

Random effects:

Groups Name	Variance	Std.Dev.
Campo (Intercept)	0.2384	0.4882

Number of obs: 720, groups: Campo, 6

Fixed effects:

	Estimate	Std. Error	z value	Pr(> z )
(Intercept)	-3.5318	0.3811	-9.269	< 2e-16 ***
EstAltmmx	-1.0417	0.4007	-2.599	0.009338 **
EstAltpastizal	-0.1265	0.4370	-0.289	0.772304

```

coberturaSin pasto          1.0325      0.2925      3.530 0.000415 ***
tds4meses                   -0.7097      0.2227     -3.188 0.001435 **
tds12meses                   -0.6866      0.2678     -2.564 0.010346 *
tds15meses                   -1.9878      0.4145     -4.796 1.62e-06 ***
especiecoihue                1.3128      0.2213      5.931 3.00e-09 ***
EstAltmmx:coberturaSin pasto  0.3225      0.4660      0.692 0.488873
EstAltpastizal:coberturaSin pasto -1.5279      0.6506     -2.348 0.018852 *

```

---

Signif. codes: 0 '\*\*\*' 0.001 '\*\*' 0.01 '\*' 0.05 '.' 0.1 ' ' 1

Correlation of Fixed Effects:

```

(Intr) TpVgmm TpVgps cbprtSp tds4ms tds12m tds15m especch TpVgm:Sp
EstAltmmx -0.385
TpoVgpstzl -0.355 0.337
cobrtrSnpst -0.537 0.503 0.462
tds4meses -0.294 0.007 0.001 -0.020
tds12meses -0.245 0.006 0.001 -0.016 0.445
tds15meses -0.149 0.007 0.001 -0.021 0.289 0.240
especiecoih -0.438 -0.008 -0.001 0.027 -0.025 -0.020 -0.025
TpVgmmx:cSp 0.335 -0.860 -0.290 -0.627 0.003 0.003 0.004 -0.006
TpVgpstz:Sp 0.242 -0.226 -0.672 -0.450 0.011 0.009 0.012 -0.015 0.282

```

> anova(modelo)

Analysis of Variance Table

	npar	Sum Sq	Mean Sq	F value
EstAlt	2	15.434	7.717	7.7171
cobertura	1	17.049	17.049	17.0486
tds	3	24.748	8.249	8.2493
especie	1	34.314	34.314	34.3136
EstAlt:cobertura	2	7.385	3.692	3.6924

## 7.13.3 Experimento en invernadero

### 7.13.3.1 Experimento preliminar: con o sin surco

```
glm(formula = cbind(emergio, noemergio) ~ siembra * especie,  
     family = binomial(link = "logit"), data = datos)
```

Deviance Residuals:

Min	1Q	Median	3Q	Max
-1.58405	-0.14678	-0.00006	0.04811	1.35690

Coefficients:

	Estimate	Std. Error	z value	Pr(> z )
(Intercept)	-21.1595	7951.6249	-0.003	0.998
siembrasurco	19.0800	7951.6249	0.002	0.998
especiecoihue	0.2571	11686.3088	0.000	1.000
siembrasurco:especiecoihue	1.7111	11686.3088	0.000	1.000

(Dispersion parameter for binomial family taken to be 1)

Null deviance: 28.2316 on 11 degrees of freedom  
Residual deviance: 6.0745 on 8 degrees of freedom  
AIC: 29.264

Number of Fisher Scoring iterations: 19

### 7.13.3.2 Emergencia de plántulas

#### 7.13.3.2.1 Emergencia en micrositio: suelo desnudo

```
glm(formula = cbind(emergio, noemergio) ~ especie + estres, family = binomial(link  
= "logit"), data = datosssd)
```

Deviance Residuals:

Min	1Q	Median	3Q	Max
-2.5092	-1.1067	-0.2937	0.5084	3.8110

Coefficients:

	Estimate	Std. Error	z value	Pr(> z )
(Intercept)	-1.3113	0.2153	-6.092	1.12e-09 ***
especiecoihue	0.9201	0.2397	3.839	0.000123 ***
estresEHM	-0.4955	0.2593	-1.911	0.055968 .
estresEHS	-1.7543	0.3483	-5.037	4.74e-07 ***

---  
Signif. codes: 0 '\*\*\*' 0.001 '\*\*' 0.01 '\*' 0.05 '.' 0.1 ' ' 1

(Dispersion parameter for binomial family taken to be 1)

Null deviance: 137.513 on 53 degrees of freedom  
Residual deviance: 91.557 on 50 degrees of freedom  
AIC: 181.35

Number of Fisher Scoring iterations: 4

### 7.13.3.2.2 Emergencia en micrositio: pasto

```
glm(formula = cbind(emergio, noemergio) ~ cob + especie + estres, family =  
binomial(link = "logit"), data = datospasto)
```

Deviance Residuals:

```
  Min    1Q  Median    3Q   Max  
-2.7392 -0.9076 -0.3661 0.8227 2.1267
```

Coefficients:

```
      Estimate Std. Error z value Pr(>|z|)  
(Intercept) -2.1926  0.4549 -4.820 1.44e-06 ***  
cob           0.9344  0.4950  1.888 0.05907 .  
especiecoihue 1.4318  0.2581  5.547 2.90e-08 ***  
estresEHM     -0.7328  0.2690 -2.724 0.00644 **  
estresEHS     -2.2730  0.3919 -5.799 6.66e-09 ***
```

---

Signif. codes: 0 '\*\*\*' 0.001 '\*\*' 0.01 '\*' 0.05 '.' 0.1 ' ' 1

(Dispersion parameter for binomial family taken to be 1)

```
Null deviance: 145.464 on 53 degrees of freedom  
Residual deviance: 65.306 on 49 degrees of freedom  
AIC: 157.28
```

Number of Fisher Scoring iterations: 5

### 7.13.3.2.3 Emergencia: modelo para analizar el efecto del micrositio

```
glm(formula = cbind(emergio, noemergio) ~ cob * especie + estres,  
family = binomial(link = "logit"), data = datosmic)
```

Deviance Residuals:

```
  Min    1Q  Median    3Q   Max  
-2.1870 -0.8129 -0.3927 0.6264 3.3871
```

Coefficients:

```
      Estimate Std. Error z value Pr(>|z|)  
(Intercept)    0.2371    0.6305  0.376  0.7068  
cob            -3.4431    1.3528 -2.545  0.0109 *  
especiecoihue -0.2321    0.8023 -0.289  0.7723  
estresEHM     -1.1075    0.2789 -3.971 7.15e-05 ***  
estresEHS     -2.5858    0.4267 -6.061 1.36e-09 ***  
cob:especiecoihue 3.2847    1.6702  1.967  0.0492 *
```

---

Signif. codes: 0 '\*\*\*' 0.001 '\*\*' 0.01 '\*' 0.05 '.' 0.1 ' ' 1

(Dispersion parameter for binomial family taken to be 1)

```
Null deviance: 170.183 on 71 degrees of freedom  
Residual deviance: 82.712 on 66 degrees of freedom  
AIC: 182.36
```

Number of Fisher Scoring iterations: 5

### 7.13.3.3 Supervivencia de las plántulas

#### 7.13.3.3.1 Supervivencia en micrositio: suelo desnudo

```
glm(formula = cbind(sobrevivio, murio) ~ cob + estres + especie, family =  
binomial(link = "logit"), data = datosssd)
```

Deviance Residuals:

```
  Min    1Q  Median    3Q   Max  
-2.3830 -0.6599 0.1235 0.6938 2.3061
```

Coefficients:

```
              Estimate Std. Error z value Pr(>|z|)  
(Intercept)   6.6672     1.5461   4.312 1.62e-05 ***  
cob           -6.4301     1.7925  -3.587 0.000334 ***  
estresEHM     -3.2437     0.9955  -3.258 0.001120 **  
estresEHS     -5.8399     1.3189  -4.428 9.52e-06 ***  
especiecoihue -1.7661     0.9010  -1.960 0.049979 *
```

---

Signif. codes: 0 '\*\*\*' 0.001 '\*\*' 0.01 '\*' 0.05 '.' 0.1 ' ' 1

(Dispersion parameter for binomial family taken to be 1)

```
Null deviance: 82.576 on 36 degrees of freedom  
Residual deviance: 32.558 on 32 degrees of freedom  
AIC: 53.531
```

Number of Fisher Scoring iterations: 6

#### 7.13.3.3.2 Supervivencia en micrositio:pasto

```
glm(formula = cbind(sobrevivio, murio) ~ estres, family = binomial(link = "logit"),  
data = datospasto)
```

Deviance Residuals:

```
  Min    1Q  Median    3Q   Max  
-1.89520 -0.63260 -0.00018 0.40799 2.28746
```

Coefficients:

```
              Estimate Std. Error z value Pr(>|z|)  
(Intercept)   0.3747     0.2770   1.353 0.176088  
estresEHM     -2.0975     0.5589  -3.753 0.000175 ***  
estresEHS    -19.1558    2420.9599  -0.008 0.993687
```

---

Signif. codes: 0 '\*\*\*' 0.001 '\*\*' 0.01 '\*' 0.05 '.' 0.1 ' ' 1

(Dispersion parameter for binomial family taken to be 1)

```
Null deviance: 67.738 on 35 degrees of freedom  
Residual deviance: 40.810 on 33 degrees of freedom  
AIC: 67.285
```

Number of Fisher Scoring iterations: 17

Predicted surviving probability (pS)

```
Watering level      Value  
high                0.593  
medium              0.152  
low                 0.00000000697
```

### 7.13.3.3 Supervivencia: modelo para analizar el efecto del micrositio

```
glm(formula = cbind(sobrevivio, murio) ~ estres + especie * micrositio,
     family = binomial(link = "logit"), data = datosmic)
```

Deviance Residuals:

```
   Min      1Q  Median      3Q      Max
-1.89096 -0.80300 -0.00006  0.58533  1.98123
```

Coefficients:

	Estimate	Std. Error	z value	Pr(> z )	
(Intercept)	3.9904	1.2072	3.305	0.000949	***
estresEHM	-2.3856	0.6633	-3.597	0.000322	***
estresEHS	-21.0178	2030.7026	-0.010	0.991742	
especiecoihue	-2.6568	1.2012	-2.212	0.026988	*
micrositiopasto	-4.7463	1.3782	-3.444	0.000574	***
especiecoihue:micrositiopasto	3.9871	1.4818	2.691	0.007131	**

---

Signif. codes: 0 '\*\*\*' 0.001 '\*\*' 0.01 '\*' 0.05 '.' 0.1 ' ' 1

(Dispersion parameter for binomial family taken to be 1)

Null deviance: 85.586 on 43 degrees of freedom  
Residual deviance: 42.363 on 38 degrees of freedom  
AIC: 70.41

Number of Fisher Scoring iterations: 17

### 7.13.3.4 Número final de plántulas establecidas

#### 7.13.3.4.1 Número final de plántulas establecidas en micrositio: suelo desnudo

```
glm(formula = cbind(emergio, noemergio) ~ cob + estres + especie +
     cob:especie + cob:estres, family = binomial(link = "logit"),
     data = datosd)
```

Deviance Residuals:

```
   Min      1Q  Median      3Q      Max
-2.6988 -1.0061 -0.0002  0.5084  4.0119
```

Coefficients:

	Estimate	Std. Error	z value	Pr(> z )	
(Intercept)	-1.0468	0.2852	-3.670	0.000242	***
cob	-1.1605	0.9787	-1.186	0.235702	
estresEHM	-0.2691	0.3527	-0.763	0.445452	
estresEHS	-2.2865	0.6342	-3.605	0.000312	***
especiecoihue	0.1625	0.3365	0.483	0.629248	
cob:especiecoihue	2.1716	1.1856	1.832	0.067015	.
cob:estresEHM	-3.4011	1.3848	-2.456	0.014044	*
cob:estresEHS	-49.7824	4644.0137	-0.011	0.991447	

---

Signif. codes: 0 '\*\*\*' 0.001 '\*\*' 0.01 '\*' 0.05 '.' 0.1 ' ' 1

(Dispersion parameter for binomial family taken to be 1)

Null deviance: 148.392 on 53 degrees of freedom  
Residual deviance: 74.924 on 46 degrees of freedom  
AIC: 150.39

Number of Fisher Scoring iterations: 18

#### 7.13.3.4.2 Número final de plántulas establecidas en micrositio: pasto

```
glm(formula = cbind(emergio, noemergio) ~ cob + especie + estres,  
     family = binomial(link = "logit"), data = datospasto)
```

Deviance Residuals:

```
   Min      1Q  Median      3Q      Max  
-2.16909 -0.50875 -0.00008 -0.00003 1.59146
```

Coefficients:

```
      Estimate Std. Error z value Pr(>|z|)  
(Intercept)  -3.1445    0.7126 -4.413 1.02e-05 ***  
cob           1.3713    0.7761  1.767 0.07724 .  
especiecoihue 1.1625    0.3864  3.009 0.00262 **  
estresEHM    -2.1092    0.5017 -4.204 2.62e-05 ***  
estresEHS   -20.5523 2684.3869 -0.008 0.99389  
---
```

Signif. codes: 0 '\*\*\*' 0.001 '\*\*' 0.01 '\*' 0.05 '.' 0.1 ' ' 1

(Dispersion parameter for binomial family taken to be 1)

```
Null deviance: 100.157 on 53 degrees of freedom  
Residual deviance: 31.416 on 49 degrees of freedom  
AIC: 80.107
```

Number of Fisher Scoring iterations: 19

#### 7.13.3.4.3 Número final de plántulas establecidas: modelo para analizar el efecto del micrositio

```
glm(formula = cbind(emergio, noemergio) ~ cob + especie + estres +  
     micrositio + cob:especie + cob:micrositio, family = binomial(link = "logit"),  
     data = datosmic)
```

Deviance Residuals:

```
   Min      1Q  Median      3Q      Max  
-3.1609 -0.6739 -0.0001 0.0000 3.5029
```

Coefficients:

```
      Estimate Std. Error z value Pr(>|z|)  
(Intercept)    1.9477    1.0394  1.874 0.06095 .  
cob            -7.8835    2.6184 -3.011 0.00261 **  
especiecoihue -1.6009    1.1782 -1.359 0.17424  
estresEHM     -1.9767    0.4184 -4.724 2.31e-06 ***  
estresEHS    -20.5755 2253.6044 -0.009 0.99272  
micrositiopasto -3.4611    1.2950 -2.673 0.00752 **  
cob:especiecoihue 6.4010    2.7132  2.359 0.01831 *  
cob:micrositiopasto 5.1975    2.4604  2.112 0.03465 *  
---
```

Signif. codes: 0 '\*\*\*' 0.001 '\*\*' 0.01 '\*' 0.05 '.' 0.1 ' ' 1

(Dispersion parameter for binomial family taken to be 1)

```
Null deviance: 161.262 on 71 degrees of freedom  
Residual deviance: 58.494 on 64 degrees of freedom  
AIC: 118.53
```

Number of Fisher Scoring iterations: 19

### 7.13.3.5 Biomasa

#### 7.13.3.5.1 Biomasa in micrositio: suelo desnudo

```
lm(formula = biomasaxcm2 ~ estres, data = datosbsd)

Residuals:
    Min     1Q   Median     3Q      Max
-0.028928 -0.013140 -0.006641  0.005477  0.061100

Coefficients:
            Estimate Std. Error t value Pr(>|t|)
(Intercept)  0.035972  0.005989   6.006  4.8e-06 ***
estresEHM    -0.016455  0.009278  -1.773   0.09 .
---
Signif. codes:  0 '***' 0.001 '**' 0.01 '*' 0.05 '.' 0.1 ' ' 1

Residual standard error: 0.02241 on 22 degrees of freedom
Multiple R-squared:  0.1251, Adjusted R-squared:  0.08531
F-statistic: 3.145 on 1 and 22 DF, p-value: 0.08999
```

#### 7.13.3.5.2 Biomasa in micrositio: pasto

```
lm(formula = biomasaxcm2 ~ cob, data = datosbpasto)

Residuals:
    Min     1Q   Median     3Q      Max
-0.012130 -0.005748  0.001992  0.004027  0.014473

Coefficients:
            Estimate Std. Error t value Pr(>|t|)
(Intercept)  0.025392  0.006239   4.070  0.00115 **
cob          -0.014019  0.007583  -1.849  0.08572 .
---
Signif. codes:  0 '***' 0.001 '**' 0.01 '*' 0.05 '.' 0.1 ' ' 1

Residual standard error: 0.007103 on 14 degrees of freedom
Multiple R-squared:  0.1962, Adjusted R-squared:  0.1388
F-statistic: 3.418 on 1 and 14 DF, p-value: 0.08572
```

### 7.13.3.5.3 Biomasa: modelo para analizar el efecto del micrositio

```
lm(formula = biomasaxcm2 ~ especie + estres + micrositio, data = datosbmic)
```

Residuals:

```
      Min       1Q   Median       3Q      Max
-0.031296 -0.011478 -0.002465  0.009372  0.049698
```

Coefficients:

```
              Estimate Std. Error t value Pr(>|t|)
(Intercept)    0.031801  0.008181   3.887  0.00118 **
especiecoihue  0.015573  0.008599   1.811  0.08786 .
estresEHM      -0.023028  0.009775  -2.356  0.03074 *
micrositio pasto -0.021221  0.009088  -2.335  0.03205 *
```

---

Signif. codes: 0 '\*\*\*' 0.001 '\*\*' 0.01 '\*' 0.05 '.' 0.1 ' ' 1

Residual standard error: 0.01938 on 17 degrees of freedom

Multiple R-squared: 0.4143, Adjusted R-squared: 0.3109

F-statistic: 4.008 on 3 and 17 DF, p-value: 0.02506

### 7.13.3.6 Altura

#### 7.13.3.6.1 Altura en micrositio: suelo desnudo

```
lm(formula = altura.mm ~ especie, data = datosbsd)
```

Residuals:

```
      Min       1Q   Median       3Q      Max
-25.6562  -4.6562  -0.1053   3.8947  24.3438
```

Coefficients:

```
              Estimate Std. Error t value Pr(>|t|)
(Intercept)    33.656     1.486  22.645 < 2e-16 ***
especiecoihue  -6.551     2.017  -3.248  0.00181 **
```

---

Signif. codes: 0 '\*\*\*' 0.001 '\*\*' 0.01 '\*' 0.05 '.' 0.1 ' ' 1

Residual standard error: 8.408 on 68 degrees of freedom

Multiple R-squared: 0.1343, Adjusted R-squared: 0.1215

F-statistic: 10.55 on 1 and 68 DF, p-value: 0.00181

#### 7.13.3.6.2 Altura en micrositio: pasto

```
lm(formula = altura.mm ~ especie, data = datosbpasto)
```

Residuals:

```
      Min       1Q   Median       3Q      Max
-19.0000  -6.8636   0.0455   8.6364  23.0000
```

Coefficients:

```
              Estimate Std. Error t value Pr(>|t|)
(Intercept)    43.000     3.297  13.043 2.36e-14 ***
especiecoihue  -8.545     4.098  -2.085  0.0451 *
```

---

Signif. codes: 0 '\*\*\*' 0.001 '\*\*' 0.01 '\*' 0.05 '.' 0.1 ' ' 1

Residual standard error: 11.42 on 32 degrees of freedom

Multiple R-squared: 0.1196, Adjusted R-squared: 0.0921

F-statistic: 4.348 on 1 and 32 DF, p-value: 0.04512

### 7.13.3.6.3 Altura: modelo para analizar el efecto del micrositio

```
lm(formula = altura.mm ~ estres * micrositio, data = datosbmic)

Residuals:
    Min       1Q   Median       3Q      Max
-15.3077  -5.0705  -0.5926   4.0499  15.6923

Coefficients:
                Estimate Std. Error t value Pr(>|t|)
(Intercept)         29.593     1.321  22.401 < 2e-16 ***
estresEHM           -3.759     3.098  -1.213  0.23160
micrositiopasto      3.715     2.317   1.603  0.11621
estresEHM:micrositio 25.452     7.768   3.276  0.00208 **
---
Signif. codes:  0 '***' 0.001 '**' 0.01 '*' 0.05 '.' 0.1 ' ' 1

Residual standard error: 6.864 on 43 degrees of freedom
Multiple R-squared:  0.2965, Adjusted R-squared:  0.2475
F-statistic: 6.042 on 3 and 43 DF,  p-value: 0.001582
```

### 7.13.3.7 Diámetro

#### 7.13.3.7.1 Diámetro en micrositio: suelo desnudo

```
lm(formula = diametro.mm ~ cob * especie, data = datosbsd)

Residuals:
    Min       1Q   Median       3Q      Max
-0.28632 -0.06419  0.00451  0.05805  0.50689

Coefficients:
                Estimate Std. Error t value Pr(>|t|)
(Intercept)         0.64632     0.03070  21.051 < 2e-16 ***
cob                 -0.29420     0.14597  -2.015  0.04793 *
especiecoihue      -0.09844     0.04276  -2.302  0.02449 *
cob:especiecoihue  0.45364     0.16984   2.671  0.00951 **
---
Signif. codes:  0 '***' 0.001 '**' 0.01 '*' 0.05 '.' 0.1 ' ' 1

Residual standard error: 0.1338 on 66 degrees of freedom
Multiple R-squared:  0.1067, Adjusted R-squared:  0.06615
F-statistic: 2.629 on 3 and 66 DF,  p-value: 0.0574
```

#### 7.13.3.7.2 Diámetro en micrositio: pasto

```
lm(formula = diametro.mm ~ 1, data = datosbpasto)

Residuals:
    Min       1Q   Median       3Q      Max
-0.31647 -0.17147  0.01353  0.17853  0.36353

Coefficients:
                Estimate Std. Error t value Pr(>|t|)
(Intercept)     0.41647     0.03166  13.16 1.12e-14 ***
---
Signif. codes:  0 '***' 0.001 '**' 0.01 '*' 0.05 '.' 0.1 ' ' 1

Residual standard error: 0.1846 on 33 degrees of freedom
```

### 7.13.3.7.3 Diámetro: modelo para analizar el efecto del micrositio

```
lm(formula = diametro.mm ~ cob + micrositio, data = datosbmic)

Residuals:
    Min       1Q   Median       3Q      Max
-0.27949 -0.09651  0.02445  0.06296  0.47349

Coefficients:
            Estimate Std. Error t value Pr(>|t|)
(Intercept)  0.42459   0.07127   5.958 3.89e-07 ***
cob          0.39685   0.16525   2.401 0.02062 *
micrositio  -0.18702   0.05797  -3.226 0.00237 **
---
Signif. codes:  0 '***' 0.001 '**' 0.01 '*' 0.05 '.' 0.1 ' ' 1

Residual standard error: 0.153 on 44 degrees of freedom
Multiple R-squared:  0.2004, Adjusted R-squared:  0.164
F-statistic: 5.513 on 2 and 44 DF,  p-value: 0.007305
```

### 7.13.3.8 Temperatura

#### 7.13.3.8.1 Temperatura en micrositio: suelo desnudo

```
lm(formula = value ~ estres * cob + estres * hora, data = datosTsd)

Residuals:
    Min       1Q   Median       3Q      Max
-14.4481  -2.7711  -0.3343   2.2488  12.1593

Coefficients:
            Estimate Std. Error t value Pr(>|t|)
(Intercept)  16.9685   1.1804  14.376 < 2e-16 ***
estresEHM    -0.6454   1.6693  -0.387 0.699581
estresEHS     6.0417   1.6693   3.619 0.000401 ***
cob          -1.6330   2.3416  -0.697 0.486625
horaT14hs    14.6185   1.2619  11.585 < 2e-16 ***
estresEHM:cob  3.3249   3.3116   1.004 0.316947
estresEHS:cob -6.0185   3.3116  -1.817 0.071108 .
estresEHM:horaT14hs  4.8407   1.7846   2.713 0.007441 **
estresEHS:horaT14hs  9.9667   1.7846   5.585 1.04e-07 ***
---
Signif. codes:  0 '***' 0.001 '**' 0.01 '*' 0.05 '.' 0.1 ' ' 1

Residual standard error: 4.636 on 153 degrees of freedom
Multiple R-squared:  0.8505, Adjusted R-squared:  0.8427
F-statistic: 108.8 on 8 and 153 DF,  p-value: < 2.2e-16
```

### 7.13.3.8.2 Temperatura en micrositio: pasto

```
lm(formula = value ~ estres * cob + estres * hora, data = datosTpasto)
```

Residuals:

Min	1Q	Median	3Q	Max
-5.9738	-1.7807	-0.1003	1.4995	6.6492

Coefficients:

	Estimate	Std. Error	t value	Pr(> t )	
(Intercept)	16.1430	0.9485	17.019	< 2e-16	***
estresEHM	-0.7105	1.2997	-0.547	0.5853	
estresEHS	2.7642	1.3414	2.061	0.0408	*
cob	-2.3150	1.2352	-1.874	0.0626	.
horaT14hs	11.5904	0.6758	17.152	< 2e-16	***
estresEHM:cob	2.5242	1.6225	1.556	0.1216	
estresEHS:cob	-1.2414	1.7469	-0.711	0.4783	
estresEHM:horaT14hs	1.4819	0.8940	1.658	0.0992	.
estresEHS:horaT14hs	5.6615	0.9557	5.924	1.68e-08	***

---

Signif. codes: 0 '\*\*\*' 0.001 '\*\*' 0.01 '\*' 0.05 '.' 0.1 ' ' 1

Residual standard error: 2.483 on 171 degrees of freedom

Multiple R-squared: 0.9012, Adjusted R-squared: 0.8966

F-statistic: 194.9 on 8 and 171 DF, p-value: < 2.2e-16

### 7.13.3.8.3 Temperatura: modelo para analizar el efecto del micrositio

```
lm(formula = value ~ estres * hora * micrositio, data = datosbmic)
```

Residuals:

Min	1Q	Median	3Q	Max
-14.2722	-2.3756	-0.3667	2.0806	11.5611

Coefficients:

	Estimate	Std. Error	t value	Pr(> t )	
(Intercept)	16.1833	0.9017	17.947	< 2e-16	***
estresEHM	0.5667	1.2752	0.444	0.65725	
estresEHS	1.9556	1.2752	1.533	0.12670	
horaT14hs	14.6889	1.2752	11.519	< 2e-16	***
micrositiopasto	-1.1667	1.2752	-0.915	0.36134	
estresEHM:horaT14hs	5.6889	1.8034	3.154	0.00185	**
estresEHS:horaT14hs	11.4667	1.8034	6.358	1.31e-09	***
estresEHM:micrositiopasto	0.2611	1.8034	0.145	0.88502	
estresEHS:micrositiopasto	0.3333	1.8034	0.185	0.85354	
horaT14hs:micrositiopasto	-2.9200	1.8034	-1.619	0.10696	
estresEHM:horaT14hs:micrositiopasto	-4.6800	2.5504	-1.835	0.06797	.
estresEHS:horaT14hs:micrositiopasto	-5.5856	2.5504	-2.190	0.02966	*

---

Signif. codes: 0 '\*\*\*' 0.001 '\*\*' 0.01 '\*' 0.05 '.' 0.1 ' ' 1

Residual standard error: 3.826 on 204 degrees of freedom

Multiple R-squared: 0.8694, Adjusted R-squared: 0.8624

F-statistic: 123.5 on 11 and 204 DF, p-value: < 2.2e-16

### 7.13.3.9 Agua dentro de macetas

```
lm(formula = agua ~ cob * estres, data = aguaSinInicio)

Residuals:
    Min       1Q   Median       3Q      Max
-3.4547 -0.6021  0.1718  0.6419  2.9478

Coefficients:
            Estimate Std. Error t value Pr(>|t|)
(Intercept)   7.2338     0.2111  34.266 < 2e-16 ***
cob            0.0281     0.3397   0.083 0.934157
estresEHM     -0.8969     0.2985  -3.004 0.002938 **
estresEHS     -3.4945     0.2844 -12.285 < 2e-16 ***
cob:estresEHM -1.8553     0.4805  -3.861 0.000144 ***
cob:estresEHS -2.0435     0.4683  -4.364 1.88e-05 ***
---
Signif. codes:  0 '***' 0.001 '**' 0.01 '*' 0.05 '.' 0.1 ' ' 1

Residual standard error: 1.159 on 246 degrees of freedom
Multiple R-squared:  0.7341, Adjusted R-squared:  0.7287
F-statistic: 135.8 on 5 and 246 DF,  p-value: < 2.2e-16
```

### 7.13.3.10 Agua agregada

```
lm(formula = agua ~ cob * estres, data = datosxf)

Residuals:
    Min       1Q   Median       3Q      Max
-0.78961 -0.12607 -0.01239  0.12102  2.31039

Coefficients:
            Estimate Std. Error t value Pr(>|t|)
(Intercept)   1.51239     0.02523  59.949 < 2e-16 ***
cob            0.42004     0.04060  10.346 < 2e-16 ***
estresEHM     -0.51223     0.03537 -14.481 < 2e-16 ***
estresEHS     -0.98401     0.03568 -27.580 < 2e-16 ***
cob:estresEHM -0.12059     0.05345  -2.256  0.0243 *
cob:estresEHS -0.27234     0.05742  -4.743 2.39e-06 ***
---
Signif. codes:  0 '***' 0.001 '**' 0.01 '*' 0.05 '.' 0.1 ' ' 1

Residual standard error: 0.2721 on 1047 degrees of freedom
Multiple R-squared:  0.7373, Adjusted R-squared:  0.736
F-statistic: 587.6 on 5 and 1047 DF,  p-value: < 2.2e-16
```

## 8 TRABAJO DE RESPALDO

---

Se adjunta al final de la tesis el trabajo de respaldo.



# Implications of landscape configuration on understory forage productivity: a remote sensing assessment of native forests openings

Fabio Daniel Trinco · Verónica Elena Rusch · Ruth Alison Howison · Lucas Alejandro Garibaldi · Pablo Adrián Tittone

Received: 29 September 2020 / Accepted: 29 July 2021  
© The Author(s), under exclusive licence to Springer Nature B.V. 2021

**Abstract** Sound management of native forests used for cattle grazing requires understanding the dynamics of forage productivity in the openings. Despite their importance, forage productivity drivers in highly heterogeneous forested landscapes, or their variability over the year, are still unclear. The aim of this work is to find predictors of Normalized Difference Vegetation Index (NDVI) variation in the openings of native temperate forests and to evaluate how these predictors change within the growing season. We used high

spatial resolution remote sensing imagery from NW Patagonia to separate forest openings from tree dense canopy. We obtained data of each opening related with herbaceous and shrub forage productivity and calculated landscape metrics. We estimated a multiple linear regression model for predicting NDVI in each season. Beyond known variables related with forage productivity (altitude, precipitation, etc.), the shape of forest' openings appeared as relevant in predicting NDVI. Higher values of forest opening perimeters were related with a decrease in NDVI in spring when soil water content is not limiting and conversely with an increase in NDVI in summer when water is limiting

**Supplementary Information** The online version contains supplementary material available at <https://doi.org/10.1007/s10457-021-00676-w>.

F. D. Trinco (✉) · P. A. Tittone  
Agroecology, Environment and Systems Group, Instituto de Investigaciones Forestales y Agropecuarias de Bariloche, INTA-CONICET, Modesta Victoria 4450—CC 277 (8400), San Carlos de Bariloche, Río Negro, Argentina  
e-mail: [trinco.fabio@inta.gov.ar](mailto:trinco.fabio@inta.gov.ar)

F. D. Trinco · V. E. Rusch · P. A. Tittone  
Instituto de Investigaciones Forestales y Agropecuarias de Bariloche, INTA-CONICET, Av. Modesta Victoria 4450 (8400), San Carlos de Bariloche, Río Negro, Argentina

R. A. Howison · P. A. Tittone  
Conservation Ecology Group, Groningen Institute for Evolutionary Life Sciences (GELIFES), Groningen University, PO Box 11103, 9700 CC Groningen, The Netherlands

L. A. Garibaldi  
Instituto de Investigaciones en Recursos Naturales, Agroecología y Desarrollo Rural, Universidad Nacional de Río Negro, San Carlos de Bariloche, Río Negro, Argentina

L. A. Garibaldi · P. A. Tittone  
Instituto de Investigaciones en Recursos Naturales, Agroecología y Desarrollo Rural, Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas, San Carlos de Bariloche, Río Negro, Argentina

P. A. Tittone  
Agroécologie Et Intensification Durable (AiDA), Centre de Coopération Internationale en Recherche Agronomique Pour Le Développement (CIRAD), Université de Montpellier, 34000 Montpellier, France

growth. These results suggest that environmental drivers such as temperature and soil moisture inside the opening, and competition or facilitation process between trees and grasses are mediated by the shape of the opening. Management of heterogeneous native forests for cattle raising requires considering the shape of the openings to maximize forage productivity.

**Keywords** Cattle · Grazing · NDVI · Heterogeneity · Seasonality · Temperate forests

## Introduction

Estimating appropriate carrying capacities in heterogeneous native forests is key to designing sound management schemes. Native forests worldwide are widely used for livestock grazing as they offer different sources of forage (Murgueitio 2005; Araújo et al. 2016; Cameron 2016; Peri et al. 2016a; Bussoni et al. 2019; Iglay et al. 2019). Assessing overall forage productivity in forest ecosystems is key to estimate sound stocking rates, including management planning and decisions on resting periods or exclosures, necessary to achieve a higher overall forage productivity and to avoid forest degradation (La Manna et al. 2008; Peringer et al. 2016). In temperate forests, such as NW Patagonia forests, less dense canopy areas or purposive forest clearings favor herbage and shrub productivity, where most of the grazing concentrates, including shrub browsing which is particularly important in winter when snow covers the herbaceous vegetation. These sites are the object of our study and henceforth referred to as ‘forest openings’. Estimating herbaceous and shrub forage biomass productivity in these openings at regional and field scale presents methodological challenges, especially in mountainous landscapes subject to high spatio-temporal climatic variability.

Forage availability throughout the year is often estimated through mathematical equations that consider the regional variation in environmental drivers such as precipitations, temperature or soil quality (Golluscio 2009). However, in high heterogeneous forested landscapes there may be other ‘local’ drivers that simultaneously affect plant biomass productivity, such as microclimate within forest openings varying in size, shape, hillside exposition, slope and altitude.

Most studies relate regional variation in rainfall or altitude with overall forage productivity, in order to estimate carrying capacity in forest openings (e.g., Thompson et al. 1991; Masters et al. 1999; Greenberg et al. 2011; Wangchuk et al. 2015). Less frequent are the studies that relate landscape variables with vegetation attributes as affected also by the traits of the openings (Özcan y Gökbulak 2017), such as their species composition or the specific features of the forest–grassland interface (heterogeneity, tree density, etc.).

The existence of such open areas surrounded by tree dense canopy means that biophysical drivers can operate at different scales. While regional variation in precipitation or altitude can affect forage productivity potential at a given opening, its actual productivity may be also affected by drivers that operate at a finer scale, such as air temperature, humidity and wind speed inside the opening, determining the ‘opening microclimate’ (Geiger et al. 2009). These drivers are mainly determined by landscape metrics such as area, perimeter and convexity of the opening (Perry 1994; Chen et al. 1999). In addition, competition or facilitation process might occur between trees belonging to the opening’s border and herbaceous and shrubby vegetation growing inside the opening, reducing or increasing opening’s vegetation productivity, respectively. For example, Özcan and Gökbulak (2017) found that vegetation characteristics growing inside the opening depended on forest opening size. Therefore, we hypothesize that forage productivity inside the opening is affected by landscape variables such as opening’ size and shape, and the amount of tree border of the opening.

Additionally, changes in the effects of drivers on forage productivity may differ among seasons. For example, a reduction in rainfall may not affect biomass productivity at the beginning of the growing season, but can decrease it toward the end of the growing season (Ludewig et al. 2015), whereas temperature can affect biomass growth through seasonal stresses in extreme cold or hot periods (Ergon et al. 2018). Local landscape variables, such as the shape and size of the opening, may moderate water and temperature regimes within the openings, through, e.g., shading in summer or reducing wind speed in winter. Hence, the interplay between regional and landscape drivers and their effect over forage

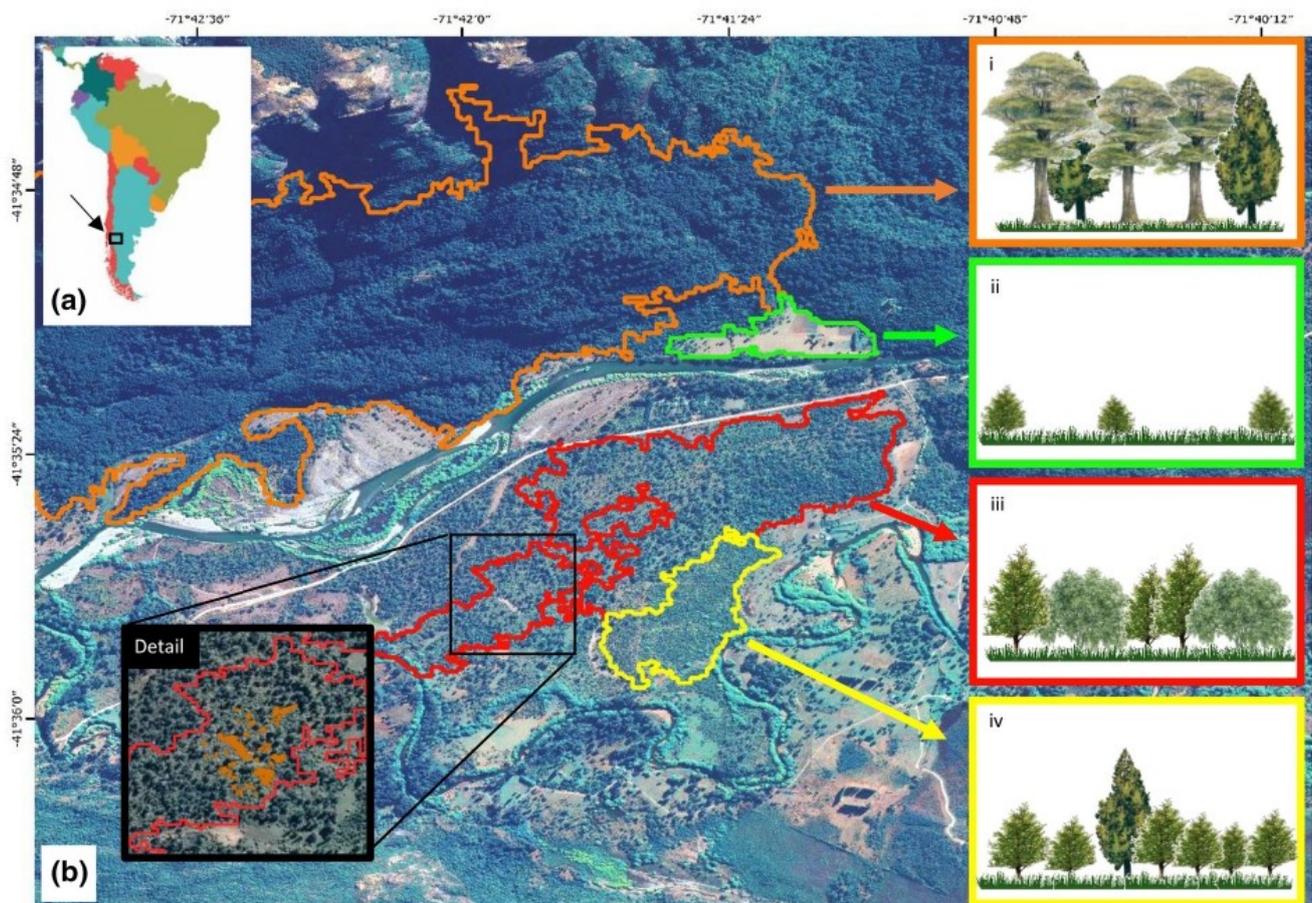
productivity may vary depending on the period analyzed, and this variation is still unexplored.

With the aim of being able to inform sound livestock management in heterogeneous native forests, our objective is to assess the variability of herbaceous and shrub biomass produced in forest openings as affected by both regional and local variables, their interplay, their relative importance and whether the effects of these predictors change along the growing period, in two case study valleys within North Patagonia native temperate forests.

**Materials and methods**

The study area covers temperate native forests of NW Patagonia, Argentina, and comprises the El Manso and Foyel valleys (NW vertex: S41°30', W71°45'; SE

vertex S41°51', W71°20', Fig. 1a). This area has many native forest types, already classified by the species composition (SAyDS & CIEFAP 2016, Fig. 1b), and is largely used for cattle grazing. Further, grazing patterns found within the study area are heterogeneous and can modify vegetation species composition (Bestelmeyer et al. 2003; Piazza et al. 2016; Rusch et al. 2016). Study area has a wide variation in regional variables, such as soil types, altitudes, annual mean temperatures and precipitations (Godagnone and Bran, 2009). Precipitation fall mainly in winter (494 mm), and summer is usually dryer (144 mm). Mean temperature ranges from 3.8 in winter to 15.2 °C in summer (Bianchi et al. 2016). This climate makes spring the period of maximum vegetation growth because water availability is not limiting, and the temperature is high enough. Nevertheless, soil water deficiencies in late summer might limit strongly

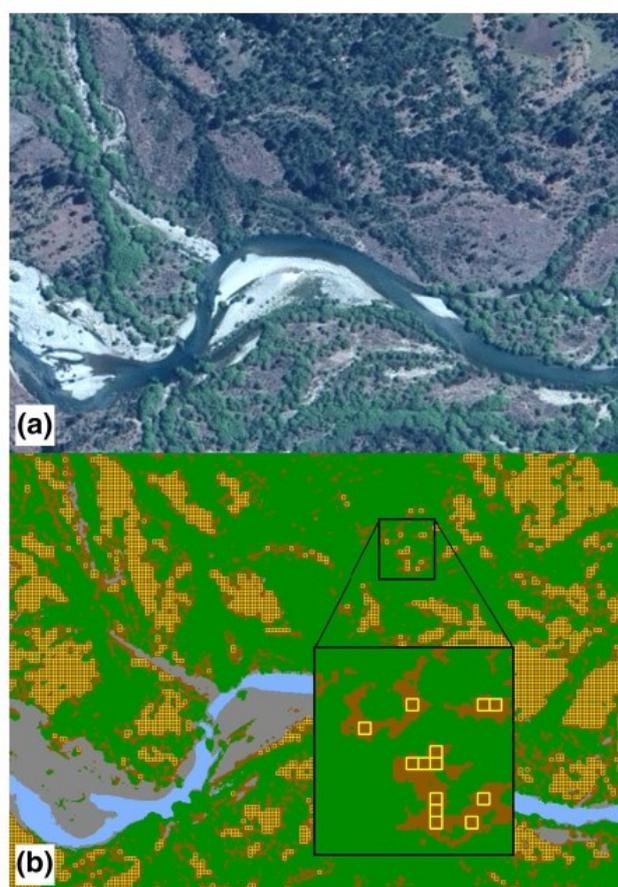


**Fig. 1** a Study area location. b Example of different vegetation types appearing in a subset of the study area. Background map: satellite image. Border colored polygons: 4 different vegetation types. Only 4 of total 16 vegetation types analyzed are shown in

this figure as an example: (i) High mixed forest, (ii) Grassland, (iii) Mixed medium forest, (iv) Scrub with some trees of medium height. Detail: some forest openings are orange filled as an example, they are the object of our study

vegetation growth in some areas (Licata et al. 2008; Martinez-Meier et al. 2015). Thus, the growing season of our study area starts in spring and ends in late summer.

For separating openings from tree dense canopy, we made a supervised classification. To visualize and separate dense tree canopy from openings with high accuracy, we used SPOT7 imagery, because it has a high spatial resolution compared with other sensors: 1.5 and 6 m for panchromatic and multispectral bands, respectively. To maximize class separation capacity, we employed a pan sharpening Gramm Smith method with both panchromatic and multispectral images with ENVI 5.3© (Maurer 2013, Fig. 2a). To make an optimal classification, we used a free cloud image dated February 10, 2017. We used the new pan-



**Fig. 2** **a** Detail of the pan-sharpened image obtained from SPOT7. © imagery. Green areas represent dense tree coverage and brown areas represent forest openings. **b** The same zone as “a” after classification. green = dense canopy, brown = opening, light blue = water, gray = rock. Small yellow squares: SPOT7 pixels selection inside the openings, used to calculate NDVI. ©CNES 2016 & 2017, reproduced by CONAE under Spot Image/AIRBUS license

sharpened image to make a neural-net supervised classification. This type of classification achieves an accurate class separation capacity if made with high spatial resolution imagery (Postadjian et al. 2017). With training data of openings, canopy, water and rock, we created a four-class neural-net supervised classified image with ENVI 5.3© (Fig. 2b). In order to obtain openings shape indexes, we used the feature extraction module from ENVI 5.3© to get the vectors of the openings classified and their shapes attributes (Tables 1 and 2, see Online Resource 1). In order to find those variables with more explanatory power, we kept all landscape metrics of each opening.

We estimated vegetation biomass productivity in forest openings through the Normalized Difference Vegetation Index (NDVI). ‘Productivity’ is defined as the instant vegetation biomass production, directly related with NDVI, while ‘overall biomass productivity’ is defined as the production of vegetation in a more extent time lapse, for example, one year, per unit area (Pettorelli et al. 2005). In forest openings, the correlation between NDVI and ground biomass productivity is positive because most of the photosynthetic activity comes from grasses and shrubs and is captured by the sensors, conversely to dense forested canopy areas (Borowik et al. 2013). Despite NDVI saturates at high-density pasture levels, it can be used as a predictor of forage productivity in forest openings whenever it is obtained avoiding the capture of information of dense tree canopy areas (Hanna et al. 1999, Easdale y Aguiar 2012; Garrouette et al. 2016, Robinson et al. 2019).

**Table 1** Examples of variation in shape’s indexes among different forms

Opening shape			
Area (m <sup>2</sup> )	1000	1000	1000
Elongation	Low	High	Medium
Perimeter/area	Low	Medium	High
Form factor	High	Medium	Low
Solidity	High	Medium	Low
Convexity	High	Medium	Low
Compact	High	Medium	Low

**Table 2** Variables names, types and ranges for the 5966 forest openings analyzed

Variable name	Minimum	Mean	Maximum
<b>Regional variables</b>			
Vegetation type	–	–	–
Altitude (m)	408.3	862.1	1400.0
Mean annual precipitation (mm)	1025.6	1380.2	2029.4
Mean annual potential evapotranspiration (mm)	396.0	550.0	630.0
Slope (°)	0.0	17.2	66.8
Aspect (°)	– 1.0	0.1	1.0
Mean annual temperature (°C)	1.7	6.9	9.4
<b>Landscape variables</b>			
Perimeter (m)	36	213	25,920
Area (m <sup>2</sup> )	65.2	1055.6	352,269.0
Perimeter/area	0.061	0.320	0.622
Form factor	0.005	0.320	0.698
Compact	0.042	0.179	0.266
Convexity	1072	1482	8726
Solidity	0.192	0.759	0.961
Elongation	1000	1691	14,786
Major axis length (m)	10.1	46.7	1341.4
Minor axis length (m)	7.5	27.3	559.9
Main direction (°)	0.0	87.1	180.0
Number of holes	0.0	0.8	344.0
Hole solidity	0.669	0.996	1.000
Rectangular fit	0.136	0.551	0.863
<b>Response variables</b>			
NDVI spring	0.000	0.266	0.650
NDVI summer	0.098	0.386	0.675
NDVI late summer	0.000	0.393	0.757

For variables definitions and data acquisition methodology, see Online Resource 1 and 2, respectively

In order to study contrasting situations within the growing season because of different temperatures and soil moistures (Martinez-Meier et al. 2015), we calculated NDVI of the openings in three different seasons: i) Spring (12 October 2017), high soil moisture: 79,6 mm recorded within the last 30 days and low evapotranspiration; ii) Summer (10 February 2016), medium soil moisture: 17,8 mm precipitations recorded within the last 30 days and high evapotranspiration; iii) Late summer (20 March 2016), low soil moisture: no precipitation events were recorded in a 30 day window. Precipitation events detailed before were obtained from two local stations from El Manso valley (SIPHN 2019). We used high spatial resolution SPOT7 images, selecting those with no clouds in the entire study area, so the NDVI calculations were reliable to predict photosynthetic activity (Pettorelli

et al. 2005). The NDVI of each opening for each date was calculated as the mean of all the pixels inside the opening with QGIS3.8© (Fig. 2b). In order to avoid mixed pixels (mixed = herbs/shrubs + trees), only those pixels contained completely inside the openings (only herbs/shrubs) were used to calculate the NDVI mean of the opening; this operation was made with QGIS3.8© (Fig. 2b).

Additionally, we collected and calculated environmental attributes of all the polygons classified as forest openings from different sources toward relating it with vegetation productivity (Table 2, see Online Resource 2). To classify each opening by its vegetation type, we used the classification done by SAyDS & CIEFAP (2016) which was made with information of the species composition. We analyzed a dataset of forest openings located in 16 different vegetation classes

below 1400 m.a.s.l. most used for cattle grazing (see Fig. 1 and Online Resource 3, SAyDS & CIEFAP 2016). Because the number of openings to analyze was high ( $n = 26,228$ ), we omitted those with incomplete data, and then, we made a random sample within the complete study area selecting a maximum of 375 openings of each vegetation type. Final number of forest openings analyzed was 5966. Variables ranges obtained and calculated for these openings are found in Table 2.

In order to explore the data and the correlation between variables as there might be nonlinear relationships, we used Non-metric Multi-Dimensional Scaling (NMDS) through the “Bray” method to calculate a dissimilarity matrix (Oksanen 2015). As a first step, we made an ordination of all the openings selected for analysis including all regional and landscape predicting variables over three axes; this step is comparable with a Principal Component Analysis; the advantage of NMDS is that it works adequately with nonlinear relationships between variables. As a second step, we fitted the NDVI values and different vegetation types over the first ordination. To get a better correspondence between variables and NMDS axes, we made a rotation of NMDS results. We calculated the correlation between variables and confidence ellipses with a confidence level of 0.95 for each vegetation type after their ordination over NMDS axis. We used the ‘vegan’ package (version 2.5-5) in R3.5.2© (Oksanen 2015).

For selecting the most important variables that explain NDVI, we used a multiple linear regression model for each season (Anderson et al. 2012). In order to avoid multi-collinearity, for all models we selected a subset of variables so they had a variance inflation factor lower than 3 (Garibaldi et al. 2019). Raw environmental measures were used in this analysis (e.g., mean annual temperature); derived measures were not included due to high collinearity with the raw measures (e.g., mean annual potential evapotranspiration). We made a multimodel inference (Garibaldi et al. 2017) and then calculated the importance of each variable for each season. We defined seven variables to predict NDVI over all seasons by selecting those that summed the highest importance along all seasons. In all cases, we tested models’ assumptions: normality by Kolmogorov’s Distribution test (Marsaglia et al. 2003); independence, variance homogeneity and linearity by plotting residuals vs. predicted (Garibaldi

et al. 2019). We used ‘MuMIn’ package (version 1.43.6) in R3.5.2©.

## Results

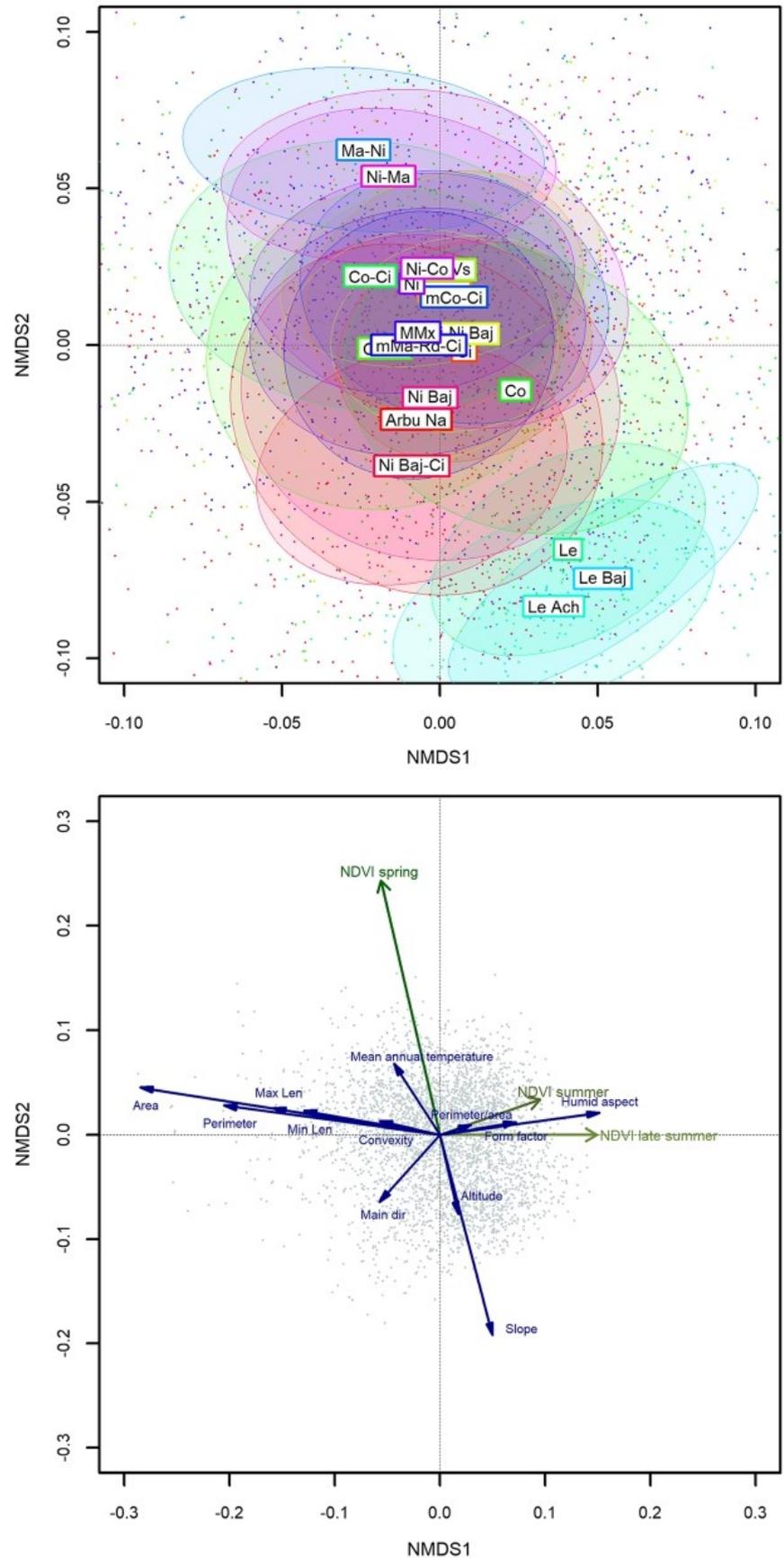
Data exploration with non-metric multi-dimensional scaling: correlation between predictors and NDVI

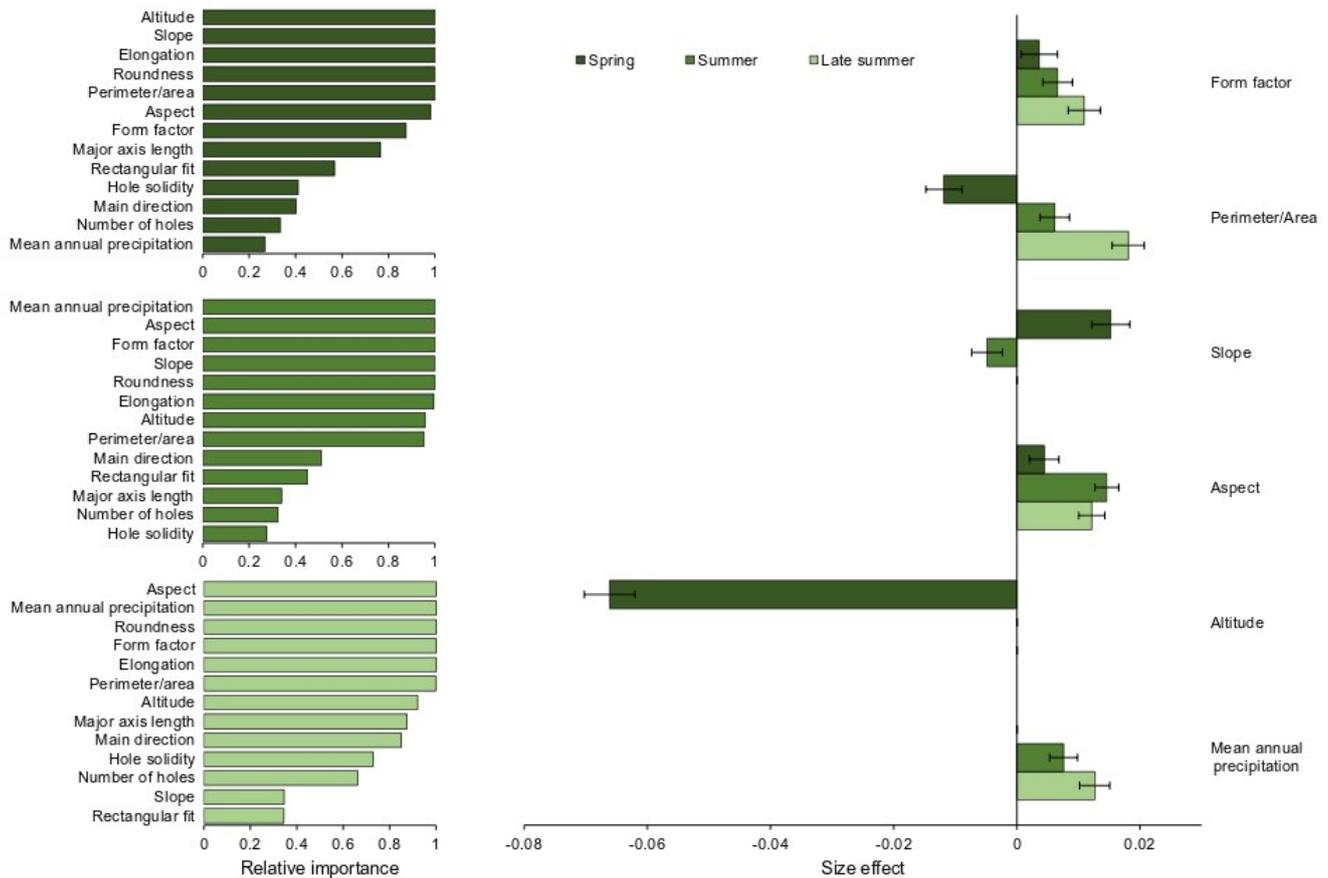
Regional and landscape variables (Table 2) were related with NDVI, and the correlation of each variable with NDVI depended on the season (Fig. 3). NDVI goodness of fit ( $R^2$ ) over NMDS 3-axis ordination indicates how much the NDVI values fit the first ordination; their values corresponded to 0.27, 0.06 and 0.10 for spring, summer and late summer, respectively. Spring NDVI correlated positively with temperature (corr = 1.00,  $p$  value < 0.04), but negatively with altitude (corr = 1.00,  $p$  value < 0.06) and slope. Summer and late summer NDVI were negatively correlated with area (corr < - 0.86,  $p$  value < 0.34) and perimeter (corr < - 0.86,  $p$  value < 0.34). Complete NMDS results are shown in the Online Resource 4.

NDVI prediction with multiple linear regression models

Multiple linear regression of NDVI against explanatory variables had  $R^2$  adj. values of 0.54, 0.31 and 0.26 for spring, summer and late summer, respectively. Vegetation type was the most important variable explaining NDVI in forest openings. This single variable accounted for 45%, 26% and 16% of the NDVI variance in spring, summer and late summer, respectively. The seven predicting variables that summed the highest importance across all seasons explaining NDVI ordered by decreasing importance were: vegetation type, aspect, altitude, form factor, perimeter/area ratio, elongation and mean annual precipitation. After vegetation type, openings’ altitude, slope and three landscape variables (elongation, roundness and perimeter/area) had the highest relative importances in the model of spring, while mean annual precipitation, aspect and four landscape variables (roundness, form factor, elongation and perimeter/area) had the highest relative importances in the model of late summer (Fig. 4, left).

**Fig. 3** First plane of the Non-metric Multi-Dimensional Scaling (NMDS) ordination of forest openings characterized by regional and landscape variables. Each dot represents a forest opening. Upper panel: confidence ellipses (confidence level = 0.95) for each vegetation type analyzed. Each vegetation type has a defined color. Bottom panel: Predicting variables plotted with blue filled arrows and NDVI adjustments plotted with green simple arrows. Arrow coordinates indicates correlation with NMDS axis. Definition of variables and vegetation types can be found in Online Resources 1 and 3, respectively





**Fig. 4** Results of multiple linear regression models for estimating NDVI in forest openings in three different dates. Relative importances of predicting variables of NDVI (left) and size effects of the set of quantitative variables that summed the

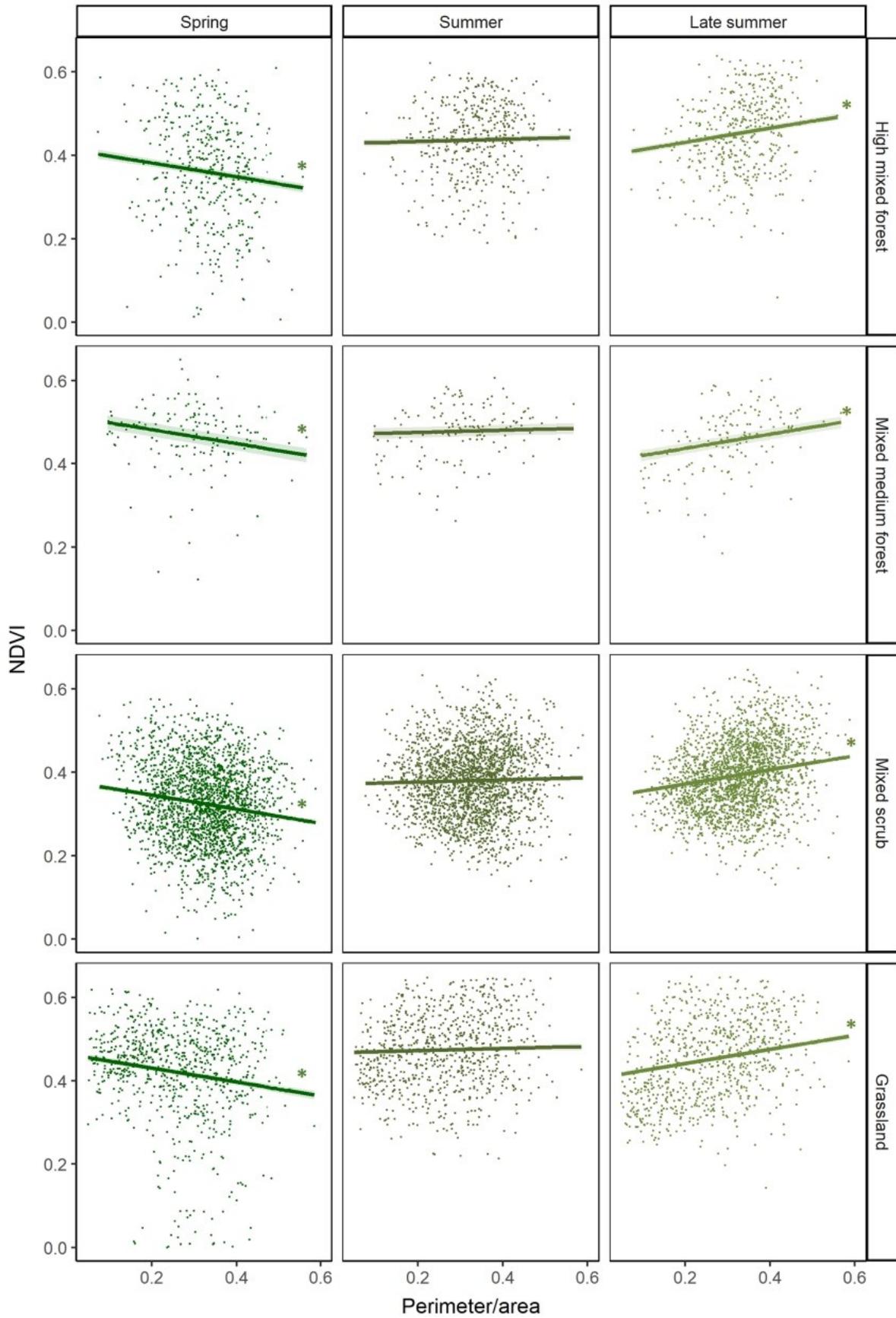
highest importances along all seasons (right). Bars indicate 95% confidence intervals. Size effects containing zero in their 95% confidence intervals are shown as null effects.

Models showed differences in size effects of the predicting variables over the seasons. In spring, the higher size effect was for a negative effect of altitude over NDVI, followed by the negative effect of the perimeter/area ratio (Fig. 4, right). Mean annual precipitation, aspect, form factor and perimeter/area ratio showed the highest positive size effects on NDVI in summer and late summer (Fig. 4, right). Perimeter/area ratio varied its sign and size effect depending on the season. It showed a negative effect over NDVI in spring ( $p < 0.001$ ) which turned into positive in late summer ( $p < 0.001$ ). Relationships between perimeter/area ratio and NDVI of forest openings are shown with an example in Fig. 5 for only 4 of 16 total vegetation types analyzed. For complete models' outputs, see Online Resource 4.

**Fig. 5** Forest openings NDVI predictions in different seasons, varying perimeter/area ratio and keeping the rest of the predicting variables in their mean values. Figure only shows 4 of total 16 vegetation types analyzed, the same as Fig. 1. Lines and shadows indicate linear model predictions and confidence intervals (95%), respectively. (\*) Indicates significant effect ( $p < 0.001$ )

### Discussion

Our results confirm the hypothesis that herbaceous and shrub biomass productivity in forest openings, estimated through NDVI, is not only explained by regional variables such as vegetation type, altitude or precipitation but also by landscape metrics that reflect the shape, size and configuration of the openings. Moreover, our results show that the best set of variables to predict NDVI vary over different seasons, as do their relative effect on NDVI.



Vegetation type appeared as the most important variable determining NDVI in forest openings. This variable is associated with forage productivity drivers such as different soil types, species composition and grazing patterns found within the study area (Bestelmeyer et al. 2003; Briske et al. 2005; Fong-Long y Chang-Ching 2018; Yu et al., 2020). On the one hand, in both NMDS and multiple linear models, quantitative predictors showed similar effects over NDVI (compare Figs. 3 and 4). On the other hand, the categorical variable vegetation type appeared as an important variable explaining the ordination of the sites ( $R^2 = 0.16$ ,  $p < 0.001$ , Fig. 3 upper panel), and also in the multiple linear regression models it appeared always with the highest importance when predicting NDVI across all seasons (Fig. 4). This variable eventually contributed to explain the heterogeneity caused by different soil types, species composition and grazing patterns, all related with NDVI. All models showed the lowest goodness of fit for the biomass productivity estimates in late summer (end of the dry season). A possible explanation for the poor fit could be different stocking rates in forest openings in a context of low forage availability at the end of summer, which increases NDVI heterogeneity even further.

The relatively high weight of the landscape variables in predicting NDVI was a novel result. From the six variables with the highest importance after vegetation type (Fig. 4, right) in the linear models, four were regional: precipitation, altitude, slope and aspect, and two were associated with landscape configuration: perimeter/area ratio and form factor. While the importance of regional drivers has been often studied (e.g., Sanaei et al. 2019), our study shows that landscape metrics exhibited also significant correlations with NDVI.

The relationship between NDVI and the six quantitative predicting variables varied throughout the growing period (Fig. 4, right). In spring, water availability generally does not limit vegetation growth in this region, while temperatures are on the rise. The negative effect of altitude over NDVI results from the inverse relationship between temperature and altitude, which leads to slow down vegetation growth and a reduction in photosynthetic activity. Also, the negative effect of opening perimeter/area ratio over spring NDVI implies that wide openings with low canopy border have higher herbaceous and shrub forage

productivity at that date, probably due to less competition for light between forest canopy and grasses (Belsky 1994; Kellas et al. 1995; Baldassini et al. 2018). Conversely, mean annual precipitation, aspect and landscape metrics took higher relevance over the vegetation photosynthetic activity of the openings in summer and late summer. Regionally, this is the period with greater water deficits because of lower precipitations and higher temperatures (Bianchi et al. 2016). In this season, NDVI was higher on more humid hillside orientations (South and Southeast) and when the openings were small or had longer perimeters of canopy border. This last correlation can be probably due to a facilitation effect of trees over vegetation growing inside the opening in dry periods of the year.

Our results are partly confirmed by the findings of other authors. When soil moisture is not a limiting factor, as in early spring, grasses compete mainly for light with surrounding trees (Belsky 1994; Holmgren et al. 1997; Bahamonde et al. 2012). Conversely, when soil water is limiting, as found also by Karki and Goodman (2015), facilitation in small openings or with high tree canopy borders can occur through tree shading. Shading decreases water evaporation losses when temperatures are high, and consequently increases water availability for vegetation growth (Van Miegroet et al. 2010). An alternate hypothesis is facilitation through a reduction in wind speed by trees (Geiger et al. 2009). Wind affects the microclimate of forest openings in multiple ways. The overall effect of a reduction in wind speed might result in a reduction in evapotranspiration along the year. In this way, water availability in summer and late summer will be higher for vegetation growth in small openings or with higher tree borders.

Our findings suggest that a competition process for light between trees and grasses in spring shifts to facilitation in summer, due to changes in soil moisture. Mazía et al. (2016) also found a shift from competition to facilitation with increasing aridity. Similar effects were found in southern Patagonia (Peri et al. 2005, 2016b) but across different spatial circumstances, as in our case the shift was determined by temporal instead of spatial variation. Conversely, Baldassini et al. (2018) found a reduction in grass growing below trees, as a consequence of competition for light even in an arid zone. In their case, however, precipitation events occurred mostly within the

growing period, probably nullifying facilitation effects of trees over grasses.

Predicting overall forage productivity through NDVI remains challenging in forest openings, and the reliability of predictive models depends on forest characteristics (Borowik et al. 2013; Gautam et al. 2019). Despite high values of goodness of fit obtained, linear models presented in this work are only suitable for exploring trends of forage productivity and its relationship with variables of interest. However, the estimation of overall forage productivity in order to calculate carrying capacity should use a more complex analysis, such as an integration NDVI (INDVI) from many dates within the growing period (Pettorelli et al. 2005). Such analysis must be complemented with field measurements of biomass cuts, accessibility, preference, diet selection and nutritious values of forage (Bestelmeyer et al. 2017). This is because preference and diet selection depend on many factors, such as continuous grazing reduces big herbivores preference of species within an area (Forbes et al. 2019; González-Hernández et al. 2020). The methodology presented here sets the basis to collect remote sensing and field data in forest's openings, highlighting the inclusion of landscape configuration in the analysis, in order to achieve a precise estimation of overall forage productivity in target areas. Our study highlights the importance of considering different vegetation types when studying forage productivity in the openings of native forests, something that is not always readily considered in most remote sensing studies.

Our results also indicate that there is an expected variation in vegetation growth in different environments and throughout the year, depending on forest's characteristics. Additionally, they suggest there can be more convenient configurations of shape and size of forest openings depending on whether the objective is to produce forage in spring or in summer. In our study area, large and regularly shaped openings with short perimeters appear to be the most convenient configuration to maximize grassland productivity in early spring. By contrast, small elongated openings or with long borders of tree canopy appear to be the most appropriate design of forest openings when the objective is to produce forage in summer and late summer. Local producers in El Manso and Foyel valleys speak of 'grass drying out' in large openings in summer, an empirical observation that confirms the

trends observed in our analysis. Although our study focuses on North Patagonia forests, the results presented here are potentially relevant to temperate forests worldwide. Yet, effect sizes and significance are likely to be location specific as affected by climate, soil type and vegetation.

## Conclusion

Understanding the dynamics of forage productivity in heterogeneous native forests is key to designing sustainable grazing management schemes. The methodology applied here allowed us to study NDVI of grasslands and shrublands within forest's openings. Potential forage productivity may be explained by the variation in regional environmental drivers such as vegetation type, precipitation, altitude and temperature. Actual forage productivity within forest openings is also affected by the size and shape of such openings, since landscape configuration may regulate microclimatic regimes which may facilitate processes between trees and grasses. A shift from competition in spring to facilitation in the dry summer between trees and grasses growing in these openings is a possible explanation for the seasonal variation observed our study area, to be further tested. Also, an adjusted estimation of overall forage productivity in forest openings with measures along the growing period is possible with this methodology. Finally, this work indicates that landscape patterns must be considered when studying overall forage productivity for cattle grazing in native forests with remote sensors.

**Acknowledgements** We are grateful with Comisión Nacional de Actividades Espaciales (CONAE) for sharing the SPOT imagery used for the analysis and the University of Groningen (RUG) for the institutional support. Also we acknowledge F. Oddi who helped in early stages when analyzing NDVI datasets; O. Bruzzone, P. Willems and M. Patiño for statistical analysis recommendations; and S. Hara, L. Laborda and V. Alvarez for writing suggestions.

**Funding** This work was supported by grants from Agencia Nacional de Promoción de la Investigación, el Desarrollo Tecnológico y la Innovación, Proyectos de Investigación Científica y Tecnológica de Argentina (ANCyPT, PICT-2016-0305), and we acknowledge World Wildlife Fund (WWF) and PE-E1-1514-001 "Manejo del Bosque con Ganadería Integrada", INTA, for the financial support.

**Availability of data and material** The data that support the findings of this study are available from CNES 2016 & 2017, reproduced by CONAE under Spot Image/AIRBUS license, but restrictions apply to the availability of these data, which were used under license for the current study, and so are not publicly available. Rest of data are published and available from the authors upon reasonable request (see Online Resource 2).

**Code availability** We used software applications QGIS3.8©, ENVI 5.3© and R3.5.2©.

## Declarations

**Conflict of interest** The authors declare that they have no conflict of interest.

## References

- Anderson D, Sweeney D, Williams T (2012) Estadística para negocios y economía, 11a edn. México, D.F
- Bahamonde HA, Peri PL, Álvarez R, Barneix A (2012) Producción y calidad de gramíneas en un gradiente de calidades de sitio y coberturas en bosques de *Nothofagus antarctica* (G. Forster) Oerst. en Patagonia. *Asociación Argentina de Ecología; Ecología Austral* 22(1):62–73
- Baldassini P, Despósito C, Piñeiro G, Paruelo JM (2018) Silvopastoral systems of the Chaco forests: effects of trees on grass growth. *J Arid Environ* 156:87–95. <https://doi.org/10.1016/j.jaridenv.2018.05.008>
- Belsky AJ (1994) Influences of trees on savanna productivity: tests of shade, nutrients, and tree-grass competition. *Ecology* 75:922–932. <https://doi.org/10.2307/1939416>
- Bestelmeyer BT, Andrew Ash, Brown JR et al (2017) Rangeland systems
- Bestelmeyer BT, Brown JR, Havstad KM et al (2003) Development and use of state-and-transition models for rangelands. *J Range Manag* 56:114–126
- Bianchi E, Villalba R, Viale M et al (2016) New precipitation and temperature grids for northern Patagonia: advances in relation to global climate grids. *J Meteorol Res* 30:38–52 (2016). <https://doi.org/10.1007/s13351-015-5058-y>
- Borowik T, Pettorelli N, Sönnichsen L, Jędrzejewska B (2013) Normalized difference vegetation index (NDVI) as a predictor of forage availability for ungulates in forest and field habitats. *Eur J Wildl Res* 59:675–682. <https://doi.org/10.1007/s10344-013-0720-0>
- Briske DD, Fuhlendorf SD, Smeins FE (2005) State-and-transition models, thresholds, and rangeland health: a synthesis of ecological concepts and perspectives. *Rangel Ecol Manag* 58:1–10. [https://doi.org/10.2111/1551-5028\(2005\)58%3c1:SMTARH%3e2.0.CO;2](https://doi.org/10.2111/1551-5028(2005)58%3c1:SMTARH%3e2.0.CO;2)
- Bussoni A, Alvarez J, Cubbage F et al (2019) Diverse strategies for integration of forestry and livestock production. *Agrofor Syst* 93:333–344. <https://doi.org/10.1007/s10457-017-0092-7>
- Bustos C (1995) El clima en el valle del Río Manso Inferior (Río Negro). 12
- Cameron M (2016) Cows and clearcutting: how can we manage both in an aspen forest? En: 10th International Rangeland Congress. p 265
- Chen J, Saunders SC, Crow TR et al (1999) Microclimate in forest ecosystem and landscape ecology—variations in local climate can be used to monitor and compare the effects of different management regimes. *Bioscience* 49:288–297. <https://doi.org/10.2307/1313612>
- De Araújo RA, Rodrigues RC, Costa S et al (2016) Forage intake and performance of cattle in silvo-pastoral systems and monoculture of Marandu in Pre-Amazon region. *African J Agri Res* 11:1849–1857. <https://doi.org/10.5897/AJAR2016.10795>
- Easdale MH, Aguiar MR (2012) Regional forage production assessment in arid and semi-arid rangelands—a step towards social-ecological analysis. *J Arid Environ* 83:35–44. <https://doi.org/10.1016/j.jaridenv.2012.03.002>
- Ergon SG, Korhonen P et al (2018) How can forage production in Nordic and Mediterranean Europe adapt to the challenges and opportunities arising from climate change? *Eur J Agron* 92:97–106. <https://doi.org/10.1016/j.eja.2017.09.016>
- Feng FL, Wu CC (2018) Development and validation of ecological site quality model: an example of *Chamaecyparis formosensis* in Taiwan. *J For Plann* 22(2): 77–83. [https://doi.org/10.20659/jfp.22.2\\_77](https://doi.org/10.20659/jfp.22.2_77)
- Forbes ES, Cushman JH, Burkepille DE, Young TP, Klope M, Young HS (2019) Synthesizing the effects of large, wild herbivore exclusion on ecosystem function. *Funct Ecol* 33:1597–1610
- Garibaldi LA, Aristimuño FJ, Oddi FJ, Tiribelli F (2017) Inferencia multimodelo en ciencias sociales y ambientales. *Ecol Austral* 348–363. <https://doi.org/10.25260/EA.17.27.3.0.513>
- Garibaldi LA, Oddi FJ, Aristimuño FJ, Behnisch AN (2019) Modelos estadísticos en lenguaje R. San Carlos de Bariloche
- Garrouette EL, Hansen AJ, Lawrence RL (2016) Using NDVI and EVI to map spatiotemporal variation in the biomass and quality of forage for migratory elk in the Greater Yellowstone Ecosystem. *Remote Sens*. <https://doi.org/10.3390/rs8050404>
- Gautam H, Arulmalar E, Kulkarni MR, Vidya TNC (2019) NDVI is not reliable as a surrogate of forage abundance for a large herbivore in tropical forest habitat. *Biotropica* 51:443–456. <https://doi.org/10.1111/btp.12651>
- Geiger R, Aron RH, Todhunter P (2009) The climate near the ground. Rowman & Littlefield
- Godagnone R, Bran DE (2009) Inventario integrado de los recursos naturales de la provincia de Río Negro. Ediciones INTA
- Golluscio RA (2009) Receptividad ganadera: marco teórico y aplicaciones prácticas. *Ecol Austral* 19:215–232
- González-Hernández MP, Mouronte V, Romero R et al (2020) Plant diversity and botanical composition in an Atlantic heather-gorse dominated understory after horse grazing suspension: comparison of a continuous and rotational management. *Glob Ecol Conserv* 23. <https://doi.org/10.1016/j.gecco.2020.e01134>
- Greenberg CH, Perry RW, Harper CA et al (2011) The role of young, recently disturbed upland hardwood forest as high

- quality food patches. n: Sustaining Young Forest Communities. Springer, pp 121–141
- Hanna MM, Steyn-Ross DA, Steyn-Ross M (1999) Estimating biomass for New Zealand pasture using optical remote sensing techniques. *Geocarto Int* 14:89–94. <https://doi.org/10.1080/10106049908542121>
- Holmgren M, Scheffer M, Huston MA (1997) The interplay of facilitation and competition in plant communities. *America (NY)* 78:1966–1975. <https://doi.org/10.2307/2265937>
- Iglay RB, Conkling TJ, DeVault TL et al (2019) Forage or biofuel: assessing native warm-season grass production among seed mixes and harvest frequencies within a wild-life conservation framework. *Southeast Nat* 18:1. <https://doi.org/10.1656/058.018.0103>
- Karki U, Goodman MS (2015) Microclimatic differences between mature loblolly-pine silvopasture and open-pasture. *Agrofor Syst* 89:319–325. <https://doi.org/10.1007/s10457-014-9768-4>
- Kellas JD, Bird PR, Cumming KN et al (1995) Animal production under a series of *Pinus radiata*-pasture agroforestry systems in South-West Victoria, Australia. *Aust J Agric Res* 46:1299–1310. <https://doi.org/10.1071/AR951299>
- La Manna L, Collantes M, Bava J, Rajchenberg M (2008) Seedling recruitment of *Austrocedrus chilensis* in relation to cattle use, microsite environment and forest disease. *Ecol Austral* 18(01):027–041
- Licata JA, Gyenge JE, Fernández ME et al (2008) Increased water use by ponderosa pine plantations in northwestern Patagonia, Argentina compared with native forest vegetation. *For Ecol Manage* 255:753–764. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2007.09.061>
- Ludewig K, Donath TW, Zelle B et al (2015) Effects of reduced summer precipitation on productivity and forage quality of floodplain meadows at the Elbe and the Rhine River. *PLoS One*. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0124140>
- Marsaglia G, Tsang WW, Wang J (2003) Evaluating Kolmogorov's distribution. *J Stat Softw* 8:1–4. <https://doi.org/10.18637/jss.v008.i18>
- Martinez-Meier A, Fernández ME, Dalla-Salda G et al (2015) Ecophysiological basis of wood formation in ponderosa pine: Linking water flux patterns with wood microdensity variables. *For Ecol Manage* 346:31–40. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2015.02.021>
- Masters RE, Lochmiller RL, Engle DM (1999) Effects of timber harvest and prescribed fire on white-tailed deer forage production. *NCASI Tech Bull* 21:327–328
- Maurer T (2013) How to pan-sharpen images using the Gram-Schmidt pan-sharpen method &ndash; a recipe. *ISPRS Int Arch Photogramm Remote Sens Spat Inf Sci* 239–244. <https://doi.org/10.5194/isprsarchives-xl-1-w1-239-2013>
- Mazía N, Moyano J, Perez L et al (2016) The sign and magnitude of tree–grass interaction along a global environmental gradient. *Glob Ecol Biogeogr* 25:1510–1519. <https://doi.org/10.1111/geb.12518>
- Murgueitio E (2005) Silvopastoral systems in the neotropics. *Int Silvopastoral Sustain L Manag CAB Lugo, España* 24–29
- Oksanen J (2015) Multivariate analysis of ecological communities in R: Vegan Tutorial
- Özcan M, Gökbulak F (2017) Vegetation characteristics of forest gaps in yuvacik watershed, Izmit/Turkey
- Peri PL, Dube F, Varella A (2016a) Silvopastoral systems in Southern South America. <https://doi.org/10.1007/978-3-319-24109-8>
- Peri PL, Hansen NE, Bahamonde HA et al (2016b) Silvopastoral systems under native forest in patagonia Argentina. In: *Silvopastoral systems in Southern South America*, pp 117–168. [https://doi.org/10.1007/978-3-319-24109-8\\_6](https://doi.org/10.1007/978-3-319-24109-8_6)
- Peri PL, Sturzenbaum MV, Monelos L et al (2005) Productividad de sistemas silvopastoriles en bosques nativos de ñire (*Nothofagus antarctica*) de Patagonia Austral. *Terc Congr For Argentino y Latinoam* 1–10
- Peringer A, Schulze KA, Stupariu I et al (2016) Multi-scale feedbacks between tree regeneration traits and herbivore behavior explain the structure of pasture-woodland mosaics. *Landsc Ecol* 31:913–927. <https://doi.org/10.1007/s10980-015-0308-z>
- Perry DA (1994) *Forest ecosystems*. The Johns, Maryland
- Pettorelli N, Vik JO, Mysterud A et al (2005) Using the satellite-derived NDVI to assess ecological responses to environmental change. *Trends Ecol Evol* 20:503–510. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2005.05.011>
- Piazza MV, Garibaldi LA, Kitzberger T, Chaneton EJ (2016) Impact of introduced herbivores on understory vegetation along a regional moisture gradient in Patagonian beech forests. *For Ecol Manage* 366:11–22
- Postadjian T, Le Bris A, Sahbi H, Mallet C (2017) Investigating the potential of deep neural networks for large-scale classification of very high resolution satellite images. *ISPRS Ann Photogramm Remote Sens Spat Inf Sci* 4:183–190. <https://doi.org/10.5194/isprs-annals-IV-1-W1-183-2017>
- Robinson NP, Jones MO, Moreno A et al (2019) Rangeland productivity partitioned to sub-pixel plant functional types. *Remote Sens* 11:1–9. <https://doi.org/10.3390/rs11121427>
- Rusch VE, Cavallero L, López DR, Rusch VE, Cavallero L, López DR, Rusch VE, Cavallero L (2016) El Modelo De Estados Y Transiciones Como Herramienta Para La Aplicación De La Ley 26331. *Patagonia Forestal* 1:20–27
- Sanaei A, Li M, Ali A (2019) Topography, grazing, and soil textures control over rangelands' vegetation quantity and quality. *Sci Total Environ* 697:134153. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2019.134153>
- SAYDS & CIEFAP (2016) *Actualización de la Clasificación de Tipos Forestales y Cobertura del Suelo de la Región Bosque Andino Patagónico*. Informe Final. CIEFAP.
- SIPHN (2019) *Base de Datos Hidrológica Integrada*. <https://www.argentina.gob.ar/obras-publicas/hidricas/base-datos-hidrologica-integrada>
- Thompson MW, Shaw MG, Umber RW, Skeen, JE, Thackston RE (1991) Effects of herbicides and burning on overstory defoliation and deer forage production. *Wildlife Society Bulletin* (1973–2006) 19(2):163–170. <http://www.jstor.org/stable/3782324>
- Van Miegroet H, Hysell MT, Johnson AD (2010) Soil microclimate and chemistry of spruce-fir tree Islands in Northern Utah. *Soil Sci Soc Am J* 64:1515. <https://doi.org/10.2136/sssaj2000.6441515x>
- Wangchuk K, Darabant A, Gratzner G, Wurzinger M, Zollitsch W (2015) Forage yield and cattle carrying capacity differ by understory type in conifer forest gaps. *Livestock Sci* 180:226–232. <https://doi.org/10.1016/j.livsci.2015.08.003>

Yu X, Zhang M, Yang H, Chen C (2020) An NFI-based site quality evaluation of Chinese fir plantation. *J Sustain for* 39(2):137–152. <https://doi.org/10.1080/10549811.2019.1623051>

**Publisher's Note** Springer Nature remains neutral with regard to jurisdictional claims in published maps and institutional affiliations.