



## DINÁMICA DE RECLUTAMIENTO DE ALGARROBO EN BOSQUES DEL CHACO ÁRIDO: RELACIÓN ENTRE ETAPAS DE REGENERACIÓN Y RESILIENCIA ECOLÓGICA

### RECRUITMENT DYNAMICS OF ALGARROBO IN ARID CHACO FORESTS: RELATIONSHIP BETWEEN REGENERATION STAGES AND ECOLOGICAL RESILIENCE

Cavallero, Laura (1,2)\*; Carlos A. Carranza (1); Marcela Ledesma (1); Dardo R. López (1)

<sup>(1)</sup> Estación Forestal INTA-Villa Dolores (EEA Manfredi); Camino Viejo a San José km 1 (5870) Villa Dolores, Córdoba, Argentina.

<sup>(2)</sup> Centro Científico Tecnológico CONICET Córdoba; Buenos Aires 1418 (X5000IND), Córdoba capital, Córdoba, Argentina. Dirección de contacto: [cavallero.lauri@gmail.com](mailto:cavallero.lauri@gmail.com); Camino Viejo a San José km 1 (5870) Villa Dolores, Córdoba, Argentina.

#### Resumen:

El reclutamiento de nuevos individuos es un proceso clave para mantener la resiliencia de ecosistema, ya que refleja su capacidad para reemplazar individuos adultos que ocupan el dosel arbóreo. Este reemplazo puede ocurrir en el mediano o largo plazo, dependiendo del tamaño de los individuos disponibles. Por lo tanto, la ausencia o escasez de individuos de determinado rango de tamaños, podría brindar información sobre los factores o procesos que estarían afectando la resiliencia de los ecosistemas boscosos. Evaluamos si la altura puede utilizarse para discriminar etapas del proceso de reclutamiento asociadas a distintos aspectos de la resiliencia de ecosistemas boscosos. Durante nueve años, estudiamos la dinámica de sobrevivencia y crecimiento de individuos de *P. flexuosa* (algarrobo) en parcelas que simulan distintas prácticas de uso ganadero. Las prácticas simuladas fueron: remoción del estrato arbustivo y remoción total del componente leñoso, ambos con y sin siembra de una especie forrajera exótica (buffel grass). La siembra de una especie forrajera exótica afectó la sobrevivencia de los renovales, mediante dos mecanismos: disminuyendo la sobrevivencia neta y prolongando la etapa de establecimiento. El mayor crecimiento se registró en el claro artificial sin buffel grass, mientras que el menor crecimiento se registró en el desarbustado con buffel grass. Sin embargo, la altura a la que los individuos pueden considerarse establecidos fue relativamente similar. Es decir, la tasa de mortandad dependió del tamaño de los renovales, independientemente del tiempo que les llevó alcanzar esa altura en los distintos tratamientos. Diferenciar el reclutamiento en función del tamaño, que a su vez indica su edad o grado de desarrollo (i.e., plántulas, renovales establecidos y renovales no establecidos), permite inferir qué factores o procesos estarían afectando la resiliencia de un bosque; así como también prever en qué escala temporal pueden ocurrir estos cambios de persistir las condiciones que los originaron.

**Palabras clave:** supervivencia, crecimiento, establecimiento, uso ganadero

#### Abstract:

*The recruitment of new individuals is a key process to maintain ecosystem resilience, as it is associated with their ability to replace adult individuals occupying the tree canopy. This replacement can occur in the medium or long term, depending on the size of the available individuals. Therefore, the lack or shortage of individuals of a certain size range, provides information on the factors or processes that would be affecting the resilience of forest ecosystems. We evaluated whether height can be used to differentiate recruitment stages that are associated with distinct aspects of resilience. For nine years, we studied the survival and growth dynamics of *P. flexuosa* (algarrobo) individuals in plots simulating distinct livestock use practices. The simulated practices were: removal of the shrub layer and removal of all woody layer, both with and without*



*sowing of an exotic forage species (buffel grass). The sowing of an exotic forage species affected sapling survival by two mechanisms: reducing net survival and lengthening the establishment stage. The highest growth was recorded in the artificial gaps without buffel grass, while the lowest growth was registered in plots without shrub layer but with buffel grass. However, the height at the end of establishment stage was relatively similar. Thus, mortality rate depended on sapling size, regardless of the time it took them to reach that height in plots under distinct livestock use practices. The size allows to distinguish between individuals based on their degree of development (i.e., seedlings, established and not established saplings), which in turn allows inferring what factors or processes would be affecting the resilience of a forest; as well as to predict the temporal scale in which these changes can occur in the case of persistence of the conditions that originated them.*

**Keywords:** *survival, growth, stablishment, livestock use*

### INTRODUCCIÓN

El reclutamiento de especies arbóreas es un proceso clave para mantener la resiliencia de ecosistemas boscosos y por ende, su capacidad para proveer bienes y servicios ecosistémicos (López et al. 2011; Cavallero et al. 2015; Peri et al. 2017). Este proceso está relacionado con la capacidad de la comunidad para mantener o reconstituir su estructura y composición original (Scheffer et al. 2001; López et al. 2011). De hecho, la disminución o interrupción del proceso de reclutamiento de especies arbóreas de un bosque (i.e. especies fundacionales *sensu* Ellison et al. 2005) podría producir cambios significativos en la estructura y la composición de la comunidad vegetal, dados por la escasez o ausencia de individuos jóvenes para reemplazar a los árboles adultos senescentes. Diversos factores, tanto naturales (sequías, incendios) como antrópicos (prácticas de uso), pueden afectar el reclutamiento de especies arbóreas y, por ende, la resiliencia de los ecosistemas boscosos. Por lo tanto, estudiar el efecto de distintas prácticas de uso sobre la dinámica de reclutamiento de especies arbóreas es fundamental para asegurar el manejo sustentable de bosques.

La ganadería es una actividad productiva muy extendida en las comunidades boscosas (Belsky y Blumenthal 1997) y puede generar diversos impactos sobre los ecosistemas, dependiendo del manejo que se realice. Por ejemplo, la liberación de espacio para favorecer el acceso del ganado al bosque puede aumentar la disponibilidad de radiación y la temperatura. Una mayor incidencia de radiación podría incrementar la probabilidad de sobrevivencia y el crecimiento de plántulas de especies arbóreas heliófilas. No obstante, una mayor disponibilidad de radiación y temperatura también podría incrementar el déficit hídrico (Bertilde 2004), lo que a su vez, podría causar la mortalidad de plántulas por desecación. Por otro lado, el pisoteo y el ramoneo producidos por el ganado pueden causar la mortalidad de plántulas y renovales (Danell et al. 2003; Teich et al. 2005; Renison et al. 2005), así como también afectar el desarrollo y crecimiento de los individuos cuyas yemas apicales están al alcance del ganado (McNaughton y Sabuni 1988; Motta 2003). Si bien el uso ganadero permite generar bienes agropecuarios para el hombre, también puede afectar la resiliencia de los ecosistemas boscosos debido a que podría promover así como también limitar el proceso de reclutamiento de nuevos individuos dependiendo del manejo que se realice.

Para hacer un uso sustentable de los ecosistemas boscosos es necesario contar con variables indicadoras que tengan la potencialidad de reflejar su funcionalidad tanto actual como futura. En



este sentido, el monitoreo del reclutamiento de nuevos individuos permite detectar cuellos de botella demográficos que pueden comprometer la continuidad de la comunidad vegetal (Jordano et al. 2004). Por lo tanto, el reclutamiento de nuevos individuos de especies fundacionales puede utilizarse como un indicador de alerta temprana de la ocurrencia procesos de degradación que podrían afectar la resiliencia de un ecosistema (López et al. 2011, Kandziora et al. 2013, Cavallero et al. 2015). Esto se debe a que la ausencia o escasez de individuos juveniles para reemplazar a los individuos que integran el dosel arbóreo, indica la futura modificación de la estructura y la composición de la comunidad vegetal.

El éxito del proceso de reclutamiento depende de la probabilidad de sobrevivencia de los nuevos individuos, que a su vez se asocia con la edad de los mismos. Específicamente, no todas las semillas ni las plántulas emergidas llegan a ocupar el dosel arbóreo, sino que por el contrario, la mayor parte de la descendencia producida muere antes de alcanzar la madurez reproductiva (Jordano et al. 2004). Esto se debe a que el proceso de reclutamiento depende de que las semillas y plántulas superen los filtros selectivos impuestos por factores abióticos y bióticos (Rey y Alcántara 2000). Por lo tanto, diferenciar individuos en base a su probabilidad de sobrevivencia permite inferir distintos aspectos de la resiliencia de los ecosistemas boscosos.

La probabilidad de sobrevivencia de un determinado individuo suele ser mayor a medida que aumenta su edad. En este sentido podría esperarse que cuanto más tiempo sobreviva un determinado individuo, ha superado más filtros abióticos y bióticos (Jordano et al. 2004). Sin embargo, la estimación de la probabilidad de sobrevivencia en base a la edad puede implicar largos seguimientos en el tiempo o muestreos destructivos. No obstante, la probabilidad de sobrevivencia también podría inferirse en base al tamaño de los individuos. Esto se debe a que el tamaño de los individuos depende en gran medida de su edad y/o de su grado de desarrollo ontológico, entre otros factores (Niklas 1994). En consecuencia, inferir la probabilidad de sobrevivencia de los individuos en base a su tamaño, en distintas condiciones ambientales, puede proporcionar información clave para el monitoreo de ecosistemas boscosos bajo uso.

La ausencia o escasez de individuos de determinado rango de tamaños, y por ende de edades, permitiría inferir algunos factores o procesos que estarían afectando la resiliencia de los ecosistemas boscosos, comprometiendo su capacidad de reconstituir estructura y composición en el futuro. Dentro de una gama de posibilidades, en el monitoreo del proceso de reclutamiento pueden distinguirse cuatro situaciones extremas (Fig. 1):

I- La ausencia o escasez simultánea de plántulas<sup>20</sup> y de renovales<sup>21</sup> podría indicar una baja capacidad de la comunidad para mantener o reconstituir su composición y estructura, no solo en el mediano, sino que también en el largo plazo (Peri et al. 2017).

II- Una escasa o nula densidad de plántulas pero una elevada densidad de renovales podría indicar problemas previos a la etapa de emergencia<sup>22</sup> o durante dicha etapa. Específicamente

<sup>20</sup> Planta en sus primeros estadios de desarrollo, desde que germina hasta que se desarrollan las primeras hojas verdaderas (Font Quer 1985).

<sup>21</sup> Juveniles con hojas verdaderas desarrolladas, capaces de subsistir sin las reservas de la semilla. Individuos generalmente < 1.5 m de altura y con desarrollo del tallo de hasta 5 cm de DAP (Russell-Smith 1996).

<sup>22</sup> Etapa que comienza con la germinación de la semilla y finaliza con el desarrollo de las hojas verdaderas (Jordano et al. 2004).



la densidad de plántulas es el resultado neto de varios procesos: vigor y fertilidad de plantas madres, polinización (cantidad y calidad de polen disponible en el vecindario, abundancia de polinizadores), predación de frutos y semillas, disponibilidad de micrositios seguros para la germinación (alelopatía, ataque de patógenos, etc.), herbivoría y pisoteo (Jordano et al. 2004, López et al. 2011, Cavallero et al. 2015). Por lo tanto, la ausencia o escasez de plántulas indica fallas en los procesos previos y durante la emergencia. Es decir, indica que actualmente existen factores abióticos y/o bióticos que afectan a la disponibilidad de semillas y plántulas, pero que no estarían afectando a los renovales.

III- Una elevada densidad de plántulas pero escasa o nula densidad de renovales podría indicar problemas durante la etapa de establecimiento<sup>23</sup>. En este caso, la densidad de renovales refleja el resultado neto de procesos posteriores a la emergencia como mortalidad denso-dependiente, herbivoría, facilitación o competencia con otros individuos por recursos limitantes como espacio, radiación y agua (Wang y Smith 2002). Por lo tanto, la ausencia de renovales indicaría que la resiliencia se ve afectada a nivel de los procesos que ocurren durante la etapa de establecimiento.

IV- Una elevada densidad de plántulas y renovales indicaría una elevada capacidad del ecosistema para reconstituir su composición.



**Figura 1.** Resiliencia de bosques asociada a procesos involucrados con la regeneración temprana (plántulas e individuos jóvenes) y la regeneración establecida (renovales).

En consecuencia, diferenciar los individuos en base a su altura o tamaño, que a su vez se asocia a la edad o grado de desarrollo ontológico, permite inferir distintos aspectos de la resiliencia que pueden verse afectados mediante las prácticas de uso actuales, pero que tienen potenciales

<sup>23</sup> Etapa que comienza con el desarrollo de las hojas verdaderas y finaliza cuando la curva de supervivencia tiende a estabilizarse. Un renoval puede considerarse establecido cuando su tasa de asimilación neta es positiva (Sagar y Mortimer 1976).



impactos futuros en el ecosistema. Si bien esta distinción (individuos que superaron más filtros vs. individuos que superaron menos filtros) es fundamental para el monitoreo de bosques bajo uso productivo, suele ser poco precisa. Por lo tanto, es fundamental evaluar si existe una altura por encima de la cual puede considerarse que la sobrevivencia de los individuos es mayor, es decir, pueden considerarse individuos establecidos, que tienen mayor probabilidad de llegar a adultos debido a que superaron una mayor cantidad de filtros ambientales (bióticos y abióticos).

En los bosques de la región chaqueña se realizan distintas prácticas de uso ganadero, que tienen diversos impactos sobre el bosque nativo. Estas prácticas incluyen intervenciones sobre el componente leñoso del bosque como la eliminación completa de los estratos arbóreo y arbustivo mediante desmonte total, o bien intervenciones de menor impacto como la remoción del estrato arbustivo y/o desmonte parcial. Además, las intervenciones sobre el componente leñoso del bosque se complementan con la siembra de especies forrajeras exóticas con el fin de aumentar la producción de forraje para el ganado. En este contexto, durante nueve años (2007-2016), estudiamos la dinámica de sobrevivencia y crecimiento de individuos de *P. flexuosa* (de aquí en más 'algarrobo') en parcelas que simulan las prácticas de uso ganadero más comunes en la región. La finalidad de este trabajo es evaluar si la altura puede utilizarse para discriminar etapas durante el proceso de reclutamiento, que puedan asociarse a distintos aspectos de la resiliencia de ecosistemas boscosos. Específicamente, intentamos responder las siguientes preguntas: (i) ¿Distintas intervenciones sobre el bosque para uso ganadero afectan la densidad de plántulas, la sobrevivencia y el crecimiento de individuos de algarrobo? (ii) ¿El porcentaje de sobrevivencia cambia con el tiempo? (iii) ¿Es posible diferenciar etapas en las que la sobrevivencia de los individuos es diferente? (iv) Si se pueden diferenciar etapas ¿Es posible utilizar a la altura de los individuos para diferenciar dichas etapas?

## MATERIALES Y MÉTODOS

### Área de estudio

El estudio se realizó en el noroeste de la provincia de Córdoba, al oeste de las sierras de Pocho, donde la vegetación predominante pertenece a la sub-región del Chaco Árido. La región abarca un gradiente de precipitación media anual que varía entre 450 mm y 350 mm en sentido este-oeste, con una fuerte concentración estival. La temperatura media anual es 19,5 °C ( $\pm 1,8$ ) (Capitanelli 1979). Los suelos bien drenados están ocupados por comunidades dominadas por quebracho blanco (*Aspidosperma quebracho blanco*) y algarrobo dulce (*P. flexuosa*). Específicamente *P. flexuosa* es una especie muy importante ya que estructura la comunidad, tiene una elevada capacidad de recuperación luego de disturbios (por su capacidad de rebrotar) y sus frutos, de alto valor nutricional, proveen forraje para el ganado (Karlin et al. 1992; Cabido et al 1993).

### Diseño experimental

En los alrededores del paraje San Miguel (31° 43' 42" Lat. S; 65° 24' 15" Long. O) se seleccionaron stands de algarrobo, que hace aproximadamente 50 años dejaron de ser utilizados para extracción de madera. La densidad de algarrobos era de aproximadamente 122 individuos.ha<sup>-1</sup> (> 5 cm de DAB),



mientras que la densidad de individuos de especies arbustivas era de aproximadamente 17600 ind.ha<sup>-1</sup>, de los cuales *Celtis spinosa* Spreng (tala churqui) era la especie más abundante.

Con el objetivo de evaluar el efecto de distintas prácticas de uso ganadero en la dinámica de reclutamiento de algarrobo, en el año 2006 se instaló un experimento en el que se manipularon dos factores: a) Remoción de biomasa leñosa, con 3 niveles: remoción del estrato arbóreo y arbustivo (de aquí en más 'claro artificial'), remoción del estrato arbustivo (de aquí en más 'desarbustado'), y sin remoción de biomasa leñosa (de aquí en más 'monte') y b) Pastura, con 2 niveles: con y sin siembra de una especie forrajera exótica. Para asignar los distintos tratamientos se delimitaron dos sectores de 2 ha: en uno se conservó la estructura del bosque (control monte); y en el otro se dispusieron los tratamientos de distinta intensidad de remoción de la biomasa leñosa y pastura. En 6 parcelas de 50 m x 10 m se eliminó el estrato arbustivo (i.e., desarbustado). En 6 parcelas de 50 m x 5 m se removió el estrato arbóreo + arbustivo (i.e., claro artificial) y se delimitaron 3 parcelas de 50 m x 10 m en el sector control. La superficie de las parcelas de claro artificial fue menor a las desarbustadas con el fin de eliminar el menor número posible de árboles maduros. En el centro de cada parcela se marcó una faja fija de 50 m x 2 m. Los tratamientos se realizaron en una superficie mayor a la de cada faja para controlar el efecto borde de cada tratamiento. En diciembre de 2007, en la mitad de las parcelas con los 2 niveles de remoción de biomasa leñosa (3 desarbustadas y 3 claro artificial) se sembró una especie forrajera megatérmica *Cenchrus ciliaris* cv Texas 4464 (de aquí en más 'buffel grass'). En la mitad restante de cada parcela, con el transcurso del tiempo crecieron especies herbáceas (principalmente *Trichloris* spp. y *Setaria* spp) y leñosas. En el sector control no se sembró buffel grass con el propósito de no introducir una especie exótica en el bosque sin intervenir (que es un relicto de bosque maduro). El experimento se realizó con diseño factorial 2 x 2: Remoción de especies leñosas (con 2 niveles –claro artificial y desarbustado) y Pastura (con 2 niveles – con siembra de Buffel grass (CB) y sin siembra de Buffel grass (SB)) anidado dentro del primer factor. Este experimento se complementó con un control de monte, sin ningún tratamiento. Todas las parcelas fueron pastoreadas una vez por año entre mayo y julio, con la misma carga ganadera, que fue regulada año a año en base a la disponibilidad media de forraje.

### Procedimiento de muestreo

En cada faja se censaron y marcaron todas las plántulas (i.e. individuos < 10 cm con cotiledones o cicatrices cotiledonares) de algarrobo emergidas posteriormente al establecimiento del experimento. Durante nueve años (2007-2016), se registró la sobrevivencia y el crecimiento de todas plántulas marcadas, antes y después del pastoreo diferido en la misma época cada año (Marzo y Agosto).

### Análisis de datos

Para analizar el efecto de las distintas prácticas de uso ganadero sobre la densidad, sobrevivencia y el crecimiento de individuos de algarrobo se ajustaron Modelos Lineales Generalizados (MLG) (Zuur et al. 2009). La densidad de individuos se incluyó como variable respuesta y el Tratamiento (con 5 niveles: Control; Remoción Arbustos con y sin siembra de especies forrajera; Claro Artificial con y sin siembra de especies forrajeras) como variable predictora en los MLG. Para el resto de los análisis, los factores Remoción de biomasa leñosa (con tres niveles: monte, desarbustado y claro artificial), Pastura (CB y SB) y su interacción se incluyeron como variables predictoras, mientras que



el porcentaje de sobrevivencia y la altura media de los individuos se incluyeron como variables respuesta. En los casos en que la interacción no resultó significativa, se excluyó de los MLG a los fines de ajustar modelos con un menor número de parámetros (Crawley 2007). La sobrevivencia se calculó año a año como el porcentaje de individuos sobrevivientes en relación al número inicial de individuos marcados en el año 2007. La altura media se calculó como el promedio de la altura de los individuos sobrevivientes de cada faja. El año y la faja se incluyeron como factores aleatorios en todos los modelos, con el fin de contemplar la autocorrelación de las mediciones repetidas sobre los mismos individuos a lo largo del seguimiento (Zuur et al. 2009). Los análisis que incluyeron la sobrevivencia como variable respuesta asumieron una distribución de errores binomial y una función de enlace logit. Los análisis que incluyeron la altura como variable respuesta asumieron una distribución de errores gaussiana y una función de enlace identidad. Todos los modelos fueron implementados con el programa estadístico R, versión 2.15.1 (R, Development Core Team 2012), utilizando el paquete lme4 (Bates et al. 2015).

Para determinar si durante el período de seguimiento es posible detectar una etapa de mayor vulnerabilidad dada por una diferente magnitud de cambio de la sobrevivencia con el tiempo, ajustamos regresiones lineales segmentadas de la sobrevivencia en función del tiempo para cada combinación de factores. Las regresiones lineales segmentadas son herramientas efectivas para modelar respuestas no lineales (Ficetola & Denoël 2009). Los modelos de regresiones lineales segmentadas se componen de dos o más líneas unidas en puntos desconocidos, denominados 'puntos de quiebre ( $\gamma$ )'. Para modelar los segmentos se utilizaron rectas. En las regresiones segmentadas el set de datos se subdivide en una o más secciones conformadas por modelos lineales que comparten el punto de quiebre. El modelo utilizado fue el siguiente:

$$Y = \alpha_1 + \beta_1 x, \text{ para } x < \gamma$$

$$Y = \alpha_2 + \beta_2 x, \text{ para } x > \gamma$$

Donde:

- Y es el valor esperado (predicho) de y (i.e. Sobrevivencia) para cada valor de x (Tiempo),
- $\beta_1$  y  $\beta_2$  indican la pendiente de cada uno de los segmentos lineales,
- $\alpha_1$  y  $\alpha_2$  indican la ordenada al origen de cada uno de los segmentos.

Para estimar la altura media de los individuos a la edad que se registró el punto de quiebre de la regresión segmentada ajustada para cada combinación de factores, se ajustaron regresiones de la altura media de los individuos sobrevivientes cada año en función del tiempo. Las regresiones se ajustaron con el programa Sigma Plot 10.0.

## RESULTADOS

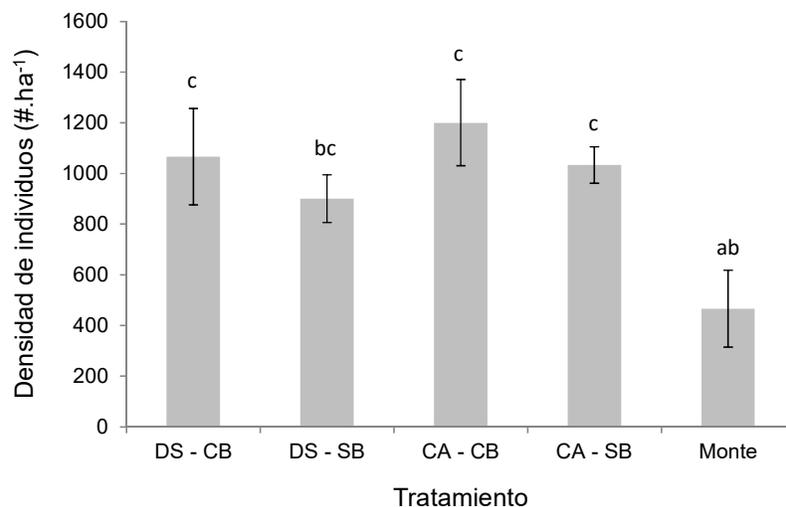
En total se marcaron 139 individuos de algarrobo, de los cuales sobrevivió un 25.4 %, al final del seguimiento. En la parcela control se marcaron 13 individuos de los cuales solo 2 sobrevivieron al



final del experimento. La densidad de plántulas de algarrobo, emergidas al año siguiente de simuladas las prácticas de uso ganadero, varió entre los tratamientos ( $z = 10.362$ ,  $p = 0.03475$ ). La menor densidad de plántulas se registró en la parcela control, mientras que la mayor en el claro artificial sin buffel grass. Específicamente, la densidad de plántulas en la parcela control fue entre 2.1 y 2.6 veces menor que en la parcela desarbustada con buffel grass y en el claro artificial con y sin buffel grass (Fig. 2).

La siembra de una especie forrajera afectó significativamente la sobrevivencia de los renovales en los tratamientos claro artificial y desarbustado. Específicamente, sobrevivieron más individuos de algarrobo en las parcelas desarbustadas y claro artificial sin buffel grass ( $z = 1.21$ ;  $p < 0.0001$ ). Al final del experimento sobrevivió un 34.25 % ( $\pm 9.5$ ) de los algarrobos en las parcelas sin buffel grass mientras que un porcentaje significativamente menor sobrevivió en las parcelas con menor espacio disponible. Específicamente, en los tratamientos de claro artificial con buffel grass, control y desarbustado con buffel grass, sobrevivió un 20.7 % ( $\pm 3.6$ ), un 9.5 % ( $\pm 2.2$ ) y un 7.7 % ( $\pm 3.5$ ) de los algarrobos, respectivamente (Fig.3a).

Tanto la remoción de biomasa leñosa como la siembra de una especie forrajera afectaron el crecimiento de los individuos (Remoción de biomasa leñosa:  $z = 26.5$ ,  $p = 0.030$ ; Pastura:  $z = -19.7$ ,  $p = 0.035$ ). El mayor crecimiento se registró en el claro artificial sin buffel grass, mientras que el menor crecimiento se registró en el desarbustado con buffel grass y en el control (Fig. 3b). La altura media de los individuos de algarrobo, al final del seguimiento, fue 159.2 cm ( $\pm 33.5$ ) y 214.5 cm ( $\pm 66.5$ ) en el claro artificial con y sin buffel grass, respectivamente. En cambio, en las parcelas desarbustadas con y sin buffel grass la altura media de los individuos de algarrobo fue 59.6 cm ( $\pm 20.9$ ) y 117.3 cm ( $\pm 29.1$ ), respectivamente; mientras que la altura media de los individuos en el control fue de 75 cm ( $\pm 2.0$ ). Los individuos en el claro artificial crecieron como mínimo 1.4 veces más que los individuos en el resto de las parcelas.



**Figura 2.** Densidad de plántulas de algarrobo en parcelas donde se simularon diferentes prácticas de uso: Desarbustado (DS) y Claro artificial (CA), ambos con y sin siembra de buffel grass (CB y SB, respectivamente); y una parcela control (Monte). Las letras minúsculas indican diferencias significativas entre tratamientos ( $p = 0.005$ ).



En términos generales, la sobrevivencia disminuyó significativamente con el tiempo (Fig. 3a), y de hecho, varió de forma no lineal con el tiempo, lo que permitió detectar puntos de quiebre (i.e., cambios en la pendiente de la recta). La siembra de una especie forrajera prolongó la duración de la etapa de mayor mortalidad de los renovales tanto en las parcelas desarbustadas como en claro artificial. Específicamente, la etapa de mayor mortalidad de los individuos de algarrobo duró aproximadamente 3 años más en las parcelas con buffel grass que en las parcelas sin buffel grass (Tabla 1, Fig. 3a). Asimismo, la duración de la etapa de mayor mortalidad de los individuos de la parcela control fue similar a la registrada en las parcela con buffel grass. Sin embargo, la altura estimada para los individuos a esas edades fue similar: 36.6 ( $\pm$  6.5) cm, 38.7 cm ( $\pm$  7.9) y 39.6 cm ( $\pm$  5.7) para los individuos en las parcelas control, con y sin buffel grass, respectivamente (Fig. 3a, b).

**Tabla 1.** Punto de quiebre ( $\pm$  ES), coeficiente de determinación ajustado ( $r^2$ ) y  $p$ -valor de las regresiones segmentadas ajustadas para cada combinación de tratamientos. Además se muestra la altura estimada a la edad determinada por el punto de quiebre. La altura se estimó mediante el ajuste de regresiones de altura media en función del tiempo.

Remoción biomasa leñosa	Forrajera	Punto de quiebre (años $\pm$ ES)	$r^2$	$p$	Altura estimada (cm)
Claro artificial	Con buffel grass	4.05 $\pm$ 2.17	0.53	0.0005	33.85
Claro artificial	Sin buffel grass	1.57 $\pm$ 0.77	0.58	0.0002	45.32
Desarbustado	Con buffel grass	3.47 $\pm$ 0.94	0.42	0.0050	42.71
Desarbustado	Sin buffel grass	1.09 $\pm$ 0.85	0.67	<0.0001	31.59
Control	Sin buffel grass	2.93 $\pm$ 0.97	0.46	0.0023	36.67

## DISCUSIÓN

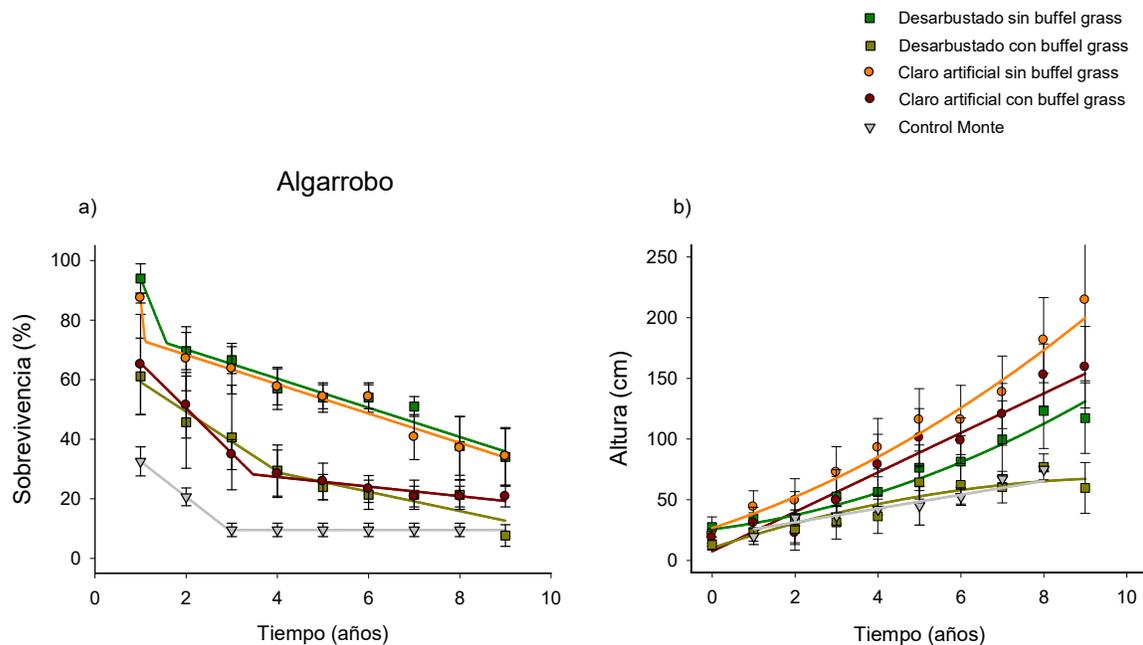
Las distintas prácticas de uso ganadero afectaron la densidad de plántulas de algarrobo así como también su sobrevivencia y crecimiento. Los resultados sugieren que distintos factores modularían la sobrevivencia y el crecimiento de los renovales. La siembra de una especie forrajera de alto rendimiento disminuyó significativamente la sobrevivencia de plántulas (Fig. 3a), mientras que la remoción de la biomasa leñosa promovió el crecimiento de los renovales.



La detección de puntos de quiebre en la curva de sobrevivencia en función del tiempo, permitió determinar la duración de la etapa de establecimiento<sup>24</sup> para nuestro sistema de estudio. En este sentido, encontramos que la duración de la etapa de establecimiento varió según la práctica de uso ganadero (Fig. 3a). Sin embargo, la altura a la cual los individuos pueden considerarse establecidos fue relativamente similar. En términos generales, la tasa de sobrevivencia fue muy baja en individuos menores a 45 cm, mientras que a partir de los 45 cm de altura, se registró una etapa con mayor tasa de sobrevivencia. Esto sugiere que la altura podría utilizarse para diferenciar los individuos establecidos de los individuos aún no establecidos, que a su vez, puede asociarse con diferentes aspectos de la resiliencia del sistema en estudio.

### **Efecto de distintas prácticas de uso ganadero sobre la densidad de plántulas:**

Las distintas prácticas de uso ganadero afectaron la densidad de plántulas de algarrobo. Los menores valores de densidad se registraron en el control (Fig. 2). Los resultados sugieren que la remoción de biomasa leñosa habría promovido la emergencia de plántulas de algarrobo. Esto podría deberse a que el algarrobo es una especie heliófila, y por ende, la remoción de los estratos arbóreo y/o arbustivo, al aumentar la disponibilidad de radiación, incrementaron la emergencia de plántulas de algarrobo.



**Figura 3.** Porcentaje de sobrevivencia en función del tiempo (a) y altura promedio de los individuos en función del tiempo (b) para individuos de algarrobo marcados y monitoreados en parcelas sometidas a diferentes tratamientos.

<sup>24</sup> Etapa que comienza con el desarrollo de las hojas verdaderas y finaliza cuando la curva de supervivencia tiende a estabilizarse (Sagar y Mortimer 1976).



### ***Efecto de distintas prácticas de uso ganadero sobre la sobrevivencia de individuos***

La siembra de una especie forrajera exótica afectó la sobrevivencia de los individuos de algarrobo, mediante dos mecanismos: disminuyendo la sobrevivencia final y prolongando la etapa de establecimiento (Fig. 3a). La sobrevivencia final fue, en promedio, 20 % menor en las parcelas con buffel que en aquellas sin buffel, y la etapa de establecimiento duró aproximadamente 3 años más en las parcelas con buffel que en aquellas sin buffel. Posiblemente, la adición de esa especie forrajera disminuyó la sobrevivencia de los renovales, debido a competencia por recursos como el agua, la radiación y el espacio físico. Estos resultados coinciden con otros estudios que registraron que la presencia de gramíneas de alta productividad influyó negativamente en la sobrevivencia y el crecimiento inicial de los renovales de algarrobo (Barchuk 1998; Carranza y Ledesma 2009). Esto podría deberse a que las gramíneas poseen un sistema radicular muy profuso y superficial (denominado raíces en cabellera), que les permite captar el agua de los estratos superficiales del suelo, que también son ocupados por las raíces de plántulas y renovales de especies arbóreas. Por otro lado, en comparación con la parcela control, la sobrevivencia de individuos de algarrobo fue aproximadamente un 30 % mayor en las parcelas en las que se removió biomasa leñosa (Fig. 2a), sugiriendo que la liberación de espacio físico y la mayor incidencia de radiación promoverían la sobrevivencia de individuos de algarrobo (Carranza y Ledesma 2009). Además, en los tratamientos desarbustado y claro artificial sin buffel grass se desarrollaron especies herbáceas nativas, lo que sugiere que el desarrollo de estas especies no estaría afectando la sobrevivencia de los individuos de algarrobo.

### ***Efecto de distintas prácticas de uso ganadero sobre el crecimiento de individuos***

La liberación de espacio causada por la remoción de biomasa leñosa y por la ausencia de la especie forrajera promovió el crecimiento de los individuos de algarrobo (Fig. 3b). Posiblemente, la liberación de espacio, aumentó los niveles de radiación en el sotobosque, lo que a su vez incrementó la tasa de crecimiento de los renovales de esta especie heliófila y pionera (Carranza y Ledesma 2009). En dicho sentido, sería importante evaluar como es el patrón de respuesta de la sobrevivencia de renovales a diferentes tamaños de claros, con el objetivo de establecer indicadores de tamaño mínimo y máximo de claros que promuevan el establecimiento de renovales.

### ***La altura como indicador de distintos aspectos de la resiliencia***

La duración de la etapa de establecimiento de los renovales varió en función de las prácticas de uso ganadero (Fig. 3a). Sin embargo, la altura a la que los individuos podrían considerarse establecidos fue relativamente similar (Tabla 1). Específicamente, la altura estimada para los individuos a las edades en las que se registraron los puntos de quiebre varió entre 31.6 y 45.3 cm. Esto sugiere que los renovales de algarrobo > 45 cm, podrían considerarse establecidos, ya que habrían pasado los filtros ambientales relacionados con la dispersión y predación de semillas, germinación, emergencia y pisoteo, entre otros. Por lo tanto, en el sistema de estudio, la altura de los individuos podría utilizarse para diferenciar entre renovales establecidos y no establecidos.

El análisis de la duración de la etapa de establecimiento permite hacer algunas inferencias sobre distintos aspectos de la resiliencia de los ecosistemas boscosos que podrían ser afectados por determinadas prácticas de uso. Esto tiene implicancias importantes desde el punto de vista del



manejo, ya que permite diferenciar individuos que han sobrepasado distintos filtros selectivos. Dependiendo de los procesos que hayan sido alterados por las prácticas de uso, se pueden identificar 3 tipos de barreras o filtros que impiden (o retardan significativamente) la regeneración natural de un bosque: (a) Barreras a la dispersión, (b) barreras al establecimiento y (c) barreras a la persistencia (Vargas 2008). Entonces, en base a nuestros resultados, y a la clasificación de barreras propuesta por Vargas (2008), podríamos diferenciar 3 clases de regeneración en base su potencialidad de brindar información sobre distintos aspectos de la resiliencia:

Clase I: plántulas (individuos con cotiledones o cicatrices cotiledonares). La ausencia o escasez de individuos de esta clase indica la ocurrencia de problemas o barreras a la emergencia o anteriores a la misma, como por ejemplo, pérdida de fertilidad por asignación diferencial de recursos, fallas en el proceso de polinización, predación de frutos y semillas pre- y post-dispersión, ausencia de individuos semilleros, ausencia de micrositios seguros para la germinación, ataque de patógenos, pisoteo y herbivoría, entre otros (Jordano et al. 2004, López et al. 2011).

Clase II: individuos con hojas verdaderas desarrolladas < 45 cm de altura (i.e., no establecidos). La ausencia o escasez de individuos < 45 cm indica la ocurrencia de problemas o barreras durante la etapa de establecimiento, como por ejemplo competencia con el estrato herbáceo por recursos limitantes (espacio, radiación, agua, nutrientes), herbivoría o pisoteo, entre otros.

Clase III: individuos > 45 cm de altura (i.e., establecidos). La ausencia o escasez de individuos de esta clase indica la ocurrencia de problemas o barreras post- establecimiento, es decir, a la persistencia, como por ejemplo competencia con el estrato arbustivo por recursos limitantes (espacio, radiación, agua, nutrientes), herbivoría, entre otros.

### CONCLUSIÓN

Las prácticas usuales para aumentar la producción ganadera en el bosque chaqueño, como el raleo de especies leñosas y la siembra de gramíneas forrajeras de alta producción, tuvieron incidencia directa sobre la regeneración de algarrobo. Específicamente, la siembra de una especie forrajera disminuyó la sobrevivencia de los renovales. Además, la competencia entre renovales de algarrobo y las matas de buffel grass prolongó la duración de la etapa de establecimiento de los renovales. Sin embargo, la altura de los renovales de algarrobo a la cual pueden considerarse establecidos, fue similar en todos los tratamientos de apertura de dosel y siembra de buffel grass. Es decir, la tasa de mortandad dependió del tamaño de los renovales, independientemente del tiempo que les llevó alcanzar esa altura en los distintos tratamientos.

Diferenciar la regeneración temprana en tres clases, tiene la potencialidad de indicar qué factores o procesos estarían afectando la resiliencia del sistema en estudio; así como también prever en qué escala temporal pueden ocurrir estos cambios de persistir las condiciones que los originaron. Por ejemplo, si se detecta ausencia de plántulas, las consecuencias de dicha ausencia a nivel de estructura de la comunidad se producirán en el largo plazo, mientras que si se detecta ausencia de individuos > 45 cm, las consecuencias se producirán en el corto o mediano plazo, dependiendo de la tasa de crecimiento de los individuos. Si bien los datos presentados en este trabajo, son producto de un estudio de caso, la serie temporal presentada permite hacer una primera aproximación al estudio de la dinámica de regeneración de *P. flexuosa* en bosques bajo uso ganadero.



### Agradecimientos

Sin la ayuda de nuestros compañeros de trabajo, María Verónica Olmedo y Juan Argüello el ensayo no hubiera sido posible. Este trabajo fue financiado por PNFOR-1104082 y PNFOR-1104083.

### Bibliografía

- Bates, D., Maechler, M., Bolker, B., Walker, S. 2015. Fitting linear mixed-effects models using lme4. *J. Stat. Soft.* 67, 1-48.
- Belsky, J., Blumenthal, D. M., 1997. Effects of livestock grazing and stand dynamics and soils in upland forests of the interior West. *Conservation Biology* 11, 315-327.
- Bertilde, E. R., 2004. Flora y vegetación de la Reserva de Biosfera de Ñacuñán después de 25 años de clausura. Tesis Doctoral. Universidad Nacional de Cuyo, Mendoza, 148 p.
- Cabido, M., González, C., Acosta, A., Díaz, S., 1993. Vegetation changes along a precipitation gradient in Central Argentina. *Vegetatio* 109, 5-14.
- Capitanelli, R., 1979. Clima. En: Vazquez, J., Miatello, R., Roqué, M., (eds) *Geografía Física de la Provincia de Córdoba* Ed. Boldt, Buenos Aires, pp. 45-138.
- Carranza C. A. y Ledesma. M. Buenos Aires Argentina 2009 El Bases para el manejo de sistemas silvopastoriles. XIII Congreso Forestal Mundial, Bs. As. de la Provincia de Córdoba. "Capacidad de Uso". Agencia Córdoba Ambiente Sociedad del Estado. Córdoba. De la Provincia de Córdoba. De. Bolt. Buenos Aires Pp 45-138.
- 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.
- Crawley, M. J., 2007. *The R book*. Wiley. 942pp.
- Danell, K., Bergström, R., Edenius, L., Ericsson, G., 2003. Ungulates as drivers of tree population dynamics at module and genet levels. *Forest Ecology and Management* 181, 67-76.
- Ellison, A. M., Bank, M. S., Clinton, B. D., Colburn, E. A., Elliot, K., Ford, C. R., Foster, D. R., Kloeppel, B. D., Knoepp, J. D., Lovett, G. M., Mohan, J., Orwig, D. A., Rodenhouse, N. L., Sobczak, W. V., Stinson, K. A., Stone, J. K., Swan, C. M., Thompson, J., Von Holle, W., Webster, J. R., 2005. Loss of foundation species: consequences for the structure and dynamics of forested ecosystems. *Frontiers in Ecology and the Environment* 3, 479-486.
- Ficetola, F.G., Denoël, M., 2009. Ecological thresholds: an assessment of methods to identify abrupt changes in species-habitat relationships. *Ecography* 32, 1075-1084.
- Font Quer, P. (1985). *Diccionario de botánica* (No. 580/F685).
- Jeremy, R.S. 1996. Regeneration of monsoon rain forest in northern Australia: the sapling bank. *Journal of Vegetation Science*, 7: 889-900.
- Jordano Barbudo, P. D., Pulido, F., Arroyo Marín, J., García Castaño, J. L., García Fayos, P., 2008. Procesos de limitación demográfica. *Ecología del bosque mediterráneo en un mundo cambiante*, 231-250.
- Kandziora, M., Burkhard, B., Müller, F., 2013. Interactions of ecosystem properties, ecosystem integrity and ecosystem service indicators - A theoretical matrix exercise. *Ecological Indicators* 28, 54-78.
- Karlin U.O., Coirini R.O., Pietrarelli L. y Perpiñal E. (1992) Caracterización del Chaco Árido y propuesta de recuperación del recurso forestal. In: Karlin, U.O., Coirini, R.O. (Eds.), *Sistemas agroforestales para pequeños productores de zonas áridas*, Proyecto GTZ. Facultad de Ciencias Agrarias, Universidad Nacional de Córdoba, pp 7-12.
- López, D. R., Cavallero, L., Brizuela, M. A., Aguiar, M. R., 2011. Ecosystemic structural-functional approach of the state and transition model. *Applied Vegetation Science* 14, 6-16.
- McNaughton, S. J., Sabuni, G. A., 1988. Large African mammals as regulators of vegetation structure. En: Werger, M. J. A., van der Aart, P. J. M., During, H. J., Verhoeven, J. T. A. (Eds.), *Plant Form and Vegetation Structure*. Academic Publishing, The Hague, pp. 339-354.
- Motta, R., 2003. Ungulate impact on rowan (*Sorbus aucuparia* L.) and Norway spruce (*Picea abies* L. Karst.) height structure in mountain forest in the eastern Italian Alps. *Forest Ecology and Management* 181, 139-150.
- Niklas, K. J., 1994. *Plant allometry: the scaling of form and process*. University of Chicago Press.



- Peri, P. L., López, D. R., Rusch, V., Rusch, G., Rosas, Y. M., Martínez Pastur, G., 2017. State and transition model approach in native forests of Southern Patagonia (Argentina): linking ecosystem services, thresholds and resilience. *International Journal of Biodiversity Science, Ecosystem Services & Management* 13, 105-118.
- Renison, D., Cingolani, A. M., Suarez, R., Menoyo, E., Courtsiers, C., Sobral, A., Hensen, I., 2005. The restoration of degraded mountain woodlands: effects of seed provenance and microsite characteristics on *Polylepis australis* seedling survival and growth in Central Argentina. *Restoration Ecology* 13, 120–137.
- R Development Core Team, 2012. R: A language and environment for statistical computing. Version 2.15.1. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.
- Rey, P.J., Alcántara, J. M., 2000. Recruitment dynamics of a fleshy-fruited plant (*Olea europaea*): connecting patterns of seed dispersal to seedling establishment. *Journal of Ecology* 88, 622-633.
- Sagar, G., Mortimer, A. 1976. An approach to the study of the population dynamics of plants with special reference to weeds. In: Coaker ed. *Applied Biology*. Academic Press. pp. 1-47.
- Scheffer, M., Carpenter, S. R., Foley, J. A., Folke, C., Walker, B., 2001. Catastrophic shifts in ecosystems. *Nature* 413, 591–596.
- Teich, I., Cingolani, A. M., Renison, D., Hensen, I., Giorgis, M. A., 2005. Do domestic herbivores retard *Polylepis australis* Bitt. woodland recovery in the mountains of Córdoba, Argentina? *Forest Ecology and Management* 219, 229-241.
- Wang, B.C., T.B. Smith. 2002. Closing the seed dispersal loop. *Trends in Ecology and Evolution* 17: 379-385.
- Zuur, A. F., Ieno, E. N., Walker, N. J., Saveliev, A. A., Smith, G. M., 2009. *Mixed Effects Models and Extensions in Ecology with R*. Springer.