

Cambios en la diversidad y estructura en bosques de *Nothofagus antarctica* en respuesta a distintos disturbios para tres tipos de rodales en Patagonia sur, Argentina

Changes in diversity and structure in *Nothofagus antarctica* forests in response to different disturbances for three stand types in southern Patagonia, Argentina

**María N Martínez ^{a*}, Axel R von Müller ^a, Claudia P Quinteros ^b,
José Bava ^c, Luis Tejera ^a**

* Autor de correspondencia: ^a Instituto Nacional de Tecnología Agropecuaria, Estación Experimental Agroforestal Esquel (INTA EEAF Esquel), Chubut, Argentina, tel.: 29 45451558 int 117, martinez.mn@inta.gob.ar

^b Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas, Centro de Investigaciones Esquel de Montaña y Estepa Patagónica (CIEMEP), Chubut, Argentina.

^c Centro de Investigación y Extensión Forestal Andino Patagónico (CIEFAP), Esquel, Chubut, Argentina.

SUMMARY

In southern Patagonia, fire and domestic herbivory are the main disturbances affecting native forest dynamics. The effects of disturbances such as fire and livestock on the diversity and structure of plant communities depends on the intensity of these disturbances and the characteristics of the stand type. The overall objective of this study was to evaluate changes in forest diversity and structure under varying intensities of fire and livestock disturbances in *Nothofagus antarctica* forests in three different stand types. Two types of disturbances, fire and cattle, were evaluated at three different intensities; maximum disturbance, medium disturbance and no disturbance in high, medium and low stand types. Ecological and structural parameters were calculated for each experimental unit and their corresponding interactions. Diversity increased for the three stand types at maximum and medium disturbance intensities. Herbaceous cover increased for the three stand types at maximum and medium disturbance intensities. Shrub cover decreased in the high and medium stands due to the disturbances, but not in the lower stands. Understanding the responses of plant communities to fire and domestic livestock disturbances under different intensities and stand types is fundamental to predict the dynamics of native vegetation recovery and to guide sustainable management practices for each stand type.

Keywords: forest dynamics, silvopastoral systems, livestock.

RESUMEN

En la Patagonia sur, el fuego y la herbivoría doméstica son los principales disturbios que controlan la dinámica de los bosques nativos. La respuesta de la diversidad y estructura de las comunidades vegetales frente a los disturbios fuego y ganado depende de la intensidad de los mismos y a las características del tipo de rodal que se considere. El objetivo general del trabajo fue evaluar la diversidad y estructura bajo distintas intensidades de disturbios de fuego y ganado en bosques de *Nothofagus antarctica* (Ñire) en tres tipos de rodales contrastantes. Se evaluaron dos tipos de disturbios: fuego y ganado en tres tipos de áreas: con intensidades máximas de disturbio, con intensidades medias de disturbio, y áreas sin disturbio en tipos de rodales altos, intermedios y bajos. Se calcularon parámetros ecológicos y de estructura para cada unidad experimental y sus correspondientes interacciones. La diversidad aumentó para los tres tipos de rodales a intensidades máximas y media de disturbio. Las herbáceas aumentaron para los tres tipos de rodales a intensidades máximas y media de disturbio. La cobertura de arbustivas disminuyó en los rodales altos e intermedios, por efecto de los disturbios, pero no para los rodales bajos. Comprender la respuesta de la comunidad vegetal al fuego y ganado doméstico bajo distintas intensidades y tipos de rodales es fundamental para predecir la dinámica de recuperación de la vegetación nativa y orientar las prácticas de manejo sustentable para esta especie.

Palabras clave: dinámica de la vegetación, sistemas silvopastoriles, ganado.

INTRODUCCIÓN

En la Patagonia Andina, el fuego, la herbivoría doméstica y el aprovechamiento forestal son los principales disturbios que modulan la dinámica de los bosques (Raffaele *et al.* 2011, Veblen *et al.* 2011). En los últimos 100 años, los incendios recurrentes seguidos de pastoreos intensos constituyen un tipo de régimen de disturbio (Blackhall *et al.* 2011). Algunos incendios se remontan al inicio de la colonización europea (Veblen y Lorenz 1988) y otros, están asociados a largos períodos de sequía (Veblen *et al.* 1992, 2008b, Mundo *et al.* 2017).

Es por ello, que actualmente los ecosistemas boscosos post fuego y con ganado del noroeste de la Patagonia argentina difieren en diversidad y estructura de los bosques con baja intensidad de estos disturbios (Amoroso *et al.* 2018, Chillo *et al.* 2018, Quinteros *et al.* 2010). De esta manera estas nuevas estructuras boscosas definen una matriz heterogénea de bosque nativo a diferentes escalas espaciales, desde un pequeño parche hasta una unidad de paisaje.

La acción del fuego puede incrementar la diversidad en los ecosistemas (Hobbs *et al.* 1992), y cuando está acompañado de otros disturbios puede aumentar la cobertura de especies exóticas (Hobbs *et al.* 1992). Por otra parte, el pastoreo incrementa la diversidad de especies a escala de comunidad (Olf y Ritchie 1998), aunque también puede disminuir, dependiendo de la escala espacial, temporal y tipo ambiente (Chaneton y Facelli 1991).

El pastoreo constituye un disturbio cuando la historia evolutiva del sitio pastoreado es corta. (Milchunas *et al.* 1988). Bajo condiciones de pastoreo la cobertura de especies exóticas del sotobosque se ve favorecida (Rush *et al.* 2005, Quinteros *et al.* 2010). Por otro lado, la ganadería doméstica genera condiciones ambientales adecuadas para el desarrollo de altas cobertura de especies herbáceas, las cuales están presentes en el sotobosque de *Nothofagus antarctica* (G. Forst.) Oerst. (Raffaele *et al.* 2011).

El *Nothofagus antarctica* es una especie de palatabilidad media para el ganado y, por lo tanto, el ramoneo intenso afecta principalmente la altura de los renovales (Blackhall *et al.* 2011, Echevarría *et al.* 2014). La capacidad de rebrotar de cepa después de un incendio (Veblen *et al.* 1996, Veblen y Kitzberger 2003), le permite recuperarse en sitios quemados, aún con regímenes intensos de pastoreo doméstico (Raffaele *et al.* 2011). La capacidad de reproducción por semilla de *Nothofagus antarctica* es limitada, y está fuertemente vinculada a la variedad de sus morfotipos. Los morfotipos arbóreos presentan mayores facilidades de regeneración por semillas, mientras que la reproducción vegetativa es más relevante en los morfotipos arbustivos o *Nothofagus antarctica* bajos (Ramírez *et al.* 1985, Prémoli 1991, Donoso *et al.* 2006).

Un marco ecológico para evaluar la dinámica sucesional post-disturbio en el Bosque Andino Patagónico son los “Modelos de Estados y Transiciones” (MET) (Westoby *et*

al. 1989). Estos se definen como herramientas que permiten visualizar en el tiempo la respuesta de las comunidades vegetales a las prácticas de manejo en interacción con los disturbios y condiciones ambientales (Rusch *et al.* 2017).

Además, permiten determinar diferentes estados de la vegetación con transiciones entre los mismos y pueden ser positivas o negativas, donde las primeras tienden a la recuperación del estado original de la vegetación, mientras que las negativas conducen a la degradación de los estados (López *et al.* 2013, Rush *et al.* 2016). De acuerdo con las características estructurales y funcionales de cada estado es posible identificar umbrales ecológicos que definen cambios en la dinámica del ecosistema boscoso.

En una matriz compleja de bosques de *Nothofagus antarctica*, la ganadería constituye una importante y creciente forma de subsistencia para los pobladores rurales del noroeste del Chubut. Estas comunidades forestales son manejadas bajo uso silvopastoril con objetivos múltiples, pero sin considerar aspectos de la dinámica natural del ecosistema forestal bajo un contexto de disturbios con fuego. Si bien existen antecedentes en otros países del mundo como Estados Unidos y Australia, sobre los efectos del fuego y ganado en las comunidades vegetales, los mismos han sido estudiados principalmente para pastizales (Collins y Barber 1985, Collins 1987, Hobbs *et al.* 1992, Olf y Ritchie 1998).

En nuestro país, son escasos los estudios que han evaluado la respuesta de la vegetación sobre la diversidad y estructura frente a los disturbios de fuego y ganado en diferentes tipos de rodales (Blackhall *et al.* 2015, Chillo *et al.* 2020).

Existen nuevas iniciativas que perciben al bosque como un recurso que genera numerosos servicios ambientales, productivos y sociales a las comunidades en general. A través del convenio conocido como Manejo del Bosque con Ganadería Integrada (MBGI) se busca integrar el ganado vacuno a los bosques y mejorar la manera en que se instalan y manejan los bosques nativos con ganadería, bajo sistemas silvopastoriles (Navall *et al.* 2016).

Además, se busca evaluar indicadores ambientales, productivos y sociales para el monitoreo de la sustentabilidad de los bosques nativos, las cuales permiten realizar una evaluación y seguimiento del MBGI (Peri *et al.* 2021). Y dentro de estos indicadores ambientales se encuentra el índice de diversidad vegetal (Rusch *et al.* 2021).

El objetivo central de este estudio ha sido evaluar la diversidad y estructura de las comunidades de bosque de *Nothofagus antarctica* y sus interacciones en tres tipos de rodales afectados por diferentes intensidades de ocurrencia de fuego y ganado con el objeto de determinar indicadores de sustentabilidad para prácticas de manejo ganadero y forestal, en el marco del Convenio MBGI. Para ello se proponen los siguientes objetivos específicos: a) evaluar la respuesta de distintas intensidades de los disturbios fuego y ganado sobre la diversidad de especies en rodales altos, intermedios y bajos, b) analizar el efecto de distintas inten-

sidades de los disturbios fuego y ganado sobre las especies nativas y exóticas en rodales altos, intermedios y bajos, c) analizar el efecto de los disturbios fuego y ganado sobre las especies herbáceas y arbustivas en rodales altos, intermedios y bajos.

METODOS

Área de estudio. El sitio ecológico del área de estudio corresponde a un bosque mixto de *Austrocedrus chilensis* y *Nothofagus antarctica* y, donde gran parte de la superficie boscosa fue afectada por incendios ocurridos en el año 1944 (Tortorelli 1947). El registro del último incendio del área de estudio fue en el año 1987 (Mondino *et al.* 2006).

En zonas donde el fuego fue menos severo sobrevivió parches de *A. chilensis*, mientras que en áreas donde el disturbio fue más intenso los bosques de *A. chilensis* fueron totalmente reemplazados por bosque mixto secundario de *Nothofagus antarctica* acompañados de *Maytenus boaria*, *Lomatia hirsuta*, *Diostea juncea*, *Discaria chacaya* y *Berberis* spp. Esta investigación se realizó en el Campo Experimental Agroforestal perteneciente al Instituto Nacional de Tecnología Agropecuaria (INTA). El mismo cuenta con una superficie de 3.042 ha, se encuentra en la

localidad de Trevelin, ubicado en el Valle 16 de octubre, departamento Futaleufú, en el noroeste de la provincia de Chubut, Argentina aproximadamente entre los 43° 09' y 43° 35' S, y los 71° 15' y 71° 45' O (figura 1).

A escala fitogeográfica el área de estudio se encuentra ubicada dentro del dominio Subantártico, provincia Subantártica correspondiente a la unidad de bosque caducifolio de *Nothofagus* spp. (Oyarzabal *et al.* 2018). Se caracteriza por la presencia de especies de follaje caedizo como *Nothofagus pumilio* y *Nothofagus antarctica* como especies dominantes.

El clima de la región es templado-frío húmedo cordillerano. La temperatura media del mes más cálido (enero) es de 18 °C, mientras que la temperatura media del mes más frío es de 3 °C (mes de julio). Las heladas en promedio ocurren 100 días al año. Las precipitaciones medias anuales varían entre 600 y 1.000 mm anuales en forma de lluvia o nieve, se producen mayormente en otoño e invierno (durante los meses de abril a septiembre), por efecto del aporte de los vientos húmedos desde el océano Pacífico, y decrece hacia el este en un fuerte gradiente en los meses de octubre a marzo (Estación Meteorológica Campo Experimental Agroforestal INTA Trevelin (Período 2011-2020) (figura 2).

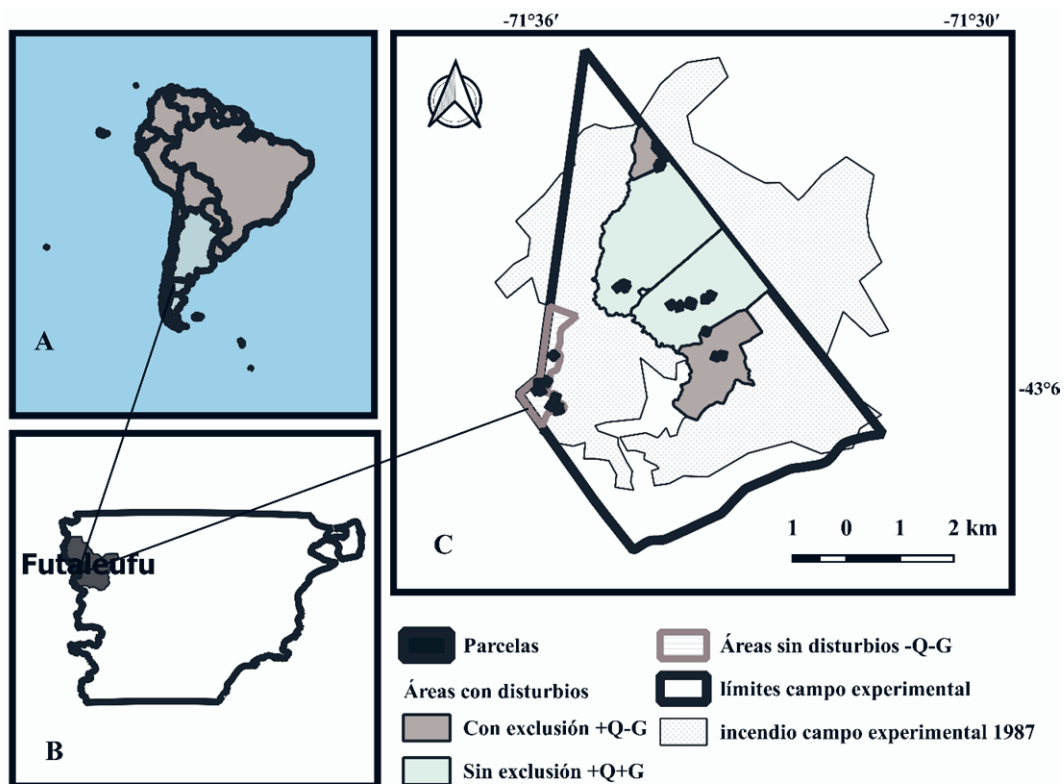


Figura 1. Área de estudio localizado en: (A) Región de Sudamérica. (B) Departamento Futaleufú en la provincia de Chubut. (C) Localización de las parcelas de muestreo (cuadros negros) en el Campo experimental INTA Trevelin.

Study area located in: (A) South America region (B) Futaleufú Department in the province of Chubut (C) Location of sampling plots (black squares) at the INTA Trevelin experimental field.

El suelo es de material volcánico transportado por el viento, con geoformas dominadas por *Andisoles*, caracterizados por la dominancia de alófanos. Los sitios de muestreo además presentaron variaciones altitudinales que fueron de los 500 a 1.050 m s.n.m. por lo cual en los modelos estadísticos se incluyó esta covariable.

Una pequeña superficie del campo no fue afectada por el incendio de 1987 (Mondino *et al.* 2006), esto permitió la selección de áreas de sitios de referencia sin disturbios: no quemado y sin ganadería (figura 1). Por otro lado, el resto del área de estudio está sometido a un manejo silvo-pastoril bovino de tipo extensivo con sistema de veranada-invernada.

Diseño de muestreo. Para realizar el presente estudio se instalaron un total de 54 parcelas forestales de 30 m de lado, considerando los siguientes criterios:

- a) *tipos de rodales:* de acuerdo con la altura media de los árboles dominantes de cada rodal se determinaron tres tipos: alto, intermedio, y bajo. En donde los rodales altos con árboles mayores a 8 metros de altura presentan suelos profundos, de textura franco arenosa, con mayor capacidad de almacenaje de agua, y con porcentajes del 20 % de materia orgánica. Los rodales intermedios con árboles entre 4 a 8 metros de altura presentan suelos menos profundos, con porcentajes del 15 % de materia orgánica; mientras que, los rodales bajos con árboles menores a los 4 metros de altura, se ubican en sitios con suelos pedregosos y menos profundos, baja retención hídrica y con porcentajes del 10 % de materia orgánica (Hansen *et al.* 2005).
- b) *tiempo ocurrido desde el último incendio:* áreas quemadas (33 años desde el último evento de fuego); o áreas no quemadas al menos en los últimos 70 años.
- c) *presencia de ganado vacuno:* no pastoreado o pastoreado con historia de uso de aproximadamente 70 años. De esta forma se definieron los siguientes

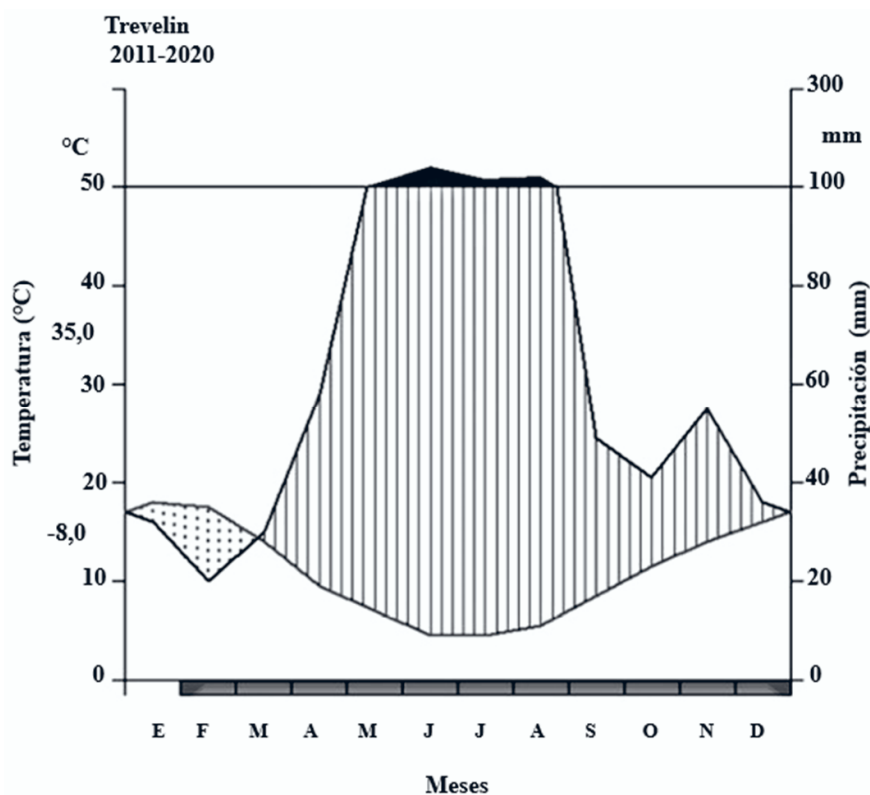


Figura 2. Climodiagrama correspondiente a los últimos 10 años (período 2011-2020) ubicado en el Campo experimental INTA Trevelín. (Mínima mensual: - 8 °C y la máxima mensual: 35 °C). La zona color negro (línea de corte a 100 mm), indica el exceso de humedad (meses de mayor precipitación que corresponde a los meses de mayo a agosto). La zona de puntos indica el déficit hídrico entre enero a marzo. La franja de color negro en parte inferior del gráfico indica los períodos de heladas, excepto enero, todos los meses presentaron heladas.

Climograph corresponding to the last 10 years (period 2011-2020) located at the INTA Trevelín experimental field (monthly minimum: - 8 °C and monthly maximum: 35 °C). The black area (cut-off line at 100 mm) indicates excess humidity (months with the highest rainfall, May to August). The dotted area indicates the water deficit from January to March. The black strip at the bottom of the graph indicates the frost periods, except for January, when all months presented frost.

rodales: alto (A), intermedio (I) y bajo (B) en áreas con *intensidad máxima de disturbio*: quemadas con pastoreo (+Q+G) (n = 6 x 3 repeticiones = 18); en áreas con *intensidad media de disturbio*: quemadas sin pastoreo (+Q-G) (n = 6 x 3 repeticiones = 18); y en *áreas sin disturbio*: no quemadas y sin pastoreo (-Q-G) (n = 6 x 3 repeticiones=18). Las combinaciones anteriores de factores contaron con tres repeticiones cada una, dando un total de 54 muestras. No fue posible establecer parcelas de relevamiento en áreas con intensidad media de disturbios no quemadas con pastoreo (-Q+G).

Caracterización dasométrica y comunidades vegetales. Para la caracterización de la comunidad vegetal se instaló otra sub-parcela de 4 metros de radio dentro de cada parcela circular. Se relevaron las especies presentes considerando la cobertura de cada estrato vegetal: herbáceo, arbustivo y arbóreo, mediante estimación visual directa de al menos dos observadores. Para ello se utilizó el Método Braun-Blanquet (Mueller-Dombois y Ellenberg 1974). Los censos consideraron los siguientes estratos verticales de la vegetación a diferentes alturas: a) 0 a 20 cm; b) 20 a 50 cm; c) 50 cm a 2 m; d) 2 a 4 m; e) 4 a 8 m; y finalmente f) más de 8 m. Los censos se realizaron en primavera-verano porque es la etapa donde se obtiene una mejor clasificación botánica de la vegetación, con presencia de las estructuras reproductivas que permiten una mejor identificación de las especies vegetales (Conticello *et al.* 1996). Luego de esto, se estimó el índice de diversidad de Shannon-Weaver (H) para los 54 censos.

Análisis estadístico. Se utilizó un diseño factorial compuesto por los factores “tipo de rodal”, “áreas quemadas” y “ganado”. Para el factor “tipo de rodal” los niveles estudiados fueron: alto, intermedio y bajo; para el factor “áreas quemadas” los niveles fueron: quemadas y no quemadas, para el factor “ganado” fueron: áreas pastoreadas y no pastoreadas. Se realizaron pruebas exploratorias a fin de verificar el cumplimiento de los supuestos de normalidad y homogeneidad de varianzas en los modelos para cada variable estudiada. La normalidad se constató a través la prueba de Kolmogorov – Smirnov, usándose a tal fin los residuos del modelo; la homogeneidad de varianzas (homocedasticidad) se verificó usando la prueba de Levene.

Las variables predictoras (factores) consideradas para este trabajo fueron las siguientes: “tipos de rodales” (alto, intermedio y bajo); “áreas con intensidad máxima de disturbio”: (+Q+G), “áreas con intensidad media de disturbio” (+Q-G); y “áreas sin disturbio”: (-Q-G). “Áreas quemadas (+Q) vs no quemadas” (-Q), Áreas pastoreadas (+G) vs no pastoreadas (-G). Por último, se tuvo en cuenta la “carga ganadera” (UG ha⁻¹ año⁻¹) con una unidad de medida de la intensidad de uso ganadero, incluyéndola en los modelos estadísticos como una covariable. Por otro lado, las variables respuestas evaluadas fueron: el índice

de diversidad de Shanon-Weaver (H), cobertura relativa de especies herbáceas y arbustivas, cobertura relativa de las especies según su origen (nativa y exótica).

Las diferencias en el índice de Shanon-Weaver (H), cobertura de especies herbáceas y arbustivas, entre “áreas quemadas” vs. “no quemadas” y “pastoreadas” vs. “no pastoreadas” se realizaron mediante un ANOVA factorial 2 x 2 con estadístico F, $P < 0,05$. Se analizaron las interacciones entre los factores “tipo de rodal” vs. combinación de los factores “áreas quemadas y pastoreo” mediante un ANOVA factorial 3 x 3 con estadístico F, $P < 0.05$ y prueba *a posteriori* LSD Fisher. Por otro lado, a fin de verificar la hipótesis de disturbio intermedio en este estudio, se realizó un ANOVA simple, donde se consideraron tres áreas: dos áreas pastoreadas que presentaron diferentes cargas ganaderas (áreas con menor, mayor) y otra sin pastoreo.

Por otro lado, se realizó un análisis de componentes principales (CP) donde se incluyeron las variables: diversidad, especies nativas y exóticas, especies herbáceas y arbustivas para analizar si existen asociaciones con las áreas con las distintas intensidades de disturbio fuego y ganado. A fin de ordenar los censos, se realizó la técnica de ordenamiento de Escalamiento Multidimensional Métrico (EDM). Para ello se utilizó la abundancia-cobertura de las especies presentes en más del 5 % de los censos y la medida de distancia Jaccard: (Jaccard y sqrt (1 - S)). Las especies raras presentes en menos del 5 % de los censos no fueron incluidas en este análisis. Además, se utilizó un análisis de correlación de Pearson a fin de explorar la relación entre los ejes con la covariable altitud. Para identificar a las especies con valor indicador en los tres tipos de áreas (+Q+G); (+Q-G) (-Q-G) se utilizó el método de agrupamiento jerárquico divisivo “IndVal” [1] con valor de IndVal significativo ($P < 0,05$). Se utilizaron los programas estadísticos Infostat (Di Rienzo *et al.* 2008) y R 4.0.4 (R Core Team 2017) y el paquete “labdvs”.

$$IndVal = Especificidad_{ij} \times Fidelidad_{ij} \times 100 \quad [1]$$

Donde:

IndVal: el valor indicador del individuo de la especie i en el tipo de hábitat j;

Especificidad_{ij}: proporción de los sitios del hábitat j con presencia de la especie i;

Fidelidad_{ij}: proporción del número de individuos de la especie i que están presentes en sitios del tipo de hábitat j.

RESULTADOS

Diversidad. La diversidad Shanon-Weaver (H) difirió significativamente entre las áreas quemadas vs no quemadas ($F = 4,06$; $P = 0,0492$), donde se registró valores promedios menores en las áreas no quemadas y valores mayores en las áreas quemadas (figura 3 A). La diversidad también difirió significativamente entre áreas pastoreadas vs no pastoreadas ($F = 18,51$; $P = 0,0001$), siendo menores en

las áreas sin ganado y mayor en las áreas pastoreadas (figura 3 B). Se encontraron valores mayores de diversidad en las áreas con mayor carga ganadera (figura 3 C). No se encontraron interacciones significativas en la diversidad entre los factores tipo de rodal e intensidad de disturbio ($F = 1,77$; $P = 0,1509$) (figura 3 D). Sin embargo, se registró que las áreas con intensidades máximas de disturbio (+Q+G) presentaron valores mayores de diversidad respecto resto de las áreas que tuvieron valores promedios menores.

Herbáceas. La cobertura de especies herbáceas difirió significativamente entre las áreas quemadas vs no quemadas ($F = 10,85$; $P = 0,0018$), valores menores se registraron en las áreas no quemadas y valores mayores de cobertura de herbáceas se registraron en las áreas quemadas (figura 4 A). La cobertura de herbáceas difirió entre áreas pastoreadas vs. no pastoreadas ($F = 10,51$; $P = 0,0021$) y fue posible encontrar menores valores en las áreas sin pastoreo y valores mayores en las áreas pastoreadas (figura 4 B). Se encontraron además interacciones significativas en la cobertura de herbáceas entre los factores tipo de rodal y la combinación de fuego y ganado ($F = 10,51$; $P = 0,0021$) (figura 4 C).

Arbustivas. La cobertura de especies arbustivas no difirió significativamente entre las áreas quemadas vs no quemadas ($F = 2,88$; $P = 0,0956$), aunque fue posible encontrar valores menores en las áreas quemadas y valores mayores de arbustivas en las áreas no quemadas (figura 5 A). La cobertura de arbustivas tampoco difirió entre áreas pastoreadas vs. sin pastoreo ($F = 0,97$; $P = 0,3292$), sin embargo, fue posible encontrar menores valores en las áreas con pastoreo y mayores valores en las áreas sin pastoreo (figura 5 B). Interacciones significativas se registraron en la cobertura de arbustivas entre los factores tipo de rodal y la combinación de fuego y ganado ($F = 6,43$; $P = 0,0004$). Se registraron valores mayores en las áreas sin disturbio para los rodales altos (figura 5 C).

Análisis combinado de diversidad, hábito de crecimiento y origen de las especies. Los dos primeros componentes CP1 y CP2 explicaron el 79 % de la variación total. Se observó que tanto la diversidad como las especies exóticas están relacionadas a las áreas con intensidades máximas de disturbio (+Q+G). Inversamente, las especies nativas están más asociadas a las áreas sin disturbio (-Q-G) (figura 6). A su vez la cobertura de especies herbáceas está asociado a las áreas con intensidades medias de disturbio (+Q-G)

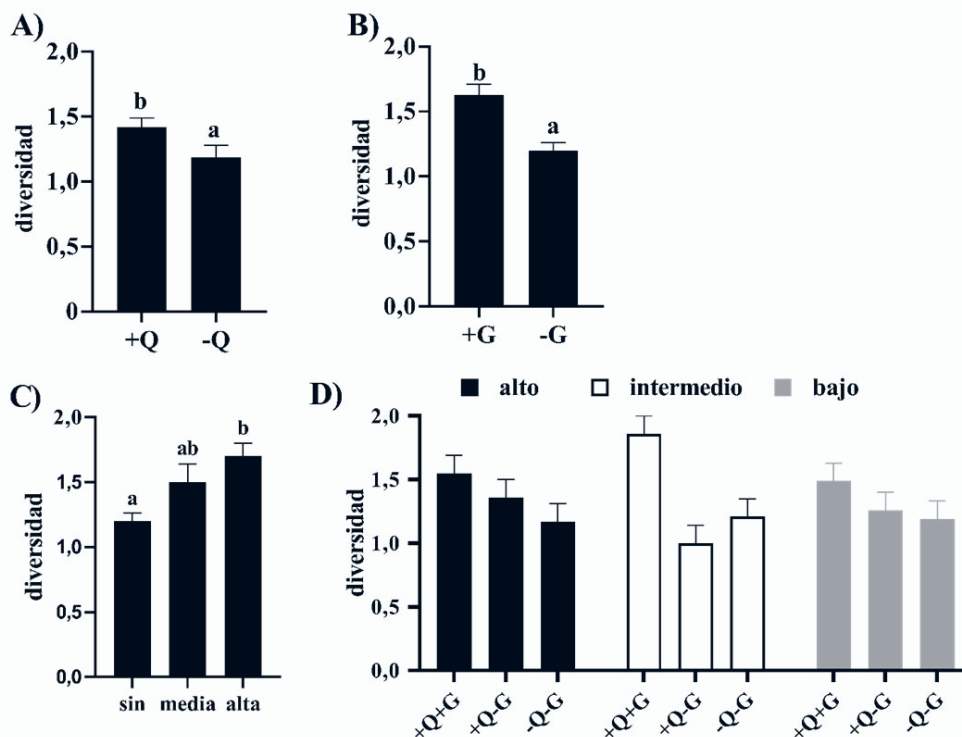


Figura 3. A) Diversidad SW (media \pm error estándar) para las áreas quemadas vs no quemadas; B) áreas pastoreadas vs no pastoreadas; C) según la carga ganadera y D) combinación de disturbio: quemadas con pastoreo +Q+G, quemadas sin pastoreo +Q-G, y no quemadas sin pastoreo -Q-G para los tres tipos de rodales. Las líneas verticales indican el error estándar.

A) SW diversity (mean \pm standard error) for burned vs. unburned areas; B) grazed vs ungrazed areas C) according to livestock stocking and D) disturbance combination, +Q+G for burned with grazing, +Q-G for burned without grazing, and -Q-G for unburned without grazing for the three forest stand types. The vertical lines indicate standard errors.

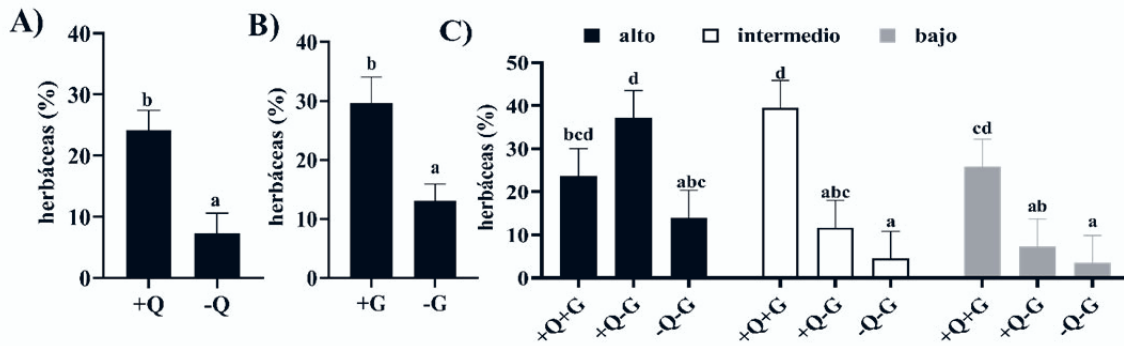


Figura 4 A) Cobertura de herbáceas (media \pm error estándar) para las áreas quemadas vs no quemadas; B) áreas pastoreadas vs no pastoreadas y C) combinación de disturbio: +Q+G: quemadas con pastoreo; +Q-G: quemadas sin pastoreo y -Q-G: no quemadas sin pastoreo para los tres tipos de rodales. Las líneas verticales indican el error estándar.

A) Herbaceous cover (mean \pm standard error) for burned vs unburned areas; B) grazed vs ungrazed areas; and C) disturbance combination, +Q+G for burned with grazing, +Q-G burned without grazing, and -Q-G unburned without grazing for the three stand types. The vertical lines indicate standard errors.

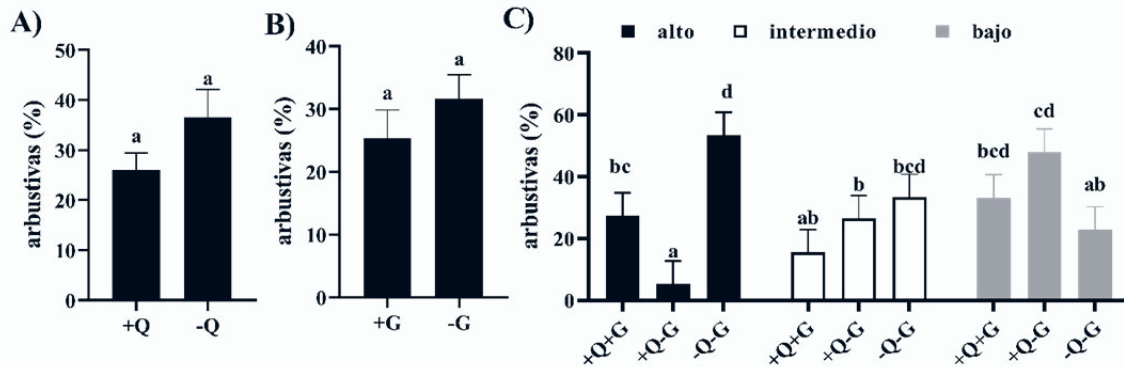


Figura 5 A) Cobertura de arbustivas (media \pm error estándar) para las áreas quemadas vs no quemadas; B) áreas con pastoreo vs sin pastoreo y C) combinación de disturbio: +Q+G: quemadas con pastoreo; +Q-G: quemadas sin pastoreo y -Q-G: no quemadas sin pastoreo para los tres tipos de rodales. Las líneas verticales indican el error estándar.

A) Shrub cover (mean \pm standard error) for burned vs unburned areas; B) grazed vs ungrazed areas; and C) disturbance combination, +Q+G for burned with grazing, +Q-G for burned without grazing; and -Q-G for unburned without grazing for the three stand types. The vertical lines indicate standard errors.

(figura 6). Por otro lado, las especies arbustivas están asociadas a las áreas con intensidades máximas de disturbio y además a las áreas sin disturbio (figura 6).

Ordenamiento de censos y análisis de especies indicadoras. En el análisis de ordenamiento de censos se pudo observar que los dos primeros ejes explicaron el 19 % de la variación. Se pudo observar que el primer eje estuvo correlacionado positivamente con la altitud (coeficiente de correlación de Pearson igual a 0,74 ($P < 0,001$)). El primer eje (CP1) nos permitió diferenciar dos grupos de censos, el primer grupo corresponde a los censos realizados a altitudes menores de 1.000 m s.n.m. y que, a su vez, está dividido en tres subgrupos, (-Q-G, +Q-G, y +Q+G), respectivamente. Mientras que, el segundo grupo +Q-G (A)

corresponde a los censos realizados en las áreas con altitudes mayores a 1.000 m s.n.m. (figura 7). Por otro lado, el eje vertical (CP2), permitió ordenar cuatro grupos de censos: se encuentran los dos grupos correspondientes a las áreas sin pastoreo (-Q-G); (+Q-G) (A), y por otro lado los dos grupos correspondientes a las áreas con intensidades medias de disturbio (+Q-G) y a las áreas con intensidades máximas de disturbio (+Q+G). Se observó además que estos dos últimos grupos compartieron especies entre sí (figura 7).

Del análisis de las especies indicadoras se obtuvo una lista de 16 especies con valor significativo (cuadro 1); de las cuales 8 especies caracterizaron las áreas con intensidades máximas de disturbio (+Q+G). Estas especies fueron: *Holcus lanatus*, *Mutisia spinosa*, *Osmorhiza berteroi*,

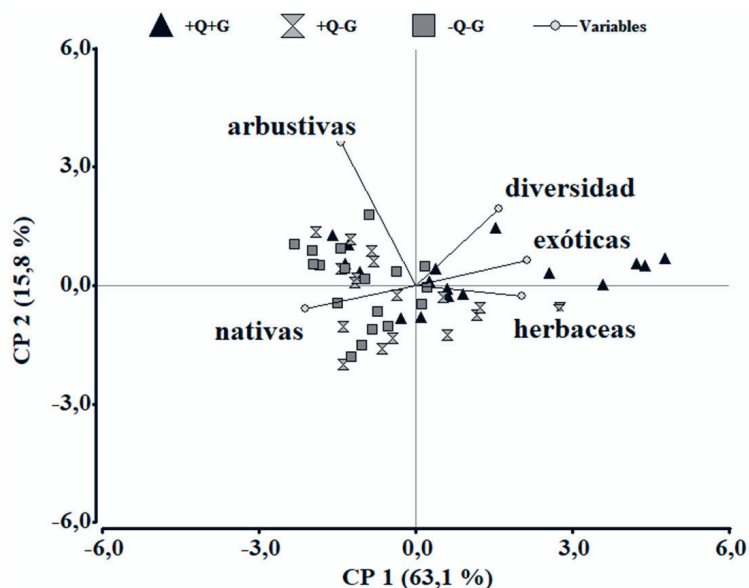


Figura 6. Ordenamiento de censos de vegetación por medio del análisis de componentes principales teniendo en las variables: diversidad, especies nativas y exóticas y especies herbáceas y arbustivas para las áreas: quemadas y con pastoreo +Q+G; quemadas sin pastoreo +Q-G y no quemadas sin pastoreo -Q-G.

Ordering of vegetation surveys by means of the principal components analysis, taking into account the variables: diversity, native vs. exotic species, and herbaceous vs. shrubby species for the areas: burned and with grazing +Q+G, burned and without grazing +Q-G, and unburned and without grazing -Q-G.

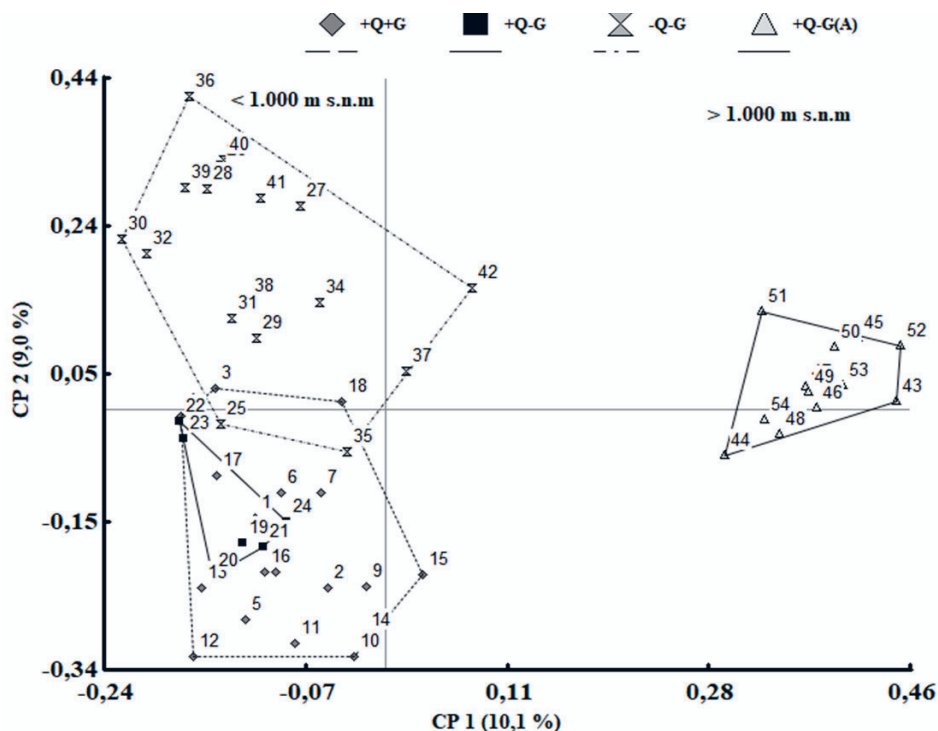


Figura 7. Ordenamiento de censos de vegetación por medio de la técnica de escalamiento multidimensional (EMD) teniendo en cuenta la abundancia de especies y las áreas con disturbios: quemadas y con pastoreo +Q+G; quemadas sin pastoreo +Q-G y no quemadas sin pastoreo -Q-G y quemadas sin pastoreo a altitudes mayores a 1.000 m s.n.m. +Q-G A.

Ordering of vegetation surveys by means of the multidimensional scaling technique (MDS), taking into account species abundance and the disturbance areas: burned and with grazing +Q+G, burned without grazing +Q-G, unburned and without grazing -Q-G, and burned without grazing at altitudes above 1,000 m a.s.l. +Q-G A.

Anemona multifida, *Taraxacum officinale*, *Diostea juncea* y *Trifolium repens* y *Chlorea magellanica* ($P = 0,05$). Mientras que para el área con intensidades medias de disturbio (+Q-G) fueron: 4 especies *Ribes cucullatum* ($P = 0,0001$), *Dactylis glomerata* ($P = 0,001$), *Chilotrimum*

diffusum ($P = 0,008$) y *Ovidia andina* ($P = 0,03$). Por último, para las áreas sin disturbio (-Q-G) las especies indicadores fueron *Maytenus boaria*, *Embothrium coccineum*, *Colletia hystrix* ($P = 0,007$) y la enredadera *Diplolepis bulligera* ($P = 0,008$) (cuadro 1).

Cuadro 1. Frecuencia relativa y valor indicador (IndVal) de especies registradas en las áreas quemadas y con pastoreo +Q+G; quemadas y sin pastoreo +Q-G y no quemadas y sin pastoreo -Q-G.

Relative frequency and indicator value (IndVal) of species recorded at burned and grazed areas +Q+G; burned areas without grazing +Q-G and unburned areas without grazing -Q-G.

Especies	Quemado y con pastoreo (+Q+G)	Quemado y sin pastoreo (+Q-G)	No quemado y sin pastoreo (-Q-G)	IndVal
<i>Acaena ovalifolia</i> Ruiz & Pav	0,74	1,18	2,55	
<i>Acaena pinnatifida</i> Ruiz & Pav	2,16	0,65	-	
<i>Agrostis</i> sp.	-	0,18	-	
<i>Alstromeria aurea</i> Graham	7,12	24,13	-	
<i>Anemona multifida</i> Poir	2,77	0,40	0,33	0,0001
<i>Aristotelia chilensis</i> (Molina) Stuntz	-	0,22	-	
<i>Austroblechnum penna-marina</i> (Poir.) Kuhn	0,24	0,94	2,14	
<i>Austrocedrus chilensis</i> (D.Don) Pic.Serm.& Bizzarri	-	-	12,37	
<i>Baccharis patagonica</i> Hook & Art.	-	3,54	-	
<i>Baccharis magellanica</i> (Lam.) Per.	0,60	-	-	
<i>Berberis darwinii</i> Hook.	0,31	0,91	2,75	
<i>Berberis microphylla</i> G. Forst.	1,63	3,47	1,14	
<i>Betula</i> sp.	-	1,81	-	
<i>Briófitas</i>	0,57	-	0,24	
<i>Buddleja globosa</i> Hope	0,32	-	-	
	0,18	-	-	
<i>Calceolaria polyrhiza</i> Cav.	2,68	-	-	
<i>Calceolaria</i> sp.	-	4,21	-	
<i>Chilotrimum diffusum</i>	0,37	-	-	0,008
<i>Chloraea magellanica</i> Hook.f.	8,00	11,79	-	0,01
<i>Chusquea culeou</i> E. Desv.	0,24	0,22	-	
<i>Cyperaceae</i>	0,22	-	-	
<i>Colletia hystrix</i> Clos	-		1,92	0,007
<i>Collomia biflora</i> (Ruiz & Pav.) Brand	3,42	6,77	-	
<i>Dactylis glomerata</i> L.	6,88	3,32	2,70	0,001
<i>Diostea juncea</i> (Gillies & Hook. ex Hook.) Miers	-	-	2,89	0,007
<i>Diplolepis bulligera</i> (Speg.) Hechem & C. Ezcurra	3,11	24,26	4,93	0,008
<i>Discaria chacaye</i> (G. Don) Tortosa	-	1,88	-	
<i>Elymus patagonicus</i> Speg	1,72	-	5,99	

Continúa

<i>Embothrium coccineum</i> J.R. Fors. & G. Forst.	1,19	-	13,96	0,0001
<i>Fabiana imbricata</i> Ruiz & Pav	3,16	1,58	-	
<i>Festuca</i> sp.	0,17	0,15	0,18	
<i>Galium hypocarpium</i> (L.) Endl. ex Griseb. Spp. <i>hypocarpium</i>	-	0,28	-	
<i>Geranium magellanicum</i> Hook.f	0,16	0,24	0,27	
<i>Geranium sesiliflorum</i> Cav.	-	15,05	6,07	
<i>Ghautheria</i> sp.	0,20		-	
<i>Holcus lanatus</i> L.	9,00	0,24	-	0,0001
<i>Hypochaeris radicata</i> L.	9,85	10,38	12,05	
<i>Lomatia hirsuta</i> (Ruiz & Pav.) R.T. Penn	0,37	0,58	6,15	
<i>Maytenus boaria</i> Molina	16,24	8,23	24,38	0,0001
<i>Maytenus chubutensis</i> (Speg.) Lourteig, O'Donell & Sleumer	-	0,50	0,36	
<i>Mutisia decurrens</i> Cav	-	-	0,24	0,0001
<i>Mutisia spinosa</i> Ruiz & Pav	10,38	6,64	6,05	
<i>Nothofagus antarctica</i> (G. Forst.) Oerst.	37,32	51,96	44,48	
<i>Olcynium filifolium</i> (Gaudich.) Goldblatt	-	0,18	-	0,03
<i>Ovidia andina</i> (Poepp. & Endl.) Meisn.	0,92	2,45	0,16	
<i>Osmorhiza berteroi</i> DC.	1,25	0,19	-	0,0001
<i>Phacelia secunda</i> J.F. Gmel.	-	-	0,27	
<i>Plantago lanceolata</i> L.	0,16	-	-	
<i>Potentilla chilensis</i> (L.) Mabb.	0,66	3,74	-	
<i>Prunella vulgaris</i> L.	0,16	-	-	
<i>Pseudotsuga menziesii</i> (Mirb.) Franco	-	-	0,27	
<i>Ribes cucullatum</i> Hook. & Arn.	0,51	1,84	0,61	
<i>Ribes magellanicum</i> Poir.	-	-	3,47	0,0001
<i>Rosa rubiginosa</i> L.	0,15	-	-	
<i>Rumex acetosella</i> L.	0,17	0,53	-	
<i>Rumohra</i> sp.	0,16	-	-	
<i>Salix</i> sp.	-	-	12,9	
<i>Schinus patagonicus</i> (Phil.) I. M. Johnst. ex Cabrera	6,35	3,76	6,74	
<i>Solidago chilensis</i> Meyen	2,40	4,66	-	
<i>Spartium junceum</i> L.	-	0,22	-	
<i>Stellaria media</i> (L.) Cirillo var. <i>media</i>	-	-	0,16	0,0001
<i>Taraxacum officinale</i> F. H.Wigg	1,62	0,20	-	0,007
<i>Trifolium repens</i> L.	0,67	0,19	-	
<i>Valeriana laxiflora</i> D.C	-	-	0,59	
<i>Vicia nigricans</i> Hook. & Arn.	0,20	0,83	1,80	
<i>Viola maculata</i> Cav. var. <i>maculata</i>	0,48	0,30	0,96	

IndVal: valor indicador; +Q+G: áreas quemadas y con pastoreo; +Q-G: áreas quemadas y sin pastoreo; -Q-G: no quemadas y sin pastoreo.

DISCUSIÓN

Las combinaciones de disturbios fuego y ganado sobre la diversidad y estructura de las comunidades de los bosques de *Nothofagus antartica* varían de acuerdo con los tres rodales analizados. En nuestro estudio encontramos valores superiores de diversidad en las áreas con intensidades máximas de disturbio. De esta forma, tanto el fuego como el ganado afectaron la diversidad y esto se debe principalmente, a la presencia de especies exóticas, que ingresan al sitio y se instalan en las áreas más alteradas. El aumento de la diversidad por efecto del ganado puede darse por medio de la dispersión y el transporte de semillas de un lugar a otro (Olf y Ritchie 1998); y también debido a la liberación de recursos por remoción de biomasa tanto por incendio como por herbivoría. Por otro lado, Vettese *et al.* (2019) encontraron valores mayores de diversidad en sitios menos disturbados para los bosques de *Nothofagus antarctica*. Collins y Barber (1985) observaron para otros tipos de comunidades, valores mayores de diversidad en sitios pastoreados y no quemados. Sin embargo, Armeso (1995) y Conticello *et al.* (1996) encontraron valores mayores de diversidad de especies vegetales en sitios con clausura.

La hipótesis de disturbio intermedio considera a los disturbios como un factor que maximiza la diversidad de especies, cuando se producen a intensidades intermedias de un solo disturbio (Connell 1978, Sousa 1984). En este estudio, observamos que esta hipótesis no se cumple para estas comunidades vegetales para intensidades medias de dos tipos de disturbio, donde fue posible observar valores bajos de diversidad. De la misma manera, Chillo *et al.* (2020) observaron para los bosques de *Nothofagus antartica* que esta hipótesis no se cumplió a intensidades medias de uso. Ellos encontraron que la diversidad tanto taxonómica como funcional varía de acuerdo con la productividad del sitio. También observaron que la diversidad taxonómica y funcional de las comunidades puede entenderse bajo la hipótesis de equilibrio dinámico o modelo de equilibrio dinámico (DEM) (Huston 2014). En este sentido, hallaron que los sitios con alta productividad tuvieron una respuesta positiva a los disturbios a altas intensidades de uso, mientras que los sitios con productividad intermedia y baja registraron una alta diversidad, pero a intensidades de uso intermedias y bajas. De acuerdo con Huston (2014) la hipótesis de disturbio intermedio es un caso especial de la hipótesis de equilibrio dinámico, donde ocurre para ciertas condiciones específicas, en la que la diversidad es alta solo en condiciones intermedias de productividad (Huston, 2014). Existen numerosos trabajos que no comprueban la hipótesis de disturbio intermedio, es más bajo el DEM. La respuesta de la diversidad puede responder de diferentes maneras, presentado numerosos patrones. Consideramos además que la comprensión de la diversidad de estas comunidades bajo el régimen de los disturbios permitirá un mayor entendimiento de la dinámica de las comunidades a largo plazo.

Los bosques de *Nothofagus antartica* de nuestro estudio poseen un elevado componente herbáceo con porcentajes que alcanzan el 57 % de la cobertura total. Esto coincide con lo encontrado por Quinteros *et al.* (2010) para los bosques de *Nothofagus antartica* con un 62 % de plantas herbáceas; y valores inferiores respecto a lo obtenido por Vettese *et al.* (2019) que encontraron un 85 % de cobertura de herbáceas. Y además con el trabajo de Ávila *et al.* (1981), donde encontraron mayor cobertura de especies herbáceas en sitios quemados. Se encontraron elevadas coberturas de especies herbáceas en los rodales intermedios de las áreas con intensidades máximas de disturbio. En este sentido, también se observó que las elevadas coberturas de herbáceas están asociadas a los rodales altos correspondientes a las áreas con intensidades medias de disturbio.

De acuerdo con la receptividad del área y teniendo en cuenta estos mayores niveles de cobertura de herbáceas, sería adecuado implementar cargas ganaderas moderadas a altas en rodales intermedios, y, por otro lado, adecuar cargas moderadas a bajas en rodales altos. Por último, los rodales bajos, por su baja cobertura de herbáceas serían recomendable que estén excluidos de la ganadería y ser destinados a la conservación. Estas áreas con intensidades medias de disturbio antes del incendio de 1987 tuvieron una larga historia de uso ganadero, y la ausencia de bovinos en los últimos 34 años permitió que las plantas herbáceas, gracias a su rápido crecimiento y ventajas competitivas, colonicen rápidamente los espacios abiertos dejados por el ganado. En este contexto, se genera una especie de tapiz (denominado localmente empastado) (Quinteros *et al.* 2015) y la dinámica de la regeneración por semilla se dificulta por competencia y puede llevar a un proceso de degradación forestal. A su vez, también el fuego, al eliminar la vegetación, atenúa la competencia y crea condiciones de luz y temperatura favorables al desarrollo herbáceo (Fernández *et al.* 2010, Raffaele *et al.* 2011).

La elevada cobertura de herbáceas, encontrada en este trabajo, permiten que la producción ganadera bovina, principalmente pastoreadores como el ganado bovino (Hofmann, 1989), sean adecuados para el bosque de *Nothofagus antarctica*. En este sentido, al incorporar el componente ganadero y el uso múltiple del bosque nativo es necesario tener en cuenta las interacciones positivas entre los componentes de los sistemas silvopastoriles árbol, pasto y ganado, y los indicadores de sustentabilidad considerados en MBGI (Peri *et al.* 2021).

Tanto el fuego como el ganado en forma independiente no afectaron la cobertura de especies arbustivas, pero sí influyó la presencia combinada de fuego y ganado y su interacción con los tres rodales. Registramos las mayores coberturas de especies arbustivas de 53 % en los rodales altos asociados a las áreas sin disturbio. Esta elevada cobertura se debe principalmente a la alta dominancia de la especie arbustiva *Maytenus chubutensis* que ocupa el 72 % de la cobertura total, característica de ambientes más sombríos

y con escasa presencia de ganado (Blackhall *et al.* 2015). Asimismo, también fue posible encontrar elevadas coberturas de arbustivas en los rodales bajos pertenecientes a las áreas con intensidades medias de disturbio con valores promedios de 48 %.

Si bien no fue posible instalar sitios de muestreo en áreas no quemadas y con ganadería para este estudio, podríamos hipotetizar a través de otros estudios en la región, que la cobertura de especies arbustivas y espinosas como *Berberis* spp. de baja palatabilidad y con defensas mecánicas se verían favorecidas, ya que el ganado consumiría solamente las especies arbustivas palatables (Raffaele *et al.* 2011). Las elevadas coberturas de los sitios bajos están asociadas a la presencia de *Discaria chacaya*, que ocupa el 73 % de la cobertura total especie no deseable para el ganado por presentar mecanismos físicos de tolerancia a la herbivoría. Del mismo modo, para los bosques de *Nothofagus antartica*, Gönc *et al.* (2015) encontraron elevados valores de cobertura de arbustivas en sitios sin disturbios. Asimismo, Quinteros *et al.* (2010) encontraron mayor cobertura de arbustivas en bosques bajos de *Nothofagus antartica*.

Nuestros resultados, muestran que la composición florística de los bosques de *Nothofagus antartica* está determinada por un gradiente altitudinal. El análisis de ordenamiento según su composición florística permitió evidenciar dos grupos de censos. Mayores similitudes florísticas presentaron los grupos de censos ubicados a menores altitudes, en su mayoría pertenecientes a rodales más húmedos (Donoso *et al.* 2006). Por otro lado, los censos a mayores altitudes presentaron rodales bajos. Esto se debe a que el gradiente altitudinal influye en las plantas debido a que las condiciones del ambiente físico cambian con la altitud (Donoso 2006). A medida que aumenta la altitud, los suelos son menos profundos con drenaje deficiente disminuye su temperatura, se acorta el período libre de heladas y la vegetación está expuesta a fuertes vientos, lo cual repercute en la estructura de las plantas vegetales (Armesto *et al.* 1997).

El disturbio del ganado sobre la estructura de comunidades de bosque *Nothofagus antartica* permitió evidenciar cuatro grupos de censos según las diferentes unidades de manejo relevadas en el área de estudio y teniendo en cuenta el gradiente altitudinal. En este sentido, el grupo de las áreas sin disturbio están compuestas por bosques altos, densos y puros de *Nothofagus antartica* y dominado por *Maytenus chubutensis* en el estrato inferior. Se caracterizan por presentar una elevada cobertura de especies nativas, y con menores valores de diversidad de especies. De acuerdo con los valores estructurales encontrados, y la dinámica sucesional post-disturbio de los bosques de *Nothofagus antartica*, estas comunidades representarían estados con la mayor integridad estructural del área de estudio.

Para las áreas sin disturbio fue posible encontrar a *Maytenus boaria*, *Embothrium coccineum* y la enredadera *Diplolepis bulligera* como especies indicadoras. La ausencia de ganado permite crecer libremente a una especie muy palatable como *Maytenus boaria*, pero a la vez otras espe-

cies leñosas no palatables pueden verse beneficiadas por la ausencia de herbivoría doméstica.

Por otro lado, el grupo de censos de las áreas con intensidades medias de disturbio se caracterizó por poseer matorrales puros de *Nothofagus antartica* correspondientes a rodales intermedios y bajos, con condiciones de sitio más secas y con una elevada cobertura de especies arbustivas. A altitudes superiores Ramírez *et al.* (1985), describen a los rodales de *Nothofagus antartica* como “estado puro”, como un estado de referencia para ser considerado.

En nuestro estudio, probablemente este grupo pertenece al sitio ecológico diferente de *Nothofagus pumilio*, donde esta especie forma bosques o matorrales que alcanzan altitudes de 1.400 a 2.000 m s.n.m. si consideramos la dinámica desde el punto de vista de los MET's (San Martín *et al.* 1991). En base esto, y a observaciones de terreno, podemos hipotetizar que luego del fuego, se establecieron estos bosques de *Nothofagus antartica*, en lugares donde históricamente existió la *Nothofagus pumilio*. Otra evidencia de esto es la presencia de rodales de lenga, en áreas próximas al sitio de muestreo.

Para las áreas de intensidades medias de disturbio las principales especies indicadoras fueron *Ribes cucullatum*, *Dactylis glomerata*, y *Chiliotrichum difussum*. Nuestros resultados concuerdan en parte, con lo obtenido por Blackhall *et al.* (2015) donde registraron a la especie palatable *Ribes magellanicum* como indicadora de sitios sin presencia de ganado. Por un lado, en el otro grupo de censos de las áreas con intensidades medias de disturbio, pero a altitud menor a 1.000 m s.n.m., y de acuerdo con el análisis de ordenamiento de censos y observaciones de terreno, fue posible encontrar matorrales mixtos de *Nothofagus antartica* acompañados por especies asociadas a fuegos recurrentes como *Diostea juncea*, *Schinus patagonicus* y *Lomatia hirsuta* como otras acompañantes. Similarmente, en otros trabajos, para los mismos sitios ecológicos, la fase sucesional de riesgo de las comunidades, está compuesto por las mismas especies (Rush *et al.* 2016).

Además, en este grupo se encontró una elevada cobertura de especies herbáceas en el estrato inferior. Esta alta cobertura de especies herbáceas actúa como un tapiz y compite con la regeneración natural de *Nothofagus antartica* impidiendo su establecimiento (Quinteros *et al.* 2015). Estas áreas presentan además una larga historia de uso ganadero, pero actualmente está excluido del ganado, y esto permitió que las plantas herbáceas prosperen. Desde el punto de vista de la dinámica sucesional, este grupo tendería a un estado en retroceso sucesional, ya que la regeneración natural se ve comprometida por la competencia que se genera con la elevada cobertura de especies herbáceas. En este sentido, como pauta de manejo sería adecuado realizar actividades de restauración activa con especies nativas.

Por último, el grupo conformado por las áreas de intensidad máxima de disturbio, compuesto por rodales abiertos se caracteriza por presentar mayores valores de diversidad, principalmente asociadas, al reemplazo de especies nati-

vas por especies exóticas que está asociado a la intensidad de uso ganadero de las áreas. Además, en los procesos sucesiones la regeneración post disturbio, de las especies nativas es más lenta y las especies exóticas son más oportunistas y terminan invadiendo el ambiente (Kitzberger *et al.* 2005). Este grupo de intensidades máximas de disturbio, comparten una mayor cantidad de especies con los censos de las áreas de intensidades medias de disturbio.

El análisis de especies indicadoras permitió registrar a la especie gramínea *Holcus lanatus*, como una de las principales indicadoras de las áreas con intensidades máximas de disturbio. Desde el punto de vista de la dinámica sucesional, este grupo tendería a ser el estado más alterado por los efectos de los disturbios. En este estudio, pudimos observar en la mayoría de las parcelas relevadas, la presencia de regeneración de ciprés de la cordillera y que el bosque de *Nothofagus antartica* está actuando como una nodriza. Como el sitio ecológico pertenece a bosque mixto de *Austrocedrus chilensis* y *Nothofagus antartica*, probablemente en tiempos futuros estos tiendan a ser bosques puros, siempre y cuando se manejen las cargas ganaderas.

CONCLUSIÓN

La combinación de fuego y ganado intensifican el efecto negativo sobre la diversidad y estructura de la vegetación. La intensidad máxima de disturbio aumenta la diversidad de especies. La intensidad medias disturbio aumenta la cobertura de especies herbáceas, mientras que la ausencia de disturbio aumenta la cobertura de especies arbustivas. Desde el punto de vista ganadero resulta interesante considerar estos indicadores para poder adecuar las cargas de manera sustentable.

Consideramos la importancia abordada en el presente trabajo de evaluar los efectos de ambos disturbios sobre la estructura del bosque para generar prácticas de manejo ganadero y forestal, especialmente en el marco del Convenio de Manejo de Bosque con Ganadería Integrada que se promueven para estos tipos de sistemas agroforestales.

AGRADECIMIENTOS

Agradecemos al INTA y al Campo Experimental INTA Trevelín (CEIT) por todo el valioso apoyo en la disponibilidad de herramientas de trabajo y personal de apoyo. Esta investigación fue posible gracias a la financiación de dos proyectos institucionales: Dinámica de uso y cobertura del suelo y Manejo de Bosques con Ganadería Integrada (MBGI). Agradecemos al CONICET por otorgarme la beca doctoral. Agradecemos también al CIEFAP por la financiación de las tareas de campo.

CONTRIBUCION DE AUTORES

El diseño experimental realizó Axel von Müller, José Bava y Luis Tejera, La toma de datos realizó Axel von

Müller, Luis Tejera, Pamela Quinteros y Natalia Martínez. El análisis de resultados realizó Axel von Müller, Pamela Quinteros y Natalia Martínez. Todos los autores mencionados contribuyeron en la discusión del presente manuscrito.

REFERENCIAS

- Amoroso M, V Chillo, VM Alcalá, CA Rezzano, D Arpiggiani, E Villacide. 2018. ¿Cómo modifica el uso silvopastoril la estructura y la dinámica poblacional de los bosques mixtos de ciprés de la cordillera y coihue?. *Ecosistemas* 27(3): 33-40. DOI: <https://doi.org/10.7818/ECOS.1502>
- Armesto J, C Villagrán, CM Arroyo. 1995. Ecología de los bosques nativos de Chile. Editorial Universitaria, Santiago, Chile. Monografías. 476 p.
- Armesto J, J Aravena, C Villagrán, C Pérez, G Parker. 1997. Bosques Templados de la Cordillera de la Costa. In Armesto J, C Villagrán, M Arroyo eds. 1997. Ecología de los bosques nativos de Chile. Santiago, Chile. Editorial Universitaria. 477 p.
- Ávila G, M Aljaro, B Silva. 1981. Observaciones en el estrato herbáceo del matorral después del fuego. *Anales Museo Historia Natural* 14: 99-105. <https://www.mhmv.gob.cl/publicaciones/anales-del-museo-de-historia-natural-de-valparaiso-volumen-14-1981>
- Blackhall M. 2011. Respuestas de especies leñosas a herbívoros e incendios en bosques y matorrales del noroeste de la Patagonia: Estudio de la inflamabilidad vegetal. Tesis doctoral en biología. Universidad Nacional del Comahue. Rio Negro, Argentina. 185 p.
- Blackhall M, E Raffaele, T Veblen. 2015. Efectos combinados del fuego y el ganado en matorrales y bosques del noroeste patagónico. *Ecología Austral* 25:1-10. DOI: <https://doi.org/10.25260/EA.15.25.1.0.48>
- Chaneton E, J Facelli. 1991. Disturbance effects on plant community diversity: spatial and dominance hierarchies. *Vegetatio* 93:143-155.
- Chillo V, M Amoroso, C Rezzano. 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. *Ecosistemas* 27 (3): 75-86. DOI: <https://doi.org/10.7818/ECOS.1486>
- Chillo V, M Goldenberg, N Pérez-Méndez, L Garibaldi. 2020. Diversity, functionality, and resilience under increasing harvesting intensities in woodlands of northern Patagonia. *Forest Ecology and Management* 474: 1-7. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2020.118349>
- Collins S, S Barber. 1985. Effects of disturbance on diversity in mixed grass prairie. *Vegetatio* (64): 87-94. DOI: <https://doi.org/10.1007/BF00044784>
- Collins S. 1987. Interaction of disturbances in tallgrass prairie: a field experiment. *Ecology*. 68(5): 1243-1250. DOI: <https://doi.org/10.2307/1939208>
- Connell J. 1978. Diversity in Tropical Rain Forests and Coral Reefs. *Science* (199): 1302-1310. DOI: <https://doi.org/10.1126/science.199.4335.1302>
- Coticello L, R Gandullo, A Bustamante. 1996. Fitosociología de los bosques caducifolios del norte del Departamento Lácar y sur de Huiliches de la provincia de Neuquén (Argentina). *Bosque* 17(2): 27-43. DOI: <https://doi.org/10.4206/bosque.1996.v17n2-04>

- Di Rienzo J, F Casanoves, M Balzarini, L González, M Tablada, C Robledo. 2008. Infostat software estadístico, versión 2008. Grupo Infostat, FCA, Universidad Nacional de Córdoba, Argentina.
- Donoso C, L Steinke, A Premoli. 2006. *Nothofagus antarctica* (G Forster) Oerst Nirre, *Nothofagus antartica*, Ñiré, Anís (Tierra del Fuego) Ñirre de Ngërü (mapudungun): zorro. In Donoso ZC ed. Las especies arbóreas de los bosques templados de Chile y Argentina. Autoecología. Santiago, Chile. Marisa Cuneo. 401-410.
- Echevarría D, A von Müller, N Hansen, J Bava. 2014. Efecto del ramoneo bovino en renovales de *Nothofagus antarctica* en Chubut, Argentina en relación con la carga ganadera y altura de las plantas. *Bosque* 35 (3): 357-368. DOI: <https://doi.org/10.4067/S0717-92002014000300010>
- Fernández I, L Olivares, N Morales San Martín, M Gomez O. 2010. El fuego en las comunidades vegetales. In Olivares Dávila L, Fernández Chicharro I eds. Restauración ecológica para ecosistemas nativos afectados por incendios. Facultad de Agronomía e Ingeniería Forestal. Pontificia Universidad Católica de Chile. Chile. 162p. DOI: <https://doi.org/10.13140/RG.2.1.3191.0887>
- Gönc R, R Casaux, D Szulkin- Dolhatz. 2015. Effects of disturbances generated by different management strategies on the vegetation strata of *Nothofagus antarctica* forest of Chubut, Argentina. *Ecología Austral* 25: 231-241. DOI: <https://doi.org/10.25260/EA.15.25.3.0.196>
- Hansen N, L Tejera, M Ferting. 2005. Desarrollo de sistemas silvopastoriles en bosques de *Nothofagus antarctica*. In Alternativas de manejo sustentable para el manejo integral de los bosques de la Patagonia. Capítulo 3. Sistemas silvopastoriles en Chubut: Informe PIARFON. 671-680.
- Hobbs R, L Huenneke. 1992. Disturbance, Diversity, and Invasión: Implications for Conservation. *Conservation Biology*. 6(3): 324-337. DOI: <https://doi.org/10.1046/j.1523-1739.1992.06030324.x>
- Hofmann R. 1989. Evolutionary steps of ecophysiological adaptation and diversification of ruminants: a comparative view of their digestive system. *Oecologia* 78: 443-457. DOI: <https://doi.org/10.1007/BF00378733>
- Huston M. 2014. Disturbance, productivity, and species diversity: empiricism vs logic in ecological theory. *Ecology* 95(9): 2382-2396. DOI: <https://doi.org/10.1890/13-1397.1>
- Kitzberger T, E Raffaele, T Veblen. 2005. Variable community responses to herbivory in fire-altered landscapes of northern Patagonia, Argentina. *African Journal of Range & Forage Science* 22 (2): 85-91. DOI: <https://doi.org/10.2989/10220110509485865>
- Lopez D, M Brizuela, P Willems, M Aguilar, G Siffredi, D Bran. 2013. Linking ecosystem resistance, resilience, and stability in steppes of North Patagonia. *Ecological Indicators* 24: 1-11. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.ecoind.2012.05.014>
- Milchunas D, O Sala, W Lauenroth. 1988. A generalized model of the effects of grazing by large herbivores on grassland community structure. *The American Naturalist*. 132(1): 87-106. DOI: <https://doi.org/10.1086/284839>
- Mondino V, L Tereja. 2006. Plantaciones de Roble Pellín y Raulí. *FORESTAL* 11: 47-50. Consultado 20 abr. 2023. Disponible en: https://www.researchgate.net/publication/320800684_Plantaciones_de_Roble_Pellin_y_Rauli
- Mueller-Dombois D, H Ellenberg. 1974. Aims and Methods of Vegetation Ecology. Jhon Wiley & Sons, New York. 44-66pp. DOI: <https://doi.org/10.2307/213332>
- Mundo I, R Villalba, T Veblen, T Kitzberger, A Holz, J Paritsis, A Ripalta. 2017. Fire history in southern Patagonia: human and climate influences on fire activity in *Nothofagus pumilio* forests. *ECOSPHERE* 8(9): 1-23. DOI: <https://doi.org/10.1002/ecs2.1932>
- Navall M, P Peri, G Merletti, M Mónaco, C Carranza, A Medina. 2016. Acuerdo MBGI: una iniciativa para devolver el significado a los “Sistemas Silvopastoriles” sobre Bosques Nativos. *Quipu Forestal* 2: 20-21. Consultado 20 abr. 2023. Disponible en: https://inta.gob.ar/sites/default/files/inta-acuerdo_mbgf.pdf
- Olf H, M Ritchie. 1998. Effect of herbivores on grassland plant diversity. *Trend in Ecology and Evolution* 13: 261-265. DOI: [https://doi.org/10.1016/s0169-5347\(98\)01364-0](https://doi.org/10.1016/s0169-5347(98)01364-0)
- Oyarzabal M, J Clavijo, L Oakley, F Biganzoli, P Tognetti. 2018. Unidades de vegetación de la Argentina. *Ecología Austral* 28: 40-63. DOI: <https://doi.org/10.25260/EA.18.28.1.0.399>
- Peri P, V Rusch, A von Muller, S Varela, P Quinteros, G Martínez-Pastur. 2021. Manual de Indicadores para Monitoreo de Planes Prediales de Manejo de Bosque con Ganadería Integrada- MBGI. Santa Cruz, Argentina. INTA.166 p. Consultado 20 abr. 2023. Disponible en: <https://repositorio.inta.gob.ar/xmlui/handle/20.500.12123/9320>
- Prémoli A. 1991. Morfología y capacidad germinativa en poblaciones de *Nothofagus antarctica* (Forester) Oerst del noroeste andino patagónico. *Bosque* 12(2): 53-59. DOI: <https://doi.org/10.4206/bosque.1991.v12n2-05>
- Quinteros P, N Hansen, A Kutschker. 2010. Composición y diversidad del sotobosque de *Nothofagus antarctica* (*Nothofagus antarctica*) en función de la estructura del bosque. *Ecología austral* 20: 225-234.
- Quinteros P, M Gobbi, G Deffosé, J Bava. 2015. Ensayo de restauración de áreas de bosque de *Nothofagus pumilio* degradadas por uso ganadero. In IV Congreso Iberoamericano y del Caribe de Restauración Ecológica. Buenos Aires. Argentina. https://www.researchgate.net/publication/290441750_Ensayo_de_restauracion_de_areas_de_bosque_de_Nothofagus_pumilio_degradadas_por_uso_ganadero
- R Development Team. 2017. R: a language and environment for statistical computing R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <http://www.R-project.org/>. Version 4.2.1
- Raffaele E, T Veblen, M Blackhall, N Tercero-Bucardo. 2011. Synergistic influences of introduced herbivores and fire on vegetation change in northern Patagonia. *Journal of Vegetation Science* 22:59-71. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1654-1103.2010.01233.x>
- Ramírez C, M Correa, H Figueroa, J San Martín. 1985. Variación del hábito y hábitat de *Nothofagus antarctica* en el centro de Chile. *Bosque* 6(2): 55-73. DOI: <https://doi.org/10.4206/bosque.1985.v6n2-01>
- Rush V, M Sarasola, T Schlichter. 2005. Indicadores de Biodiversidad en Bosques Nothofagus. *IDIA XXI Forestales*. 5(8): 8-14.
- Rusch V, L Cavallero, D López. 2016. El Modelos de Estados y Transiciones como herramienta para la aplicación de la Ley de Bosques. *Ciencia y tecnología PATFOR CIEFAP* 20-27.
- Rusch V, D Lopez, L Cavallero, G Rush, L Garibaldi, J Grosfeld, P Peri. 2017. Modelos de estados y transiciones de los ñirantales del NO de la Patagonia como herramienta para

- el uso silvopastoril sustentable. *Ecología Austral* 27: 266-278. DOI: <https://doi.org/10.25260/EA.17.27.2.0.240>
- Rusch V, N Fracassi. 2021. Indicadores de Biodiversidad. Informe preparado por el Proyecto INTA PI 038 Evaluación, Monitoreo y Manejo de la Biodiversidad en Sistemas Agropecuarios y Forestales. https://inta.gob.ar/sites/default/files/indicadores_de_biodiversidad_rusch_et_al_20212_11.pdf
- San Martín J, A Troncoso, A Mesa, T Bravo, C Ramirez. 1991. Estudio fitosociológico del bosque caducifolio magallánico en el límite norte de su área de distribución. *Bosque* 12 (2): 29-41. DOI: <https://doi.org/10.4206/bosque.1991.v12n2-03>
- Sousa W. 1984. The role of disturbance in natural communities. *Ecology and Systematics* 15: 553-591. DOI: <https://doi.org/10.1146/annurev.es.15.110184.002033>
- Tortorelli, L. 1947. Incendios de bosques de la Argentina. Buenos Aires, Argentina. Ministerio de Agricultura de la Nación, Dirección General de Tierras y Bosques, Dirección Forestal. 238 p.
- Veblen T, D Lorenz. 1988. Recent Vegetation Changes along the Forest Steppe Ecotone of Northern Patagonia. *Annals of the Association of American Geographers* 78: 93-111. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1467-8306.1988.tb00193.x>
- Veblen T, T Kitzberger, A Lara. 1992. Disturbance and forest dynamics along a transect from Andean rain forest to Patagonian shrubland. *Journal of vegetation Science* 6(1): 507-520. DOI: <https://doi.org/10.2307/3235807>
- Veblen T, A Holz, J Paritsis, E Raffaele, T Kitzberger, M Blacchall. 2011. Adapting to global environmental change in Patagonia: What role for disturbance ecology? *Austral Ecology* 36: 891-903. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1442-9993.2010.02236.x>
- Veblen T, B Burns, T Kitzberger. 1996. Disturbio natural y dinámica de la vegetación en los bosques Andinos del sur de Chile y Argentina. In Armesto J, M Arroyo, C Villagrán eds. *Ecología de los bosques de los bosques nativos de Chile*. Santiago, Chile. Universidad de Chile. p 169-198.
- Veblen T, T Kitzberger. 2003. Fire history and vegetation change in Northern Patagonia, Argentina. In Veblen T, W Baker, G Montenegro, T Swetnam eds. *Fire and Climatic Change in Temperature Ecosystems of the Western Americas*. Springer. 444 p.
- Veblen T, T Kitzberger, E Raffaele, M Mermoz, M González, J Sibold. 2008. The historical range of variability of fires in the Andean- Patagonian Nothofagus forest region. *International Journal of Wildland Fire* 17: 724-741. DOI: <https://doi.org/10.1071/WF07152>
- Vettesse E, I Orellana, M Lencina, G Martínez Pastur, L Peri. 2019. Diversidad de plantas vasculares en bosques continuos y relictuales de *Nothofagus antarctica* (Nothofagaceae) en Patagonia austral. *Anales del Instituto de la Patagonia* 47(1): 31-53. DOI: <https://doi.org/10.4067/S0718-686X2019000100031>
- Westoby M, B Walker, I Noy-Meir. 1989. Opportunistic management for rangelands not at equilibrium. *Journal Range Management* 42(4): 266-274. Consultado 20 abr.2023. Disponible en: <https://rangelandarchive.ucdavis.edu/files/187350.pdf>

Recibido: 11.02.22

Aceptado: 24.01.23

