

UNIVERSIDAD COMPLUTENSE DE MADRID
FACULTAD DE CIENCIAS BIOLÓGICAS
Departamento de Ecología



**BASES ECOLÓGICAS PARA IMPLEMENTAR UN SISTEMA
DE USO SILVOPASTORAL EN LA REGIÓN PATAGÓNICA
DE AYSÉN, CHILE**

**MEMORIA PARA OPTAR AL GRADO DE DOCTOR
PRESENTADA POR**

Laura Sánchez Jardón

Bajo la dirección de los doctores

José Manuel de Miguel Garcinuño
Alejandro del Pozo Lira

Madrid, 2013

UNIVERSIDAD COMPLUTENSE DE MADRID

**Facultad de Biología
Departamento de Ecología**



**BASES ECOLÓGICAS PARA IMPLEMENTAR UN SISTEMA DE
USO SILVOPASTORAL EN LA REGIÓN PATAGÓNICA DE AYSÉN,
CHILE**

TESIS DOCTORAL

**Laura Sánchez Jardón
Madrid, 2012**

UNIVERSIDAD COMPLUTENSE DE MADRID

Facultad de Biología
Departamento de Ecología



BASES ECOLÓGICAS PARA IMPLEMENTAR UN SISTEMA DE USO
SILVOPASTORAL EN LA REGIÓN PATAGÓNICA DE AYSÉN,
CHILE

TESIS DOCTORAL

Laura Sánchez Jardón
Madrid, 2012

UNIVERSIDAD COMPLUTENSE DE MADRID

Facultad de Biología
Departamento de Ecología



BASES ECOLÓGICAS PARA IMPLEMENTAR UN SISTEMA DE USO
SILVOPASTORAL EN LA REGIÓN PATAGÓNICA DE AYSÉN,
CHILE

Memoria para optar al título de Doctor en Ciencias Biológicas presentada por

Laura Sánchez Jardón

Directores: José Manuel de Miguel Garcinuño y Alejandro del Pozo Lira

Madrid, 2012

Fdo. Laura Sánchez Jardón

VºBº. Prof. José Manuel de Miguel Garcinuño

VºBº. Prof. Alejandro del Pozo Lira

*A Carmen Badía,
que se habría ido conmigo al fin del mundo
(y habría traído a muchos más)*

Agradecimientos

Este trabajo se ha realizado con financiación de la Universidad Complutense de Madrid, mediante una beca-contrato para personal investigador en formación, y de la Fundación Biodiversidad a través del proyecto 'Caracterización ecológica y agronómica de la interacción bosque-pradera, para la elaboración de un modelo sostenible de explotación silvopastoral en la región de Aysén (Chile)'. Este proyecto fue fruto de la colaboración de los investigadores José Manuel de Miguel, Miguel Ángel Casado y Belén Acosta en España, y Alejandro del Pozo y Carlos Ovalle en Chile. Ellos me invitaron a participar en el mismo. Su visión experimentada de los sistemas silvopastorales mediterráneos encontró un nuevo desafío en la Patagonia. Este enfoque sorprendió a los expertos agrónomos y forestales locales, y me proporcionó el entusiasmo para realizar esta tesis.

Aquella invitación y este entusiasmo fueron sólo el principio. Durante el proceso he aprendido de todos y cada uno de los 'ecólogos con fronteras', les estoy enormemente agradecida por la oportunidad brindada y por su apoyo y dedicación. En especial, a mis directores José Manuel de Miguel y Alejandro del Pozo, que han compartido conmigo su conocimiento y su experiencia. Las discusiones han sido interesantes siempre, y los encuentros y desencuentros han resultado fundamentales para la consecución de los objetivos propuestos en este trabajo.

En Chile, los agrónomos Christian Hepp Kuschel y Hernán Felipe Elizalde del centro regional de investigación del Instituto de Investigaciones Agropecuarias en Chile (INIA) *Tamel Aike* también participaron en el proyecto. Ellos me proporcionaron el espacio en el laboratorio, la movilización diaria al centro desde Coyhaique y, desde allí, a la punta del cerro, así como el apoyo logístico y académico necesario para la ejecución de los muestreos y demás tareas de campo. Les estoy muy agradecida por su amable acogida y por hacerme partícipe de la cotidianidad de *Tamel Aike*.

Respecto al apoyo logístico, la participación de Nicolás Romero Sandoval en los muestreos del primer año fue crucial. Su pericia facilitó el establecimiento de las parcelas, los muestreos de suelo, la instalación y supervisión del experimento (fallido) para evaluar el banco de semillas, los muestreos de biomasa de todo el año, la rotación de los animales, y permitió superar con éxito las adversidades del trabajo de campo, siempre con buen humor y sobre todo con un profundo respeto por las condiciones impuestas por la naturaleza, que son difíciles de ignorar en la Patagonia. Sin camioneta, en moto o en caballo, o andando. No me olvidó de las mil horas separando la biomasa, de la abuelita, el perejil, el puma. Lo que aprendí con Nicolás no es parte explícita de esta memoria pero está detrás de cada dato y me ha permitido funcionar en lo sucesivo, y empezar a comprender la realidad de esta región remota.

El resto del personal de *Tamel Aike* también me acompañó y me apoyó en lo posible. En el laboratorio, la valiosa experiencia de Adriana Carvajal, y Osvaldo Teuber, Diego Arribillaga, Daniel Cross y Pablo Alarcón en sus respectivas especialidades. En el campo, la asistencia de Cristian Nesperke durante el segundo año permitió que las dificultades se volvieran a superar, aunque volvimos a lamentar el fallo del invernadero. El apoyo de Felipe Vidal sería la garantía de éxito en adelante, gracias por ayudarme en mil detalles y por la elaboración de los mapas geográficos. Todo mi cariño a Viola, Gastón, Jorge, Cristian Soto, Francisco Echaveguren, Pato Almonacid, Maggi, Luis Avendaño, la señora Margot y su hermana. Otros amigos que me acompañaron fueron la señora Mirna Medina, y los Cárcamo; Cristian, el colega, me demostró que el ingenio hace las manos habilidosas.

En la fase de ejecución del proyecto, ninguno esperábamos que me instalara en Coyhaique durante los dos primeros años. Compartir la vida con los Pantanalli Rozas me proporcionó el calor de una segunda familia, para el resto de mi vida. Lucho y Celia son pioneros, de los que llegaron primero, de los que solamente conocen la Patagonia porque la aman y porque no creen que exista nada mejor. Vivir con ellos me acercó a la historia y problemática ambiental de la Patagonia chilena. Su hija Edita siempre me ayudó, su fuerza y convicción me admiran y se ha convertido en una buena amiga. Mi más sincero agradecimiento por el cariño a todos los hermanos y primos y sus respectivas familias, que me acogieron con agrado y curiosidad en Coyhaique, en Santiago, en La Serena, en Punta Arenas.

La visita a Chile de Juan Antonio Villa Torrecilla y Javier Gutiérrez Illán fue la ocasión perfecta para recorrer la Patagonia. Hicimos cinco mil quinientos kilómetros y llegamos hasta Ushuaia, bajamos por la costa atlántica y volvimos por la ruta 40. Casi todo el camino es de ripio. Dio tiempo a reflexionar sobre el fin del mundo.

En la XXIII edición del curso de metodología de investigación cuantitativa y técnicas estadísticas que realicé en la Escuela Técnica Superior de Ingenieros Industriales de la Universidad Politécnica de Madrid, con el apoyo de mi director José Manuel, aseguré el conocimiento sobre esta herramienta. Los profesores del curso fueron de gran ayuda cuando lo requerí, y tuve el apoyo de mis compañeros, Daniel Alonso, Francisco Muñoz y Alexander Zlotnik.

Las estancias en el centro de investigación a largo plazo LTER-Sevilleta y la Universidad de Nuevo México en Estados Unidos en el verano boreal de 2009, y en la cátedra de Biogeografía de la Universidad Nacional de Córdoba, Argentina, durante el verano austral de 2010, me proporcionaron una perspectiva muy valiosa de mi trabajo. Muchas gracias al profesor Scott Collins que me facilitó todo lo posible la llegada a Nuevo México y la estancia en Sevilleta, a Jennifer Johnson que me acogió en *House 3*, a los internos Ben y Amanda por mantener la mente abierta desde la caravana, a los *REU students* Greg Brittain, Maxine Paul, Matt Spinelli y los demás. En Córdoba, la buena disposición del profesor Marcelo Cabido me permitieron profundizar en el estudio de la caracterización morfo-funcional de las especies, y conocer una de las fuentes de inspiración de los profesores españoles González Bernáldez y Díaz Pineda entre otros. Él me ayudó a reflexionar sobre importantes cuestiones respecto a la tesis. Aprendí mucho en las

conversaciones con Sandra Díaz y sus clases de *Community ecology*, también en aquellas con Ana Cingolani, Natalia Pérez-Harguindeguy y Lucas Enrico, Guillermo Funes, la defensa de tesis de Victoria Vaieretti, y las visitas a la sierra con Paula Tecco. También aprendí de Argentina con Valeria y con Sol por su amabilidad extraordinaria, de filogenia vegetal con la profesora Laura Domínguez y su familia que me dieron alojamiento y compañía, y de la naturaleza con José Toledo y Graciela.

La colaboración con Alex Fajardo y Frida Piper esclareció aspectos elementales e hipótesis fuertes acerca de los bosques patagónicos y en particular sobre las lengas. Su apoyo ha reforzado mi aprendizaje acerca de los ecosistemas patagónicos, y me animó a realizar el curso de los *Alpine Pals* en Coyhaique en enero de 2009, cuando conocí gente e ideas nuevas, todas muy interesantes. En este sentido, también fueron muy útiles las conversaciones en Madrid con Guillermo Gea Izquierdo, y con el profesor Thomas T. Veblen y su equipo cuando les visité en Boulder, Colorado, y durante el viaje a Utah. Gracias a Juan Paritsis, Andrés Holtz, Teresa Chapman y Jeremy Smith por su hospitalidad y por mostrarme sus técnicas y sitios de muestreo. En Chile, conocer el trabajo de los profesores Harald Schmidt y Alfredo Olivares en Magallanes e intercambiar impresiones con ellos ha enriquecido el enfoque y el desarrollo de esta tesis. En Tamei Aike, colaborar en la tesis de Pamela Bachmann fue gratificante y constructivo, gracias por darme la oportunidad.

En Madrid, mientras elaboraba esta memoria en 2011, fui asistente del grupo de investigación de Química Médica dirigido por la profesora M^a Luz López en la Facultad de Químicas de la Universidad Complutense. Trabajar con la profesora López me ha enseñado importantes claves acerca de la gestión en la investigación científica y de la creación del conocimiento, así como de la dimensión social y humana de esta actividad. He adquirido una experiencia muy valiosa para el futuro ejercicio de la investigación científica como profesión, les estoy muy agradecida por la oportunidad y el afectuoso trato recibido.

Los últimos responsables de mi formación doctoral han sido, en primer lugar, el sistema público de educación de nuestro país, confío en que siga siendo de alta calidad y accesible a todos los ciudadanos en el futuro. Posteriormente, en el departamento de Ecología de la Facultad de Biología, el profesor Díaz Pineda despertó mi inquietud por conocer en profundidad la naturaleza que nos rodea y nuestra relación con ella, y me animó a que empezara a colaborar en el departamento cuando regresé de Aarhus, Dinamarca, lo cual ha sido decisivo para llegar a este momento. Los profesores Casado y de Miguel fomentaron en mí el mismo interés durante sus clases, así como el profesor del departamento de Biología Vegetal I Luis Balaguer. También mi sincero agradecimiento a las profesoras Natalia González y M^a Carmen Molina del Área de Biodiversidad y Conservación de la Universidad Rey Juan Carlos que me enseñaron algunas técnicas moleculares y arrancamos con los microorganismos degradadores de PAHs. Gracias al apoyo incondicional y a la agradable compañía de Belén Acosta pude dar continuidad a mi colaboración en el departamento en momentos cruciales. Ella y Cristina Herrero han sido mis predecesoras en el laboratorio 8 y agradezco su apoyo e interés por mi trabajo, así como a Irene

Martín que inicia ahora su camino en la carrera investigadora. Luis Lassaletta y Héctor García Gómez también han sido compañeros de departamento y de inquietudes; juntos montamos el 'Taller de Iniciación a la investigación' y juntos lo llevamos a cabo durante 3 años, ¡los contenidos serán aún más valiosos en el futuro! Gracias a Carmen Bravo del servicio de apoyo estadístico de la universidad por la ayuda en la programación para agrupar datos y calcular la amplitud de nicho para el Capítulo 4, y por ofrecerme tutorizar el aprendizaje de matemáticas de Ramón Laporta, con el que aprendí tanto o más que él. En la facultad, que ha sido mi segunda casa en los últimos años, también me alegra coincidir cada día con personas notables, en Decanato, Secretaría y en la cafetería, y los compañeros de fatigas Javier Barriga, Ana Vázquez y Camila Monasterio, Sandra Magro, Rocio de Torre, Katty Carrillo, Juanma, Adrián Escudero, Agustina Ventre.

Finalmente, mi familia y amigos a quienes agradezco profundamente su confianza, su apoyo y su cariño. El pilar fundamental ha sido Pilar Jardón, mi madre, un ejemplo de calidad humana y de esfuerzo y compromiso en el trabajo. Mi padre Vicente Sánchez Belmonte también me regaló un extraordinario ejemplo y el entusiasmo que me mueve; desde que no está, me acompaña siempre. Esteban Cimas, Vicente, Dora y Marian Jardón, Pepe y Lorenzo Sánchez, Sandra Alcalá, Verónica Lucas y sus respectivas familias, Pilar Badía, Alejandra Maldonado, Teresa Moreno, Javier Barriga, Iciar Gallo, Javier Gutiérrez, Juan Villa, Laura Blázquez, Felipe Vidal, soy muy afortunada por tenerlos tan cerca. A todos ellos y todos los valientes que creyeron en mí, dedico este trabajo, todos sois partícipes de su consecución.



*Toda la naturaleza en un anhelo de servicio.
Sirve la nube, sirve el viento, sirve el surco.
Donde haya un árbol que plantar, plántalo tú;
Donde haya un error que enmendar, enmiéndalo tú;
Donde haya un esfuerzo que todos esquivan, acéptalo tú.
Sé el que aparta la piedra del camino, el odio entre los
corazones y las dificultades del problema.*

*Hay una alegría del ser sano y la del ser justo, pero hay,
sobre todo, la hermosa, la inmensa alegría de servir.
Qué triste sería el mundo si todo estuviera hecho,
Si no hubiera un rosal que plantar, una empresa que emprender.*

*Que no te llamen solamente los trabajos fáciles
¡Es tan bello hacer lo que otros esquivan!
Pero no caigas en el error de que sólo se hace mérito
con los grandes trabajos; hay pequeños servicios:
ordenar una mesa, ordenar unos libros, peinar una niña.*

[...]

El placer de servir

Gabriela Mistral

Contenidos

Resumen	1
1. Introducción general	3
1.1. Enfoque e interés del estudio.....	3
1.2. Problemática ambiental de la Patagonia chilena	4
1.3. Bases ecológicas de los sistemas de uso silvopastoral	8
1.4. Objetivos del estudio	12
1.5. Estructura de la memoria	13
2. Metodología general	15
2.1. Área de estudio	15
2.2. Diseño experimental.....	18
2.2.1. Parcelas en zonas de contacto bosque/pradera.....	18
2.2.2. Parcelas en un gradiente de cobertura arbolada	20
2.2.3. Muestreo de la estructura de la vegetación y de variables físicas.....	21
2.2.4. Muestreo de variables productivas	23
2.2.5. Introducción del hato de ganado.....	25
3. Respuesta productiva de los pastizales a un gradiente de cobertura arbolada	27
3.1. Introducción	27
3.2. Material y métodos	29
3.2.1. Cobertura arbolada y medidas de PAR.....	29
3.2.2. Análisis numéricos	30
3.3. Resultados.....	31
3.3.1. Estacionalidad de la producción de biomasa.....	31
3.3.2. Producción primaria neta y consumo por el ganado	32
3.3.3. Calidad bromatológica de los pastizales	33
3.4. Discusión y conclusiones	34
3.4.1. Variación de la producción primaria neta de los pastizales.....	34
3.4.2. Variación de la calidad bromatológica e implicaciones para la gestión.....	36
4. Heterogeneidad espacio-temporal de la producción herbácea en zonas de contacto bosque/pradera.....	39
4.1. Introducción	39
4.2. Material y métodos	40
4.3. Resultados.....	43
4.3.1. Variación espacial de la PPN	43
4.3.2. Escala de máxima segregación espacial de la PPN	45
4.3.3. Identificación de factores relevantes sobre la PPN.....	48
4.3.4. Respuesta de la PPN en bosques y en praderas	54
4.4. Discusión y conclusiones	55
4.4.1. Heterogeneidad espacial y temporal de la PPN	55
4.4.2. Caracterización ecológica de la PPN en bosques y praderas	56
4.4.3. Influencia de la PAR y de la fertilidad del suelo.....	56
4.4.4. Implicaciones para la gestión ganadera	58

5. Variación de la composición florística de los pastizales en un gradiente de cobertura arbolada	61
5.1. Introducción	61
5.2. Material y métodos	62
5.2.1. Respuesta de las especies herbáceas al gradiente de cobertura arbolada	63
5.2.2. Caracterización del nicho espacial de las especies herbáceas	64
5.2.2. Caracterización de las tendencias principales de variación espacio-temporal	65
5.3. Resultados	66
5.3.1. Descripción general de la vegetación	66
5.3.2. Respuesta de las especies herbáceas al gradiente de cobertura arbolada	66
5.3.3. Nicho espacial de las especies herbáceas	72
5.3.4. Escala de máxima heterogeneidad espacial	76
5.3.5. Tendencias principales de variación espacio-temporal de la composición florística.....	76
5.4. Discusión y conclusiones	82
5.4.1. Caracterización ecológica de las especies herbáceas	82
5.4.2. Variación florística y diversidad biológica de los pastizales	83
5.4.3. Relación de la variabilidad florística y las variables productivas de los pastizales	85
5.4.4. Variabilidad florística interanual	86
5.4.5. Implicaciones para la gestión ganadera	86
6. Variación espacio-temporal de la estructura de los pastizales en zonas de contacto entre bosque/pradera	89
6.1. Introducción	89
6.2. Material y métodos	91
6.2.1. Variación espacio-temporal de la composición florística de los pastizales	92
6.3. Resultados	92
6.3.1. Descripción general de la vegetación y del ambiente físico de bosques y praderas	92
6.3.2. Tendencias principales de variación espacio-temporal de la composición florística.....	96
6.4. Discusión y conclusiones	105
6.4.1. Factores estructurales: Cobertura arbórea y arbustiva	105
6.4.2. Factores dinámicos/funcionales: Capacidad productiva de los bosques y comportamiento animal	111
6.4.3. Implicaciones para la gestión ganadera	112
7. Respuesta de los pastizales al abandono ganadero reciente	115
7.1. Introducción	115
7.2. Material y métodos	118
7.2.1. Enfoque metodológico utilizado	120
7.3. Resultados	123
7.3.1. Respuesta de la composición florística de los pastizales.....	123
7.3.2. Respuesta de la riqueza de especies	126
7.3.3. Respuesta de características morfo-funcionales	129
7.4. Discusión y conclusiones	132
7.4.1. Caracterización ecológica de la variación florística.....	132
7.4.2. Respuesta de las especies nativas y no nativas al abandono ganadero reciente	134
7.4.3. Caracterización de la respuesta morfo-funcional de los pastizales al abandono ganadero	134
8. Conclusiones generales	137
9. Referencias	139
Apéndice	163

Resumen

El trabajo pretende con un enfoque ecológico identificar bases científicas suficientes para la implementación de un sistema de uso silvopastoral en la región patagónica de Aysén, Chile. Este tipo de sistema se plantea como una alternativa al modelo actual de gestión del territorio que contempla el uso ganadero y el forestal de forma independiente, tanto en sus objetivos como en las zonas de actuación. El estudio parte de la hipótesis de que cierta cobertura de árboles mejora la producción ganadera y el mantenimiento de valores naturalísticos en la región respecto a las amplias zonas de praderas desprovistas de árboles.

Para ello se analiza la respuesta de los pastizales al arbolado en dos escenarios experimentales complementarios: un gradiente de cobertura arbolada, desde bosque denso a pradera abierta, y en cuatro zonas de contacto espacial –fronteras ecológicas– entre bosque denso y pradera sin arbolado.

Los resultados muestran que cierta cobertura de arbolado tiene efectos favorables para los pastizales, desde el punto de vista agronómico (productividad primaria neta y calidad bromatológica) y ecológico (diversidad biológica total y de especies nativas). Un paisaje silvopastoral donde coexistan praderas abiertas y zonas de arbolado cuya configuración permita el paso de la luz a su interior (entre un 50-70% de PAR) maximiza la producción y mantiene niveles aceptables de calidad de los pastizales, a la vez que permite la persistencia de algunas especies herbáceas nativas asociadas al bosque original. El estudio caracteriza también la respuesta de la estructura de los pastizales al abandono ganadero reciente.

Palabras clave: abandono ganadero; composición florística de los pastizales; dinámica sucesional; diversidad biológica; efecto del arbolado; estructura de pastizales; gestión ganadera; producción de pastizales; *Nothofagus pumilio*; Patagonia chilena; sistemas agroforestales.

1. Introducción general

1.1. Enfoque e interés del estudio

La deforestación para la expansión de terrenos agrícolas y ganaderos constituye una forma habitual de transformación antrópica del territorio, que ha ocurrido en todo el mundo en diferentes lugares y momentos de la historia, y ha dado lugar a muchos de los paisajes que observamos actualmente. Esta transformación ha supuesto una notable modificación de los ecosistemas originales, generando otros nuevos con diferentes características ecológicas y diferente potencial de producción de recursos, susceptibles de ser utilizados por el hombre (Odum 1969, Vitousek et al. 1997, Foley et al. 2005, Lindenmayer y Fischer 2006, Rockström et al. 2009, García-Ruiz y Lana-Renault 2011). Según Huston (2005) la deforestación representa la primera fase de un proceso complejo de desarrollo económico con importantes consecuencias socioeconómicas y de conservación del patrimonio natural. En la Patagonia chilena esta transformación ha sido relativamente reciente, y estas consecuencias apenas han sido examinadas.

La región de Aysén, en la Patagonia norte de Chile, representa una historia reciente de colonización (ILPES 2002, Ortega y Brüning 2004), que ha transformado grandes extensiones de bosques caducifolios de lenga (*Nothofagus pumilio* [Poepp. & Endl.] Krasser) y ñire (*N. antarctica* [Forster] Oerst.) en explotaciones ganaderas y fragmentos dispersos de estos bosques nativos (Veblen et al. 1996). Actualmente existen en la región dos sistemas de uso de los recursos naturales, el ganadero y el forestal, cuya gestión se ha desarrollado de manera independiente. La ganadería ha promovido la expansión de praderas mejoradas en detrimento de los bosques, obviando el papel del árbol como recurso potencialmente utilizable. El uso forestal, más reciente, se ha centrado en recursos exclusivamente forestales en los que la ganadería apenas ha tenido cabida. Esta gestión maniquea de bosques y praderas ha tenido en la región importantes consecuencias ambientales, como una intensa erosión del suelo y la pérdida de especies nativas asociadas a los ecosistemas originales. En la filosofía de este trabajo se encuentra la idea de implementar por primera vez en la región un sistema integrado de gestión silvopastoral que aproveche las sinergias resultantes de las interacciones entre bosques y praderas. El desarrollo de este estudio pretende, con una óptica ecológica, identificar bases científicas para lograr este objetivo en los valles ganaderos de la región de Aysén.

La propuesta de implementación de un sistema silvopastoral parte de la evidencia de los problemas generados por la actual gestión maniquea que tiene el territorio y de la experiencia acumulada por los directores de la memoria en este tipo de sistemas de uso (Casado 1985, de Miguel et al. 1988, Montalvo 1988, de Miguel 1989, 1999, de Miguel y Gómez Sal 1992, Ramirez-Sanz et al. 2000, de Miguel 2002, de Miguel et al. 2005, del Pozo et al. 2006, 2008, Ovalle et al. 2006, de Miguel et al. 2010).

1.2. Problemática ambiental de la Patagonia chilena

En la Patagonia chilena existe una segregación histórica en los enfoques de gestión de los recursos agropecuarios y de naturaleza forestal, con una expresión espacial evidente. El enfoque agronómico propuesto por el Instituto Nacional de Investigaciones Agropecuarias (INIA) ha propiciado un generoso desarrollo tecnológico especialmente dirigido a la promoción y mejoramiento de praderas mediante el drenaje, introducción de especies, la fertilización, los ensilajes y otras tecnologías de intensificación (Hepp et al. 1988, Elizalde 2002). La actividad agropecuaria en la región de Aysén ha sido la principal actividad económica desde la colonización. En concreto, la ganadería ha constituido la principal actividad económica (Hepp et al. 1988), aunque esta tendencia se ha visto superada en los últimos años por el desarrollo de la acuicultura (Alvear 2003, GORE 2009). Además, la ganadería ovina y bovina constituye la base de arraigadas tradiciones en la población local desde el inicio de la colonización a principios del siglo XX (Ortega y Brüning 2004). Aunque estas praderas ganaderas ocupan actualmente las zonas originalmente cubiertas de bosques apenas mantienen, salvo excepciones, remanentes de estos bosques y son muy escasos los árboles aislados. Por otro lado, el enfoque forestal desarrollado principalmente por la actual Corporación Nacional Forestal (CONAF) y por el Instituto Forestal (INFOR), ha contribuido a la conservación del bosque nativo mediante la colaboración con el Sistema Nacional de Áreas Silvestres Protegidas (SNASPE) y, simultáneamente, a la proliferación de plantaciones en zonas deforestadas con especies de coníferas exóticas (Conget y Ávila 2010). La gestión agropecuaria y forestal apenas han interactuado en sus objetivos y mucho menos en las áreas donde son desarrolladas.

Ambos enfoques, han centrado su atención en ambientes diferentes, lo que ha favorecido una visión maniquea de la gestión del territorio, sin que hasta el inicio de este estudio se haya contemplado la posibilidad de desarrollar un sistema de uso integrado – como por ejemplo el silvopastoral– que explote las sinergias y propiedades demostradas en la interacción de este tipo de sistemas (Young 1989, Etienne 1996, Altieri 2002, Mosquera-Losada et al. 2005, Rigueiro-Rodríguez et al. 2008).

La marcada segregación e independencia de los enfoques mencionados tiene su origen en la peculiar historia ambiental de la región. Hasta hace menos de un siglo, la Patagonia chilena estaba cubierta por densos bosques templados dominados por especies del género *Nothofagus*, la lenga y el ñire, coigüe (*N. dombeyi* [Mirb.] Oerst.) y coigüe de Magallanes (*N. betuloides* [Mirb.] Oerst.), y por cupresáceas autóctonas como el alerce (*Fitzroya cupressoides* [Molina] I.M. Johnst.) y el ciprés de las Guaitecas (*Pilgerodendron uviferum* [D.Don] Florin) (Donoso 1993, Gajardo 1994, Armesto et al. 1996, Luebert y Plischoff 2006). Los grupos humanos que habitaban en estas tierras eran cazadores y recolectores (los Aonikenk, Tehuelches o Patagones) o pescadores (los Chonos y los Kawashkar o Alacalufes) (Otero 2006), y tuvieron un impacto moderado en los ecosistemas terrestres y acuáticos por su escasa densidad de población y por sus hábitos nómades (Mena 1991, Reyes et al. 2006). Desde el siglo XVI numerosas expediciones lo atestiguaron (Martinić 2004, Ortega y Brüning 2004). Posteriormente, la colonización y

establecimiento de asentamientos permanentes aumentaron considerablemente la intensidad con la que eran utilizados los recursos naturales locales.

La colonización y el inicio de la explotación intensiva de los recursos naturales datan de una fecha relativamente reciente en la región de Aysén. Los primeros asentamientos permanentes se establecieron a finales del siglo XIX, en respuesta a la creciente demanda de productos forestales y a la ganadería ovina (Otero 2006). La colonización también fue consecuencia del contexto geopolítico del momento, dada la urgencia de los gobiernos chileno y argentino por establecer los límites administrativos entre ambos países (Tratado de límites de 1881). El gobierno chileno favoreció activamente la colonización de su territorio soberano mediante la deforestación, concediendo subvenciones a las compañías ganaderas con la condición de que atrajeran trabajadores chilenos o extranjeros y otorgando la propiedad a los colonos de los terrenos ocupados (Otero 2006). En la región de Aysén, no es hasta principios del siglo XX que comienzan a expresarse los primeros intentos por ocupar el territorio regional (Villagrán et al. 1997). Los primeros colonizadores eran chilenos (repatriados, que habían sido desplazados hacia la Patagonia argentina unos años antes, ya que la ley de colonización de 1874 privilegió la presencia de familias europeas), argentinos (en respuesta a la presión demográfica en su territorio) o europeos (huían de sus países de origen tras la II Guerra Mundial). Estos pioneros encontraron notables adversidades climáticas y geográficas para establecerse en esta región inhóspita y despoblada (Ortega y Brüning 2004, Otero 2006) y deforestaron extensas áreas de bosque mediante grandes incendios, que en ocasiones duraban varios meses (Veblen y Lorenz 1988, Veblen y Markgraf 1988, Markgraf y Anderson 1994, Veblen et al. 1999, Huber y Markgraf 2003, Markgraf et al. 2007, Gowda et al. 2012).

La transformación del paisaje afectó todos los tipos forestales presentes en la región de Aysén: el bosque siempreverde próximo a la costa, el bosque caducifolio y la estepa patagónica. Resultaron especialmente afectados los bosques monoespecíficos de lenga, por su abundancia en las zonas en altitudes medias, coincidiendo con las más favorables para el establecimiento humano (Otero 2006). En la zona intermedia entre el bosque siempreverde y la estepa patagónica, originalmente dominada por los bosques caducifolios de lenga y ñire (Hepp et al. 1988), extensas explotaciones ganaderas y fragmentos dispersos de bosque nativo y plantaciones dan forma a los amplios valles ganaderos que se observan actualmente (Fig. 1).

Aunque existe controversia en el área total deforestada, la pérdida de superficie de bosque original entre 1930 y 1940 se estima en más del 60% de la superficie original (Veblen et al. 1996) y miles de toneladas de carbono fueron devueltas a la atmósfera. Se considera una de

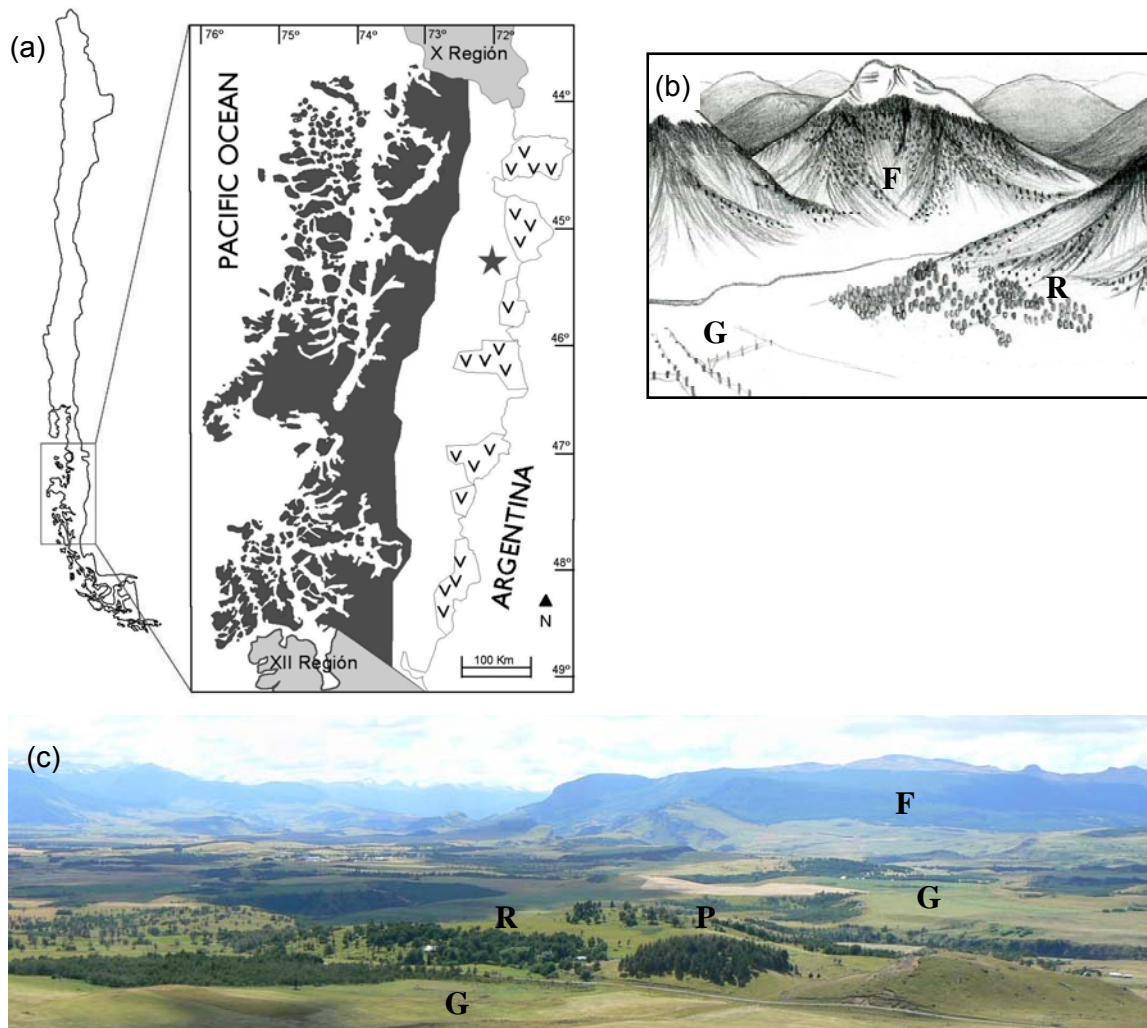


Figura 1. Mapa de situación geográfica de la región de Aysén en Chile (a) mostrando la distribución de la zona intermedia entre los bosques siempreverdes (área sombreada) y la estepa patagónica (v) dominan los bosques de lenga (área no sombreada); la estrella representa la ubicación geográfica de la ciudad de Coyhaique. Representación esquemática (b) y vista panorámica (c) del paisaje en un valle ganadero en la región en la actualidad. Después de los grandes incendios de principios del siglo XX, los bosques nativos se mantienen en las mayores altitudes (F) y las praderas ganaderas en altitudes más bajas (G), donde también se pueden encontrar fragmentos remanentes de bosque nativo (R) y plantaciones de coníferas exóticas (P).

las intervenciones antrópicas más agresivas del mundo (Hoffmann 1998). La deforestación masiva provocó una intensa erosión del suelo, pérdida de sedimentos y una reducción notable de su contenido en materia orgánica, lo cual ha ocasionado importantes cambios en los ciclos de nutrientes edáficos (Alauzis et al. 2004, Quintanilla 2008). La intensa erosión también se ha relacionado con la colmatación de algunos estuarios y fiordos, como por ejemplo el de Puerto Aysén cuyo puerto hubo de ser trasladado 15 km, a Puerto Chacabuco.

Con el objetivo de mitigar la erosión y proteger el suelo se iniciaron planes de reforestación en áreas desprovistas de los bosques originales, alrededor de 1950 (Gascón 2005). En la práctica, la reforestación se ha realizado mediante plantaciones con especies arbóreas exóticas, principalmente coníferas de rápido crecimiento como *Pinus contorta* Douglas ex Loudon, *P. ponderosa* Doug. ex Laws., *P. radiata* D. Don, *P. sylvestris* L., y *Pseudotsuga menziessi* (Mirb.)

Franco. Algunos estudios sugieren que la reforestación ha ido acompañada de la disminución de la superficie de bosque nativo, por un proceso sostenido de sustitución (Ramírez y Reyes 2000, Conget y Ávila 2010).

Desde el punto de vista forestal, el ganado se ha entendido históricamente como un enemigo del bosque nativo por su influencia negativa en la regeneración natural de estos bosques (Pastur et al. 2002, Cavieres y Fajardo 2005, Kitzberger et al. 2005, Vila y Borrelli 2011). En el contexto de una posible implementación de sistemas de uso silvopastoral, esto podría resolverse si se consideraran en el sistema áreas de bosque reservadas para la regeneración natural del mismo, mediante exclusiones temporales que permitan que los árboles jóvenes alcancen una cierta altura y evitar los daños por ramoneo.

En la Patagonia, la percepción de la degradación del capital natural asociada a la implementación de praderas ganaderas y plantaciones forestales a costa de la deforestación del bosque original por los grandes incendios como un fenómeno indeseable se viene dando desde, al menos, la década de 1970 (Hoffmann 1998, Figueroa 2001). Estos problemas se han denunciado recientemente en varios informes (Ramírez y Reyes 2000, Gascón 2005, Conget y Ávila 2010). La necesidad de garantizar la continuidad de los recursos naturales y la conservación de la diversidad biológica, en forma paralela al desarrollo económico, se ha considerado desde hace algún tiempo en Chile y en particular en la Patagonia (Guiñez 1997). Las instituciones públicas han reconocido la importancia de la diversidad biológica para el desarrollo social y económico, tanto a nivel estatal (CONAMA 2003a, 2009) como regional (CONAMA 2003b). La Estrategia Nacional de la Biodiversidad, aprobada en 2003, tiene como objetivo central “*conservar la diversidad biológica del país, promoviendo su gestión sustentable, con el objeto de resguardar su capacidad vital y garantizar el acceso a los beneficios para el bienestar de las generaciones actuales y futuras*” (CONAMA 2009). En particular, la estrategia regional, en relación con “uso sustentable de los recursos naturales en los sectores agrícola, forestal, acuícola, pesquero y turismo”, propone como acciones “*Enfocar sitios fuera y dentro del SNASPE con uso de recursos para propender al uso sustentable*” y “*Promover la agricultura limpia [y el] uso de productos orgánicos*” (CONAMA 2003b).

No obstante, estos objetivos dirigidos a la conservación de los recursos naturales y de la diversidad (el capital natural) aún no están totalmente incorporados en las políticas vigentes de gestión y ordenamiento territorial. Recientemente, los problemas ambientales que denuncia el Gobierno Regional (GORE) en el Plan Aysén 2010-2014 se refieren únicamente a la contaminación atmosférica de la ciudad de Coyhaique (GORE 2010), lo que demuestra cierta falta de sensibilidad política por paliar los problemas ambientales derivados de los recientes cambios de uso del suelo. Por otro lado, el GORE en la actual estrategia de desarrollo de la región de Aysén, reconoce que la actividad agropecuaria y silvícola apenas ha experimentado mejoras tecnológicas en los últimos años; y considera que en los últimos años la región “ha mostrado grandes potencialidades en recursos de agua, forestales, con nichos agrícolas importantes y una ganadería que podría desarrollarse más activamente” (GORE 2009). En este sentido, el GORE

manifiesta especial interés por potenciar la ganadería y en general el sector agropecuario en las acciones de Desarrollo Productivo y Empleo previstas en el Plan Aysén 2010-2014, que se llevarán a cabo mediante: (1) el Programa de Recuperación de Suelos Degradados gestionado por el Instituto Nacional de Desarrollo Agropecuario (INDAP) y el Servicio Agrícola Ganadero (SAG), y (2) la creación del Centro Tecnológico de Investigación, Desarrollo y Extensión Silvoagropecuaria del que será responsable el INIA, el Instituto Forestal (INFOR) y el GORE (GORE 2009). Sin embargo, no se mencionan los sistemas de uso silvopastoral.

1.3. Bases ecológicas de los sistemas de uso silvopastoral

Existe evidencia empírica en diferentes regiones climáticas del mundo de que tanto los objetivos de producción como los de conservación del patrimonio natural se pueden abordar simultáneamente si se mantiene cierta cobertura arbolada en el sistema agropecuario (Tscharrntke et al. 2005, Le Brocque et al. 2009). Los sistemas silvopastorales existentes en varias regiones en el mundo son buen ejemplo de ello.

Los sistemas de uso silvopastoral se definen como sistemas en los que coexisten pastizales, árboles (o arbustos) y ganado en un mismo área (Nair 1993). Estos sistemas se basan en la interacción compleja entre los tres componentes. La heterogeneidad característica de este tipo de sistemas no debe entenderse como la suma de propiedades de cada uno de esos componentes sino como el resultado de flujos entre ellos que generan sinergias o limitaciones para la producción de recursos, como resultado de una optimización histórica de la gestión humana. Son precisamente los flujos de agua, nutrientes, propágulos y organismos vivos los que, a modo de una fisiología del paisaje, conforman la base ecológica de los sistemas silvopastorales y explican la complejidad de su implementación. Esta concepción considera que, además de proporcionar un beneficio económico (en este caso, la producción ganadera y forestal), el sistema silvopastoral mantiene las funciones ecológicas que permiten la provisión de los servicios ecológicos asociados.

Los sistemas silvopastorales constituyen prácticas ancestrales en muchos ecosistemas del mundo. En la cuenca del Mediterráneo estos agroecosistemas existen desde hace más de 5.000 años (Di Castri et al. 1981) si bien los presentes actualmente contienen características muy diferentes a los más primitivos. En la Península Ibérica forman parte de explotaciones extensivas que varios autores han destacado como ejemplos de gestión sensata de los recursos naturales. Es por ejemplo el caso de las explotaciones de *dehesas* en España y de los *montados* en Portugal, muy estudiadas desde diferentes disciplinas (Marañón 1988, de Miguel y Gómez-Sal 1992, Pineda y Montalvo 1995, Etienne 1996, Schnabel y Ferreira 2004, Mosquera-Losada et al. 2005, Rigueiro-Rodríguez et al. 2008, Jose 2009, Pinto-Correia et al. 2011). Es conocida su eficiencia en el uso de la energía y los nutrientes (Escudero et al. 1985, Gómez Gutiérrez 1992, San Miguel 1994, Pineda y Montalvo 1995, Joffre et al. 1999, de Miguel 1999, Olea et al. 2006, Moreno y Pulido 2008, Gaspar et al. 2009) y su independencia de fuentes externas de energía

(Campos Palacín 1984) ya que el reciclado de nutrientes se produce de forma constante y casi automática, con escasos esfuerzos por parte del hombre (de Miguel 2002). Además, estos sistemas de uso mantienen altos valores de diversidad biológica (Pineda et al. 2002, Olea y San Miguel-Ayanz 2006) y se considera uno de los puntos calientes de diversidad biológica del mundo (Myers et al. 2000).

En otras regiones de clima mediterráneo se ha aplicado un modelo de sistema silvopastoral similar, basándose en la coincidencia de los factores físicos limitantes del crecimiento de las herbáceas (Di Castri 1981), a fin de mejorar el rendimiento económico de estos pastizales con vocación ganadera, así como su valor naturalístico. Ejemplos bien conocidos y estudiados de estos sistemas existen en la región central de Chile (*espinales*; Ovalle et al. 1990, Aronson et al. 2002, Muñoz et al. 2006, Ovalle et al. 2006), California (McNaughton 1968, Roche et al. 2012) y Australia (Dorrough et al. 2006, Barnes et al. 2009, Le Brocque et al. 2009). Las sabanas naturales como ecosistemas donde coexiste la vegetación herbácea y la arbustiva y los grandes herbívoros también se han estudiado, en África (McNaughton 1979, Knoop y Waker 1985, Belsky et al. 1989, Mordélet y Menaut 1995, Ong y Leakey 1999, Ludwig et al. 2004, 2008, Sankaran et al. 2005, Treydte et al. 2007, Asner et al. 2009) y en Norteamérica (McNaughton 1968, Belsky y Canham 1994, McPherson 1997, Jose et al. 2004). En estas regiones y en otras más templadas también existen sistemas de uso ganadero que incorporan el arbolado (Cooper et al. 1996, Feldhake 2001, Alavalapati et al. 2004, Mosquera-Losada et al. 2006, Guevara-Escobar et al. 2007, Benavides et al. 2009), con importantes beneficios para las características productivas de las comunidades herbáceas, la diversidad biológica y la provisión de servicios ambientales (Young 1989, Sanchez 1995, Etienne 1996, Altieri 1999, 2002, Jose et al. 2004, Palma et al. 2007, Benavides et al. 2009, Jose 2009, Pastur et al. 2012).

El arbolado tiene una importante influencia en procesos naturales esenciales, como el ciclo hidrológico y los ciclos de nutrientes, los procesos ecológicos o la diversidad biológica. Las condiciones fisicoquímicas asociadas a la presencia de árboles influyen en el crecimiento de las plantas y consecuentemente determinan las características de las comunidades herbáceas (pastizales¹). Los sistemas silvopastorales representan formas de uso ganadero que integran el arbolado en el sistema productivo (los pastizales) y combinan áreas desprovistas de árboles y áreas con arbolado. En el contexto de la producción ganadera y la conservación, es fundamental caracterizar la influencia del arbolado sobre la estructura y dinámica de los pastizales. Este conocimiento constituye la base científica para la elaboración de recomendaciones para la gestión ganadera y para el diseño de sistemas de uso y gestión de los recursos naturales. De esta base científica depende en gran medida la posibilidad de implementar planes sensatos de uso silvopastoral.

El arbolado modifica el ambiente físico en sus proximidades, alterando los valores y la heterogeneidad espacial de variables importantes para la vegetación, como la intensidad y la

¹ En este trabajo, el término 'pastizal' se utiliza en sentido de comunidad biológica, como sinónimo de 'comunidad dominada por herbáceas'. El término 'pradera' se reserva para designar las áreas desprovistas de árboles.

duración de la radiación solar, la cantidad de precipitación que llega al suelo, la exposición al viento, la disponibilidad de agua edáfica y el ciclo de nutrientes (Belsky 1989, Frost y McDougald 1989, Vetaas 1992, Belsky y Canham 1994, Rhoades 1996, Sibbald 1999, Gallardo 2003, Ludwig et al. 2004, Ovalle et al. 2006, Cubera y Moreno 2007, Barbier et al. 2008, Gea-Izquierdo et al. 2009). La cantidad de radiación que llega al suelo se correlaciona con la temperatura y humedad del aire (Matlack 1993, Barbier et al. 2008) y con la fertilidad y humedad del suelo (Cadenasso et al. 2003), y por tanto se utiliza como un indicador de la cobertura arbolada, que integra a variación de otras variables físicas (Barbier et al. 2008).

El profundo sistema radical de árboles constituye una bomba de fertilidad vertical, capturando los nutrientes de las zonas más profundas del substrato y convirtiéndolos en hojas o ramas, que cuando caen, fertilizan el suelo. El arbolado representa un sistema de fertilidad natural y gratuita para los pastizales, y esto que constituye un aspecto fundamental en la eficiencia de los sistemas silvopastorales (de Miguel 1999). Además, la capacidad de retener humedad y materia orgánica alrededor de las raíces de los árboles da lugar a un ambiente fisicoquímico edáfico más favorable para los procesos biológicos (actividad microbiana). Como resultado, el suelo en las proximidades de los árboles tiene altas concentraciones de materia orgánica, nitrógeno y cationes intercambiables, con una mayor capacidad de infiltración de agua en comparación con zonas adyacentes desarboladas (Bernard-Reversat 1982, Belsky et al. 1989, Young 1989, Vetaas 1992, Gallardo et al. 2000, Gallardo 2003), lo cual influye en los ciclos de nutrientes edáficos y en la vegetación herbácea. En general, el arbolado reduce la erosión del suelo y previene de la desertificación (Nair 1984, Young 1989, 1994, Nair et al. 2007).

El efecto del arbolado en la composición florística, la capacidad productiva y calidad bromatológica de los pastizales resulta del balance entre los efectos positivos y negativos del mismo en el crecimiento de las plantas. Los efectos positivos del arbolado se explican por la mejora de las condiciones físicas (menor velocidad del viento y menor amplitud térmica) y por su capacidad de capturar y retener nutrientes y agua. Los efectos negativos se deben a su sombra, a la reducción de la cantidad de precipitación que llega al suelo, a la acumulación de hojarasca, a la competencia por recursos edáficos (nutrientes y agua) o una combinación de estos factores (Ong y Leakey 1999, Scholes y Archer 1997). Este balance neto entre los efectos positivos y negativos del arbolado varía en función de las condiciones climáticas, la densidad y distribución espacial de árboles, y de la interacción de estos factores (Nair 1993, Mosquera-Losada et al. 2005). Cabe esperar que la influencia neta del arbolado sea más positiva en ambientes desérticos y semidesérticos. Algunos autores han demostrado que la producción primaria neta de las herbáceas bajo las copas es mayor que alejados de ellas, y que ocurre lo contrario en ambientes mésicos (McClaran y Bartolome 1989, Belsky et al. 1989, 1993, Joffre y Rambal 1993); sin embargo, otros autores no han encontrado relación del efecto del arbolado con la precipitación anual (véase la revisión de Mordélet y Menaut 1995). Esta contradicción puede explicarse porque la competencia por los recursos edáficos entre las raíces de los árboles y de las herbáceas se exprese con diferente intensidad según el ecosistema analizado. Por el mismo motivo, una cobertura de arbolado muy densa puede limitar el crecimiento de las herbáceas bajo la misma

(además de por la reducción de la radiación). Generalmente los árboles o arbustos y las herbáceas minimizan la competencia por los recursos edáficos porque las herbáceas extienden sus raíces por el horizonte más superficial del suelo mientras que los árboles los hacen por los más profundos, de modo que las herbáceas obtienen el agua que llega al suelo en primer lugar y los árboles aprovechan principalmente el agua acumulada en capas más profundas. Esta interpretación de Walter (1971) o modelo de dos capas (*two-layer water resource model*) ha sido demostrado con árboles en sabanas en Sudáfrica (Knoop y Walker 1985) y en la estepa patagónica (Sala et al. 1992). Schlesinger et al. (1990) añadió al modelo vertical de Walker la heterogeneidad horizontal asociada a las manchas de arbolado y los claros, indicando que existe un flujo neto de agua desde los claros hacia las zonas de bosque. Breshears y Barnes (1999) unificaron ambos modelos y afirman que existen tres tipos de vegetación (herbácea, leñosa con raíces superficiales, leñosa con raíces profundas). No obstante, la competencia entre las raíces de árboles y herbáceas es un aspecto a considerar en el análisis de la interacción entre ambos (Callaway et al. 1991, Belsky 1994, Holmgren et al. 1997, Coomes y Grubb 2000).

Por otro lado, el arbolado genera microambientes y condiciones fisicoquímicas particulares de los que dependen la mayoría de las especies herbáceas nativas propias de los bosques originales (Whigham 2004). Estas especies no crecerían bien en zonas desarboladas y por tanto, la presencia de cierta cobertura arbolada permitiría su conservación, aumentando los valores de diversidad biológica del ecosistema. En particular, en los bosques de *Nothofagus*, la madera muerta caída por el viento y el peso de la nieve se acumula en el suelo (Stewart y Burrows 1994, Frangi et al. 1997) puede tener un papel fundamental en el mantenimiento de la diversidad de plantas vasculares, vegetación briofítica y otros organismos, como se ha observado en otros bosques templados (Kruys y Jonsson 1999, Grove 2002, Christensen et al. 2005).

A escala de paisaje, la presencia de árboles o fragmentos de bosque en una matriz de praderas desarboladas permitiría la coexistencia de un mayor número de especies (Manning et al. 2006) y la conectividad entre áreas alejadas (Ludwig et al. 2000, Breshears 2006, Benayas et al. 2008), lo que favorece el mantenimiento de la diversidad biológica y de las herbáceas nativas asociadas al ambiente del interior de los bosques.

En la región de Aysén, el enfoque silvopastoral representa una alternativa de gestión que concilia valores naturalísticos y productivos (Figueroa y Calfucura 2008, Sotomayor y Moya 2007, Sotomayor et al. 2008). Entre esos beneficios, destacan la diversificación de productos (cultivos, animales, madera, productos forestales no maderables); el aumento de productividad; la conservación de la fertilidad del suelo y reducción de la erosión mediante la incorporación de materia orgánica a través de la hojarasca del árbol, la conservación de la cantidad y calidad del agua ya que los árboles actúan como filtros biológicos y acumulan sustancias nocivas como los fertilizantes o pesticidas; la regulación del ciclo hidrológico a través del aumento de la infiltración y la reducción de la escorrentía superficial; la mayor captura y acumulación de carbono procedente de la atmósfera en forma de madera. En los escasos modelos silvopastorales existentes en la región los componentes arbóreos considerados son exclusivamente especies exóticas,

principalmente pináceas y salicáceas en las cortinas cortaviento con resultados satisfactorios en relación con los beneficios económicos y ecológicos (Sotomayor et al. 2008). Esta consideración también es aplicable a las iniciativas surgidas en otras regiones de Chile, donde han usado también *Eucaliptus* spp. (Conget y Ávila 2010). En la Patagonia argentina, se han descrito un efecto positivo del arbolado en la producción primaria herbácea tanto con sistemas silvopastorales establecidos en plantaciones de *Pinus ponderosa* (Fernández et al. 2007, Peri et al. 2007), así como con cortinas cortaviento con *Populus* spp. y *Salix* spp. (Peri y Bloomberg 2002).

Las iniciativas que consideran especies arbóreas nativas han surgido dentro del ámbito académico. Estas se refieren al ñire, en la XII región de Magallanes Schmidt y colaboradores (2009) analizan diferentes tratamientos forestales (tala rasa, fajas, raleo selectivo), y en la Patagonia argentina Peri (2008, 2009) en ocasiones ha analizado un gradiente de cobertura arbolada. Sin embargo, no se han encontrado propuestas ni antecedentes empíricos de sistemas silvopastorales con arbolado nativo de lenga; no se sugiere en los documentos institucionales, ni en los informes que analizan los problemas ambientales y sociales asociados a los modelos vigentes de uso de los recursos naturales (Gascón 2005, Conget y Ávila 2010), y tampoco en el Código Forestal elaborado por la Agrupación de Ingenieros Forestales Por El Bosque Nativo (AIFBN) (Ramírez y Reyes 2000). De hecho, no se tiene constancia alguna de una propuesta de sistema silvopastoral con arbolado nativo de lenga a pesar de que la lenga es la especie arbórea más ampliamente distribuida en toda la Patagonia y representa el mayor valor de explotación forestal (Martínez Pastur et al. 2000, Cuevas 2002, Gea-Izquierdo et al. 2004).

1.4. Objetivos del estudio

Esta tesis doctoral plantea establecer la base científica para la posible implementación de un sistema de uso silvopastoral en la región de Aysén, en la Patagonia noroccidental, donde en un ambiente dominado por praderas abiertas aún quedan remanentes de bosque de lenga (*Nothofagus pumilio*). En este trabajo se propone el uso silvopastoral como una alternativa a la ganadería extensiva en praderas desarboladas que preserve el interés agronómico y naturalístico de los pastizales. La filosofía de este trabajo se basa en los beneficios agronómicos y ambientales atribuidos a los sistemas de uso silvopastoral y en la consideración de que la gestión de los recursos naturales requiere un conocimiento científico previo de los ecosistemas implicados.

El objetivo general es cuantificar y caracterizar el efecto de la cobertura arbolada de lenga sobre la estructura y productividad de los pastizales, en un contexto de uso ganadero y de conservación de valores naturalísticos de la región. Para ello la respuesta al arbolado de la estructura y las propiedades productivas de los pastizales se analiza en dos escenarios ambientales diferentes pero complementarios: un gradiente de cobertura arbolada de lenga, desde bosque denso hasta pradera abierta sin arbolado, y cuatro zonas de contacto entre bosques densos y praderas abiertas (situaciones extremas del gradiente de arbolado anterior).

La tesis parte de la siguiente hipótesis general: El arbolado promueve el incremento de algunos parámetros ecológicos (diversidad biológica total y de especies herbáceas nativas) y agronómicos (productividad primaria neta y calidad bromatológica) de los pastizales, mejorando la producción ganadera y el mantenimiento de valores naturalísticos. Se pretenden alcanzar los siguientes objetivos concretos:

1. Cuantificar el efecto de la cobertura arbolada sobre la capacidad productiva y calidad bromatológica de los pastizales;
2. Caracterizar el efecto del arbolado sobre la composición florística y diversidad biológica de los pastizales;
3. Identificar los patrones de variación espacio-temporal de la composición florística y la diversidad biológica en zonas de contacto entre bosques y praderas abiertas;
4. Caracterizar la respuesta de la estructura de los pastizales al abandono reciente de la actividad de pastoreo.

1.5. Estructura de la memoria

La memoria se organiza en 8 capítulos. La introducción general (**Capítulo 1**) seguida de una descripción del área de estudio y de la metodología empleada (**Capítulo 2**). Los capítulos 3 al 7 presentan los resultados obtenidos de acuerdo con los objetivos concretos de la investigación; cada uno está estructurado introducción, material y métodos, resultados, discusión y conclusiones. El **Capítulo 8** sintetiza las conclusiones del estudio, y el **Capítulo 9** contiene la lista de referencias bibliográficas. En el **Apéndice** se presenta una caracterización ecológica de las especies herbáceas registradas en la finca experimental, y constituye un resultado original más de este estudio.

Los capítulos 3 y 4 examinan el efecto del arbolado de lenga en la producción primaria neta (PPN) y otros parámetros de interés agronómico (productivo) de los pastizales (Objetivo 1). El **Capítulo 3** examina el efecto de la cobertura arbolada sobre la PPN, la calidad nutritiva de los pastizales y la intensidad de carga ganadera a la que están sometidos, en diferentes situaciones de cobertura arbolada. Para ello, en un sector con diferente cobertura de arbolado, se distribuyen 15 parcelas que difieren en la PAR transmitida a través del dosel, desde bosques densos praderas abiertas sin arbolado, en las que se analiza la relación de estas variables con la radiación fotosintéticamente activa (PAR). Se pretende identificar un valor de PAR que maximice el valor productivo de los pastizales.

El **Capítulo 4** profundiza en el efecto del arbolado en la PPN de los pastizales, analizando la variación de este parámetro en zonas de contacto espacial entre bosques densos y praderas desprovistas de árboles. Se pretende identificar la existencia de dependencia de la PPN en un pasillo o sector del territorio con los pasillos o sectores contiguos, lo que permite interpretar la variación de la PPN como un gradiente a lo largo del transecto, o bien como un mosaico de

valores con escasa conexión espacial. Se pretenden identificar los factores ecológicos responsables de esa variación. Para ello, se analizan los patrones de variación a diferentes escalas de detalle espacial de la PPN y del ambiente físico en varios transectos perpendiculares al contacto entre bosques y praderas, mediante el cálculo de la amplitud de nicho de los valores de las variables a diferentes escalas espaciales y temporales.

Los capítulos 5 y 6 analizan la heterogeneidad espacial y temporal de la composición florística de los pastizales en función de la cobertura de árboles (Objetivo 2). El **Capítulo 5** examina el efecto del arbolado sobre cada una de las especies analizadas individualmente y sobre la comunidad de herbáceas analizada en su conjunto. Se pretende proporcionar información acerca del comportamiento ecológico de las herbáceas nativas locales y de los parámetros productivos y la diversidad de los pastizales, así como identificar los factores ecológicos asociados a la cobertura arbolada con influencia en la composición florística de los mismos. Para ello, se analiza la respuesta a la PAR de la abundancia para cada especie y su patrón de distribución espacial en el área de estudio, y se identifican y caracterizan las principales tendencias de variación florística de los pastizales en diferentes situaciones de cobertura arbolada.

En el **Capítulo 6** pretende determinar si la variabilidad florística de los pastizales de bosques densos y de praderas sin arbolado está relacionada con la distancia espacial entre ambos, o si, por el contrario, en esta variabilidad predomina la diferencia entre las comunidades propias de cada formación vegetal (Objetivo 3). Para ello, se identifican y caracterizan las principales tendencias de variación de la composición florística en las cuatro zonas de contacto entre bosques densos y praderas sin arbolado.

El **Capítulo 7** aborda la respuesta de la estructura de los pastizales al abandono reciente de la actividad ganadera (Objetivo 4). Dicha respuesta es comparada con la obtenida en zonas ambientalmente equivalentes pero sometidas a pastoreo activo. Para ello, se analiza la composición florística y morfo-funcional y los parámetros de diversidad biológica de los pastizales pastoreados, en dos transectos en cada una de las cuatro zonas de contacto entre bosques densos y praderas sin arbolado. Posteriormente se instala una exclusión permanente del ganado en uno de los transectos de cada zona y, después de un año, se evalúan las diferencias de estructura entre los transectos excluidos del pastoreo (cercados) y los no cercados.

Capítulo 2.

2. Metodología general

2.1. Área de estudio

La Patagonia es una región geográfica ubicada en el extremo sur del continente suramericano. Comprende territorios de Chile (Patagonia occidental) y Argentina (Patagonia oriental). Esta división política se corresponde con importantes diferencias socioeconómicas y ambientales entre los dos países. Las diferencias más importantes tienen relación con la posición de la cordillera de los Andes, que actúa como una frontera natural entre ambos países, con la dirección dominante de los vientos (Oeste) y con la historia de colonización más reciente en la Patagonia chilena. Según la división política de Chile, la Patagonia chilena comprende la Provincia de Palena en la Región de Los Lagos, la Región de Aysén y la Región de Magallanes. En ocasiones se amplía su límite norte hasta los 39°S y se incluyen también a las provincias de Osorno, Llanquihue y Chiloé. La Región Aysén del General Carlos Ibáñez del Campo (Región de Aysén, o Aisén o XI Región) es la tercera más extensa de Chile, con 108.494 km² y la menos densamente poblada; actualmente su población representa menos del 1% de la población nacional (en el censo más reciente se registraron 95.978 habitantes, y se estimaron 106.885 para 2012; INE 2002).

Geológicamente, la Patagonia chilena se localiza en el área de conjunción de tres placas tectónicas: la de Nazca y la Antártica, que se desplazan hacia el Este, y la Sudamericana, que se mueve hacia el Oeste. El hundimiento del borde de la placa Sudamericana y la invasión del mar en los sectores hundidos bajó el nivel del territorio sobre el mar y se fragmentó, generándose un relieve abrupto con numerosas islas. La intensa actividad glacial esculpió profundos valles y se formaron fiordos. Los suelos crecen sobre un sustrato profundo de origen volcánico (Wright 1967 citado por Mascareño 1987). En general los suelos tienen buen drenaje, con excepción de las áreas de "mallines" (Veblen et al. 1979), sectores del territorio con suelo de baja permeabilidad que determina inundaciones invernales que favorecen el crecimiento de musgos, juncos y helechos (Quintanilla 2008). La textura es franco limosa o francoarenosa fina y son susceptibles a la erosión eólica pluvial (Quintanilla 2008).

El clima dominante es templado húmedo, con dos franjas longitudinales que presentan dos diferentes tipos de clima; en la franja occidental o pacífica el clima es oceánico muy húmedo, y en la franja oriental o transandina, por el contrario, el clima es más árido con aumento de la tendencia continental (Di Castri y Hajek 1976). La circulación de las masas de aire del Pacífico y la disposición paralela a la costa de la Cordillera de los Andes originan este fuerte gradiente de precipitación Oeste-Este (desde los 4.000 mm anuales hasta 600 mm en menos de 65 km; Oberdorfer 1960, Veblen y Lorenz 1988, Paruelo et al. 1998, Veblen et al. 2007). El clima de la Patagonia se caracteriza también por un gradiente latitudinal de temperatura (Paruelo et al. 1998,

Luebert y Pliscoff 2006). Hacia el sur, también desaparece el componente mediterráneo (escasez de precipitaciones durante la época estival) que caracteriza la zona central de Chile (Luebert y Pliscoff 2006).

Estas características climáticas están asociadas a una considerable heterogeneidad geomorfológica y de vegetación. En la región de Aysén, la variación longitudinal de precipitación determina tres tipos generales de vegetación (Hepp et al. 1988, Gajardo 1994, Luebert y Pliscoff 2006). En la vertiente occidental predominan los bosques siempreverdes dominados por las especies perennifolias de *Nothofagus* (*N. betuloides*, *N. dombeyi*) y las cupresáceas autóctonas, y en la vertiente oriental se encuentra la estepa patagónica; entre ambos tipos, una zona intermedia caracterizada por especies caducifolias de *Nothofagus* (*N. pumilio*, *N. antarctica*). La diversidad de estos tipos generales de vegetación se amplía si se consideran los pisos bioclimáticos (Gajardo 1994, Luebert y Pliscoff 2006).

La región de Aysén tiene la mayor superficie de bosque nativo de Chile (36%; CONAF-CONAMA-BIRF 1999). De los 4,8 millones de ha de bosque nativo presentes en la región (47% del total de la superficie regional), de los cuales el 50% se considera bosque adulto, el 43% están dentro del Sistema Nacional de Áreas Silvestres Protegidas (SNASPE). Los bosques de lenga son los de menor superficie protegida de todos los tipos forestales en la región (Tabla 1).

Tabla 1. Superficie en hectáreas de bosque por tipo forestal en la región de Aysén.

	superficie regional	superficie SNASPE
Siempreverde	2.281.782	1.304.697 (57%)
Lenga	1.440.702	230.694 (16%)
Coigüe de Magallanes	578.943	171.844 (30%)
Ciprés de las Guaitecas	514.105	375.605 (73%)
Total	4.815.532	2.082.840 (43%)

Fuente: CONAF-CONAMA-BIRF 1999

La finca experimental donde se lleva a cabo este trabajo forma parte del centro regional de investigación del Instituto de Investigaciones Agropecuarias (INIA) *Tamel Aike*. El centro se localiza en el valle Simpson, sector de Santa Elena, comuna de Coyhaique (45°77 S, 72°06 W; 619 msnm). Este valle se sitúa en la zona agroclimática intermedia, con condiciones climáticas intermedias entre los bosques siempreverdes próximos a la costa y la estepa patagónica en el Este (Hepp et al. 1988). El valle Simpson es uno de los primeros valles ganaderos colonizados y poblados por los pioneros a principios del siglo XX en la región (Otero 2006). La vegetación original de este valle anterior a los grandes incendios del siglo XX era una cubierta más o menos continua de bosques monoespecíficos de lenga.



Figura 1. Vista panorámica de la finca experimental INIA *Tamel Aike* en el valle Simpson.

En la zona intermedia los suelos son principalmente sedimentarios, con gran influencia de cenizas volcánicas de reacción ácida, y altamente susceptibles a la erosión (Hepp et al. 1988). El clima es templado frío con fuertes vientos, con lluvias más abundantes en primavera y otoño. Los datos de temperatura y precipitación se obtuvieron de la estación meteorológica más cercana, en el Aeródromo Teniente Vidal, cerca de la ciudad de Coyhaique (DMN 1980-2006, DMN 2007-2008). Los promedios climáticos de una serie de 20 años (1980-2006) indican que la temperatura media anual es de 8°C, temperatura máxima media en enero (mes más cálido) es de 19°C y la mínima en julio (mes más frío) es -0.5°C. La precipitación media anual es de 994 mm, y los meses más calurosos (enero-marzo) tienen el mínimo de precipitación (Fig. 2). Este clima limita la longitud de la temporada de crecimiento de aproximadamente seis meses, de septiembre a marzo-abril.

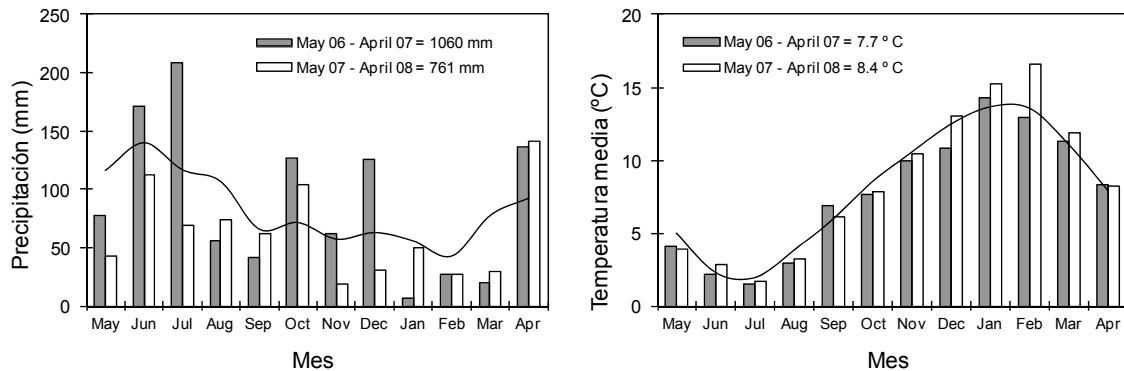


Figura 2. Precipitación y temperatura media mensual durante las dos temporadas de crecimiento (2006-07 y 2007-08) analizadas. Las líneas muestran los promedios a largo plazo (1980-2006). La temporada de crecimiento por lo general dura de septiembre-octubre a marzo-abril. Fuente: DMN (1980-2006), DMN (2007-2008).

Los dos años de estudio difirieron en temperatura media y precipitación anual (Fig. 2). Durante los meses de la temporada de crecimiento y los del invierno anterior (mayo a abril), el primer año 2006-07 presentó una temperatura media menor (7,7 °C) y una precipitación total ligeramente mayor (1060 mm) que el promedio climático entre 1980 y 2006 (8,1 °C y 1004 mm) y que el segundo año 2007-08 (8,4 °C y 761 mm). El resultado fue similar considerando únicamente los meses de temporada de crecimiento (septiembre a abril): el primer año presentó menor temperatura media (10,3 °C) y mayor precipitación (545 mm) que el promedio climático (10,5 °C y

526 mm) y que el segundo año (11,2 °C y 463 mm). Por ello, en adelante el primer año se considera más representativo y el segundo año se considera más cálido y seco que el promedio climático en temperatura media y precipitación anual.

2.2. Diseño experimental

Dentro de la finca experimental de INIA *Tamel Aike* se seleccionó un área de unas 50 ha con un paisaje mosaicista que combina manchas de arbolado de lenga y de praderas abiertas desarboladas.

Para analizar los efectos del arbolado de lenga en la estructura y propiedades productivas de los pastizales, se utilizan dos enfoques diferentes pero complementarios: el análisis de un gradiente de cobertura arbolada (desde bosque denso hasta pradera abierta sin arbolado), y el análisis de los dos extremos de ese gradiente de arbolado en contacto espacial (fronteras entre bosques y praderas). Cada enfoque se examinó mediante un tipo de parcelas.

Las variables que se cuantifican y analizan en este trabajo se refieren a la vegetación herbácea. Se han considerado dos tipos de variables de acuerdo con dos tipos de muestreos, de composición florística y de biomasa. En el muestreo de composición florística se registraron la cobertura de todas las especies herbáceas y otras variables que describen el ambiente físico. A partir del muestreo de biomasa se obtienen las variables productivas.

Los datos que se analizan proceden de los muestreos realizados durante dos años consecutivos (2007 y 2008). En ocasiones se refieren los años de estudio como temporadas de crecimiento.

2.2.1. Parcelas en zonas de contacto bosque/pradera

Se seleccionaron cuatro zonas de contacto entre una mancha de bosque denso y una de pastizal sin arbolado (a partir de ahora pradera), en todos los casos orientadas al norte (menos de 60° y más de 300°) y con pendientes suaves (<15°). En cada parcela se estableció un transecto perpendicular a la línea de contacto, con dimensiones 80 m de largo x 10 m de ancho (40 m a cada lado del contacto; Fig . 3). Uno de los transectos se rodeó de una malla metálica (transecto cercado) para evitar el consumo de los medianos y grandes herbívoros; el otro se situó en un área de la parcela sometida a pastoreo extensivo por parte del ganado vacuno de la propia explotación (transecto no cercado). En cada uno de los transectos se dispusieron 9 pasillos equidistantes en sentido paralelo a la línea de contacto de 10x10 m. En los pasillos se registraron la biomasa herbácea aérea y las variables productivas. En los límites superior e inferior de los pasillos se realizó el muestreo de vegetación y las variables físicas.

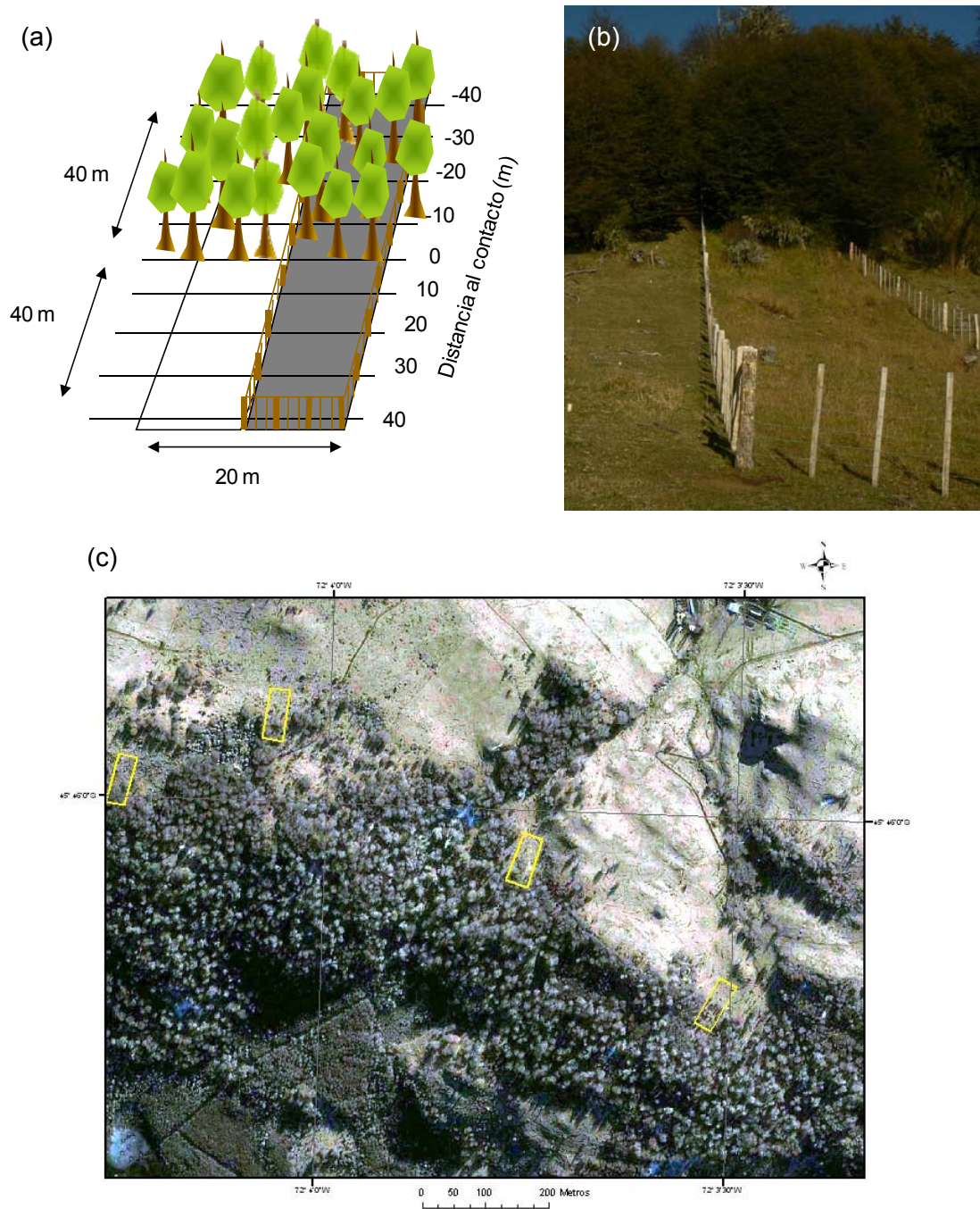


Figura 3. Esquema del diseño experimental utilizado para analizar la variabilidad espacio-temporal de los pastizales y el efecto del abandono ganadero en las zonas de contacto entre bosques y praderas sin arbolado. Cada parcela fue muestreada mediante un transecto que se extiende 40 m hacia el interior del bosque (valores negativos) y 40 m hacia la pradera (valores positivos) desde la línea de contacto. A lo largo de cada transecto se situaron regularmente 9 pasillos paralelos a la línea de contacto, de 10 metros de ancho y separados 10 metros entre sí. La zona sombreada corresponde al transecto cercado que impide el pastoreo por grandes y medianos herbívoros (a). Vista de una de las parcelas en marzo 2007 (b). Ubicación geográfica de las parcelas (c): sistema de proyección de coordenadas UTM, Datum 1984, H18S; fuente: Google Earth, Levantamiento GPS; autor: Felipe Vidal.

2.2.2. Parcelas en un gradiente de cobertura arbolada

Por otro lado, se seleccionaron 15 parcelas de dimensiones 20 x 20 m que presentaban distintas coberturas arbóreas, distribuidas en un gradiente de cobertura arbolada desde bosque denso a pradera abierta (Fig. 4). Para la selección de parcelas, se consideraron 5 clases según su cobertura estimada en campo, desde praderas abiertas hasta bosques densos (3 parcelas de cada clase). Los datos se refieren a dos escalas de análisis, la parcela y la facies o posición respecto a la copa del árbol (bajo o alejadas de la proyección vertical de las copas; Fig. 1b). En las parcelas de los extremos del gradiente de cobertura (praderas abiertas y bosques densos), toda la parcela representa la misma facies. Los dos tipos de muestreos (composición florística y biomasa) se realizaron a escala de parcela y de facies.

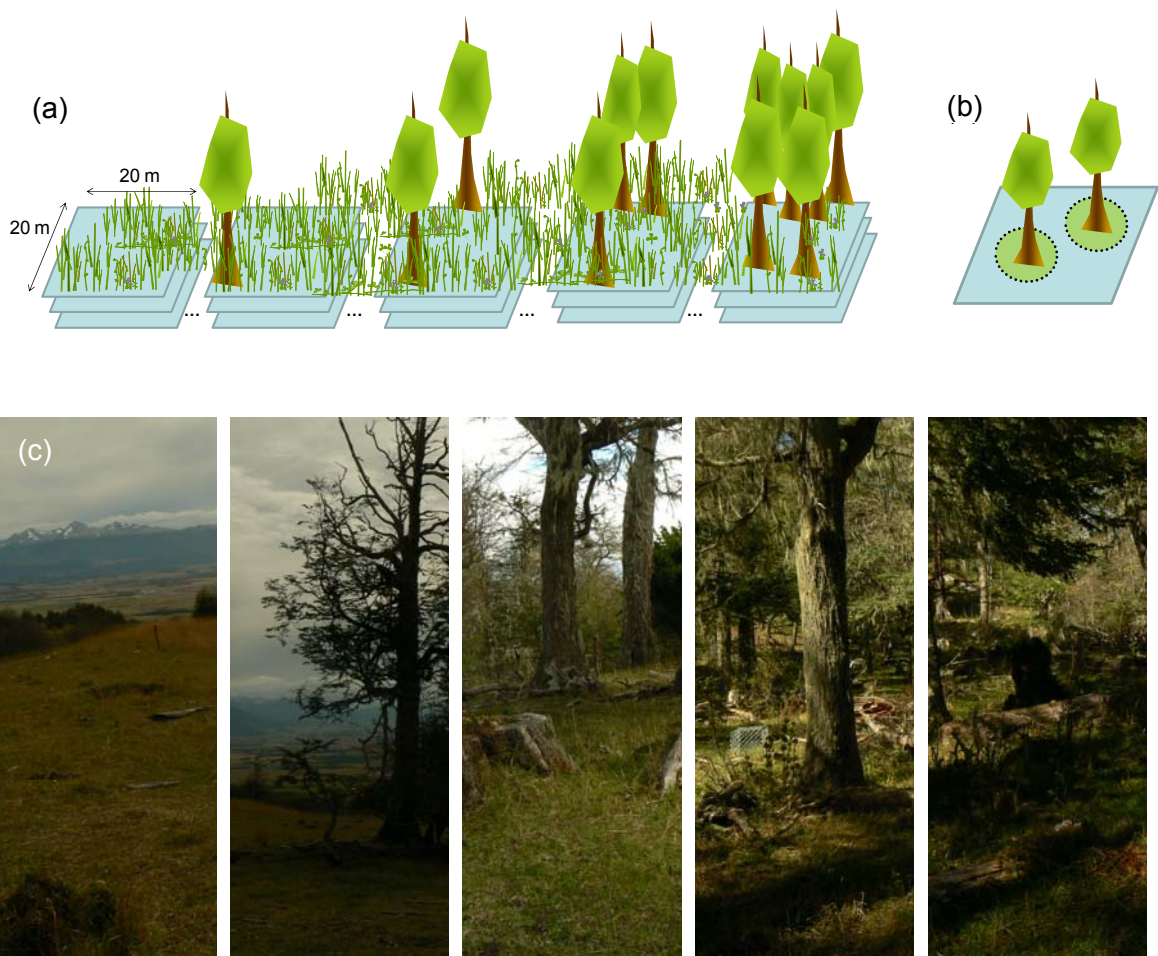


Figura 4. Esquema del diseño experimental utilizado para analizar la variación espacio-temporal de los pastizales en un gradiente de cobertura de arbolado. Se seleccionaron 15 parcelas (20 x 20m) distribuidas en 5 clases de cobertura estimada en campo (a), desde praderas abiertas hasta bosques densos (3 parcelas de cada clase). En las parcelas de cobertura intermedia se consideró la posición relativa respecto a la copa del árbol (b) en los muestreos de vegetación. Vista de una parcela de cada clase de cobertura (de izquierda a derecha, desde pradera abierta hasta bosque denso) en marzo 2007 (c).

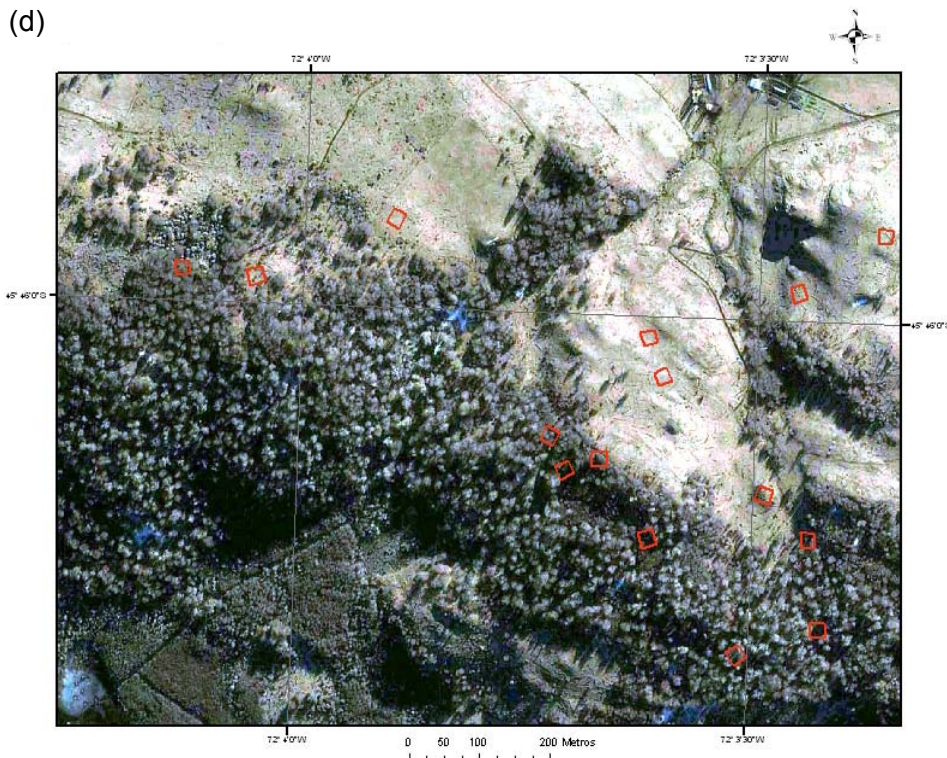


Figura 4d. Ubicación geográfica de las parcelas en el gradiente de cobertura arbolada. Sistema de proyección de coordenadas UTM, Datum 1984, H18S; fuente: Google Earth, Levantamiento GPS; autor: Felipe Vidal.

2.2.3. Muestreo de la estructura de la vegetación y de variables físicas

Los registros de las variables de vegetación y las variables físicas fueron realizados una vez al año, en dos años consecutivos (2007 y 2008) y durante el periodo de máximo crecimiento vegetativo (diciembre-enero).

En las parcelas de frontera, los datos se refirieron a los 10 límites inferior y superior de los pasillos que recorren perpendicularmente el transecto de cada una de las cuatro parcelas seleccionadas. En cada una de estas 10 líneas perpendiculares de cada parcela se establecieron cuatro cuadrados elementales de muestreo de 50 x 50cm, situados regularmente y con sus centros localizados sobre la misma. En cada cuadrado se registró la abundancia de todas las especies herbáceas² presentes en su interior mediante estimación de su proyección vertical (cobertura) en % sobre el área total del cuadrado.

Utilizando como referencia el punto central de los cuadrados de 50 x 50 cm se establecieron sendos círculos de 2,5 m de diámetro donde registraron diferentes variables físicas: recubrimientos (en % sobre el área del círculo) leñoso, herbáceo, hojarasca, suelo desnudo, troncos caídos y de excrementos, radiación fotosintéticamente activa (PAR) transmitida a través

² La determinación taxonómica de las especies se llevó a cabo en campo y en el laboratorio, según Correa (1969-1999). La nomenclatura siguió el Catálogo de las plantas vasculares del Cono Sur (Zuloaga et al. 2008).

del dosel y algunas propiedades fisicoquímicas del suelo. La PAR transmitida y las propiedades fisicoquímicas del suelo se registraron únicamente en el primer año de estudio. Para los análisis se utilizaron los valores promedio de la abundancia de las especies y de las variables físicas obtenidos en los cuatro puntos (cuadrados y círculos) de cada pasillo.

La cantidad de PAR transmitida (%) se determinó a partir de las medidas de PAR incidente respecto al valor de PAR en una zona abierta sin arbolado. Las medidas de PAR incidente fueron registradas en los pasillos de las parcelas de frontera en el interior de cada círculo de 2,5 m de diámetro se registraron 10 medidas a mediodía de un día soleado de verano, mediante con un ceptómetro de 0,8 m de longitud (AccuPAR modelo PAR-80, Decagon Devices Inc., EE.UU.). Las medidas de referencia en zonas desarboladas se registraron cada 15 minutos en las proximidades de la parcela, a una distancia mínima de 20 metros del árbol más cercano.

Las propiedades fisicoquímicas del suelo se midieron al inicio de la temporada de crecimiento (septiembre) del año 2006. Se tomaron 4 submuestras de suelo a una profundidad de 0 a 7 centímetros en cada pasillo de cada parcela y se homogeneizaron para analizar las siguientes variables³:

- pH, mediante disolución 1:2,5 del suelo en agua;
- carbono orgánico, por combustión húmeda con dicromato de potasio en medio de ácido sulfúrico y lectura colorimétrica a 600 nm (procedimiento Walkley y Black). El contenido de materia orgánica (MO) se estimó multiplicando el contenido de carbono orgánico por dos, bajo la suposición de que el carbono orgánico representa la mitad de la MO (Schlesinger 1991);
- nitrógeno total (N-total), por digestión Kjeldahl (Sadzawka et al. 2006). El N-total incluye la fracción orgánica y la fracción inorgánica o mineral, asimilable por las plantas (nitratos NO_3^- , y también nitritos NO_2^- y amonio NH_4^+). La relación C/N se calculó dividiendo el contenido de carbono por el de nitrógeno total (Schlesinger 1991).
- nitrógeno disponible (N-disp), mediante extracción con cloruro de potasio, destilación por arrastre de vapor y titulación con ácido sulfúrico (Sadzawka et al. 2006);
- azufre total (S-total), por combustión seca a alta temperatura con un equipo Elemental Analyzer (Vario MAX CNS);
- azufre disponible (S-disp), mediante extracción del sulfato SO_4 con solución de dihidrógeno fosfato de calcio y determinación turbidimétrica (Sadzawka et al. 2006);
- fósforo (P), mediante extracción del fosfato (P_2O_5) con bicarbonato de sodio y determinación colorométrica (método de Olsen) (Sadzawka et al. 2006);
- potasio (K), mediante extracción con acetato de amonio y determinación por espectrofotometría (Sadzawka et al. 2006).

³Algunas variables se midieron en el laboratorio de INIA *Tamel Aike* y otras fueron enviadas para su análisis a INIA *Remehue*

En las parcelas en el gradiente de cobertura arbolada se midieron las mismas variables de vegetación, variables físicas en forma similar a la metodología descrita para las parcelas de frontera, con la diferencia de que se utilizaron diez cuadrados elementales de muestreo de 50x50cm y sendos círculos de 2,5m. Se registró la posición respecto a las copas de los árboles (facies facies bajo o alejadas de las copas de los árboles) en la posición de los cuadros, considerando que, dentro de la misma parcela, al menos 3 cuadros correspondieran a cada facies. En estas parcelas, el registro de la proporción de PAR transmitida fue ligeramente diferente al que se realizó en los pasillos de las parcelas en las zonas de contacto entre bosques y praderas: en cada parcela, se tomaron un centenar de lecturas a lo largo de dos transectos diagonales dentro de cada parcela (200 registros en total) en 2007 y mediante un patrón rectangular en 2008 (200 registros en total). En estas parcelas también se tomaron fotografías hemisféricas para estimar la cobertura arbolada y se midieron algunas características del dosel: altura media del arbolado, número de árboles adultos (se consideraron adultos los árboles con un diámetro a la altura del pecho [DAP] superior a 10 cm), y área basal total.

2.2.4. Muestreo de variables productivas

Los registros de biomasa herbácea aérea se realizaron mensualmente durante dos temporadas de crecimiento consecutivas (2006-07 y 2007-08).

En las parcelas de frontera, los datos se refirieron a los 9 pasillos contiguos que recorren el transecto cercado y no cercado de cada una de las cuatro parcelas seleccionadas. En cada uno de los pasillos de cada parcela se instalaron jaulas de exclusión de dimensiones 70x100x50 cm para evitar el consumo por grandes y medianos herbívoros (Fig. 5a). Entre los meses de octubre y abril de las dos temporadas, y aproximadamente cada 30 días, se recogió la biomasa herbácea dentro y fuera de las jaulas cortándola a nivel del suelo con una cortadora eléctrica (Fig. 5 b). Después de cada muestreo, las jaulas se reubicaron dentro del pasillo para evitar áreas previamente muestreadas y así recoger el efecto del pastoreo sobre los parámetros de producción (McNaughton et al. 1996, Sala et al. 2000). En el laboratorio, se separó una submuestra de biomasa para analizar su reparto en los principales grupos taxonómicos: leguminosas, gramíneas, compuestas y resto. Las muestras se secaron durante 48 h a 60°C y se calculó el peso seco de la biomasa y la proporción relativa de los grupos taxonómicos (referido al peso seco).

Los valores de biomasa registrados en las jaulas móviles permitieron calcular la producción primaria neta mensual (PPNi) como: $PPNi = D_t - F_{t-1}$ siendo D_t la biomasa dentro de la jaula de exclusión en el muestreo del mes t y F_{t-1} la biomasa fuera de ella en el muestreo anterior $t-1$. El consumo mensual por parte de los herbívoros fue calculado como la diferencia de biomasa dentro y fuera de las jaulas en cada muestreo mensual ($D_t - F_t$). La producción primaria neta y el consumo totales se calcularon como la suma de los valores mensuales registrados a lo largo del periodo principal de crecimiento vegetativo (octubre a abril). Los valores totales fueron los utilizados en los análisis numéricos de los sucesivos capítulos.



Figura 5. Jaula de exclusión utilizada para estimar la producción primaria neta y el consumo por parte de grandes y medianos herbívoros de las herbáceas en las parcelas de estudio (a). Equipamiento de campo necesario para llevar a cabo los muestreos mensuales de las 134 jaulas de exclusión ubicadas en el área de estudio (b).

En las parcelas en el gradiente de cobertura arbolada se midió la biomasa y se calcularon las variables productivas en forma similar a la metodología descrita para las parcelas de frontera. Se utilizaron al menos dos jaulas de exclusión para evitar el consumo por grandes y medianos herbívoros, dentro de cada una de las 15 parcelas. Dentro de cada parcela se consideró la posición respecto a las copas de los árboles (facies bajo o alejadas de las copas de los árboles). El número de jaulas por parcela varió entre dos y cuatro, dependiendo de la cobertura arbolada de la parcela. En las parcelas en los extremos del gradiente de cobertura (pradera abierta y bosque denso), las dos jaulas correspondían a la misma facies. En las parcelas en el centro del gradiente, a fin de que ambas facies estuvieran igualmente representadas en los promedios de biomasa, se usaron dos jaulas de exclusión para cada facies.

La calidad bromatológica se determinó a partir del contenido en proteína, fibras y carbohidratos solubles de la biomasa herbácea en dos tipos de muestras: el conjunto de las especies (muestras completas) completas y de las hojas verdes de dos especies de más alto interés forrajero (*Dactylis glomerata* L. y *Trifolium repens* L.) (Hepp et al. 1988) y presentes en el área de estudio a lo largo de todo el gradiente de cobertura arbolada (desde las praderas abiertas hasta en los bosques densos). Para estos análisis se recogieron los dos tipos de muestras de biomasa en cada una de las facies de cada parcela, durante la época de máximo crecimiento vegetativo de la segunda temporada (enero de 2008). Las muestras fueron secadas a 60°C hasta peso constante y tamizadas por un cedazo de 1 mm. Los análisis se realizaron en el Laboratorio de Bromatología de INIA Remehue. Se determinó el contenido de carbohidratos solubles con el método de antrona mediante la lectura de la absorción a 620 nm, según Thomas (1977). El contenido de nitrógeno se determinó con el método de Kjeldhal y la proteína cruda se obtuvo mediante la multiplicación de la

concentración de nitrógeno en un factor de 6,25 (AOAC 1970). Las fibras se evaluaron por medio del método de detergente ácido, según Van Soest (1963).

2.2.5. Introducción del hato de ganado

Para alcanzar de forma satisfactoria los objetivos generales de esta tesis, el estudio realizado trata de reproducir un sistema de uso similar al que tradicionalmente se aplica en los fragmentos de bosque de lenga remenentes en las praderas ganaderas de la región. Por ello, se utiliza una carga ganadera (número de animales, o su peso vivo total, respecto a la superficie y periodo de tiempo) ajustada a la práctica tradicional, según el criterio de los profesionales de INIA *Tamel Aike*. Se pretende que esta carga sea equivalente en todo el área de estudio, para que el ganado seleccionara libremente las áreas de pastoreo y descanso. De acuerdo con la práctica tradicional, el ganado pastoreó en el área de estudio durante los meses centrales de la temporada de crecimiento.

Para ello, se delimitaron dos sectores, de aproximadamente 20 ha cada uno, dentro de la finca experimental. Cada sector se rodeó de un hilo metálico electrificado para contener al ganado. El cercado eléctrico se mantuvo mediante dos baterías intercambiables en el sector que contenía el ganado (Fig. 6a). Un grupo de unas 20 vacas con sus terneros se trasladó entre los dos sectores, en ciclos de rotación de 2 semanas (Fig. 6b). La carga ganadera estimada general del área de estudio corresponde a aproximadamente una vaca por hectárea (20 vacas en 20 ha) durante los 4 meses centrales de la temporada de crecimiento (diciembre-enero a marzo-abril).

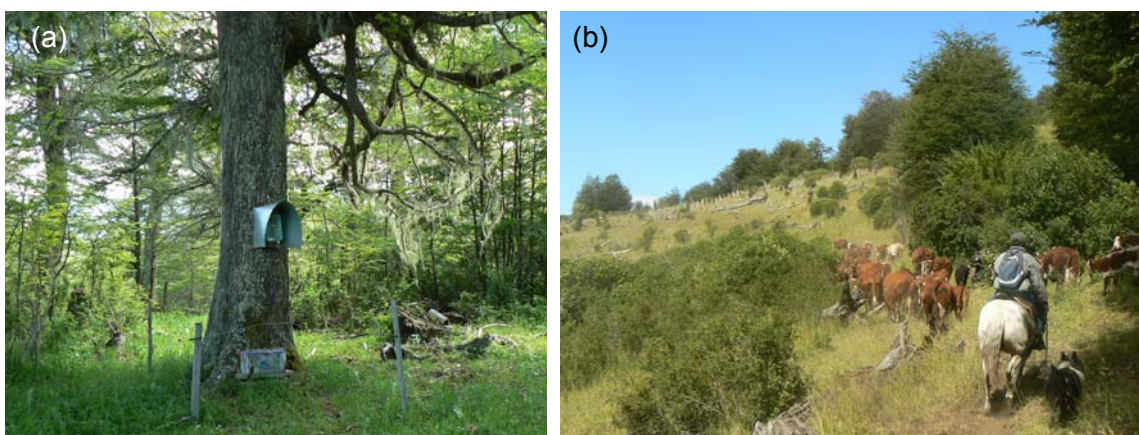


Figura 6. Instalación que protege el generador de energía que mantiene el cerco eléctrico que rodea uno de los dos sectores arbolados dentro de la finca experimental de INIA *Tamel Aike* (a). La rotación del ganado entre los dos sectores arbolados (b) se realizó para garantizar una carga ganadera uniforme en el área de estudio.

3. Respuesta productiva de los pastizales a un gradiente de cobertura arbolada⁴

3.1. Introducción

La producción primaria neta (PPN) es una variable macroscópica e integradora del funcionamiento de los ecosistemas y es conocida su relación con otros parámetros funcionales como la diversidad biológica, la biomasa animal, la producción secundaria y el flujo de nutrientes por las cadenas tróficas (McNaughton et al. 1989, Terradas 2001). En los sistemas ganaderos extensivos, la PPN de las comunidades herbáceas es determinante en la viabilidad de la explotación y su distribución a lo largo del tiempo y del espacio, un aspecto esencial en la gestión de la misma (Joffre et al. 1999, Palma et al. 2007, Marriot et al. 2009). En paisajes ganaderos como el estudiado, conocer la influencia del arbolado en la PPN de los pastizales es fundamental para establecer las bases científicas de los sistemas de uso silvopastoral.

Los beneficios del arbolado sobre la PPN de las comunidades herbáceas se han relacionado con la fertilización y la mejora de la estructura del suelo (Bernhard-Reversat 1982, Belsky et al. 1989, Joffre y Rambal 1993, Mordélet et al. 1993, Rhoades 1996, Gallardo et al. 2000, Muñoz et al. 2006, Reis et al. 2010), con el balance hídrico (Escudero 1985, Joffre y Rambal 1988, Infante et al. 2001, Cubera y Moreno 2007, Snyman 2009) y con el papel amortiguador sobre ciertas condiciones meteorológicas como la temperatura y la velocidad del viento (Collins y Pickett 1987, Young 1989, Vetaas 1992). La cobertura arbolada permite mejorar la productividad de los pastos del sotobosque producto de una mayor disponibilidad de agua y de nutrientes (Belsky 1994, Ovalle et al. 2006). En ambientes secos, la cobertura arbolada ayuda a reducir la evapotranspiración (Frost y McDougald 1989), así como a evitar el exceso de radiación que induce a la fotoinhibición en algunas especies (Valladares y Pugnaire 1999). La intensidad de estas influencias puede variar, dependiendo de la vegetación y las condiciones climáticas de la zona. Habitualmente se considera que la influencia del arbolado sobre la fertilidad y las características del suelo es proporcional a las dimensiones de la copa (Zinke 1962, Belsky y Canham 1994, Rhoades 1996, Manning et al. 2006), aunque cabe esperar que también influya la estructura de la rizosfera y el aporte de hojarasca y que los patrones de variación espacial cambien para los diferentes nutrientes edáficos (Gallardo 2003).

⁴ Basado en Sánchez-Jardón, L., Acosta, B., del Pozo, A., Casado, M.A., Ovalle, C., Elizalde, H.F., Hepp, C., y de Miguel, J.M., 2010. Grassland productivity and diversity on a tree cover gradient in *Nothofagus pumilio* in NW Patagonia. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 137, 213-218, y Sánchez-Jardón, L., Acosta, B., Elizalde, H.F., del Pozo, A., Casado, M.A., Ovalle, C., Hepp, C., de Miguel, J.M., 2010. Floristic composition and herbage quality changes with tree cover in NW Patagonia, Chile. *Grassland Science in Europe* 15, 554-556.

Los factores pueden limitar la PPN de los pastizales bajo la influencia de los árboles son la reducción de intensidad de radiación solar (Cruz 1997, Devkota et al. 1998, Peri et al. 2002, 2003, 2006b, 2007, Belesky 2005a, 2005b, Guevara-Escobar et al. 2007, Feldhake y Belesky 2009), la intercepción de la precipitación por el dosel (Staelens et al. 2006) y el consiguiente aumento de la evapotranspiración (Terradas 2001), la excesiva acumulación de hojarasca o la competencia con el árbol por el agua y los nutrientes (Monk y Gabrielson 1985, Belsky 1994, Mordelet y Menaut 1995, Scholes y Archer 1997, Ludwig et al. 2004, Ries y Shugart 2008). Además, la presencia de arbolado podría perjudicar indirectamente la PPN, por ejemplo al disminuir la abundancia de leguminosas (Lin et al. 1999) y consecuentemente la fijación de nitrógeno atmosférico en el suelo.

La calidad del forraje también puede estar influenciada por la presencia de árboles (Belsky 1992, González-Hernández y Silva-Pando 1996, Lin et al. 2001, Peri et al. 2006a, 2007, Neel et al. 2008, Treydte et al. 2007, 2008). La calidad bromatológica del pasto puede variar bien por el efecto redundante con la composición botánica (Buerger et al. 2006), o bien porque varía la composición química de las especies. En general, se reconoce que la pérdida de la producción de los pastos va acompañada de un aumento de la calidad. En los bosques, la sombra disminuye el contenido de carbohidratos solubles pero aumenta la calidad nutritiva y la digestibilidad, es decir, el contenido de proteínas y de fibras (Samarakoon et al. 1990, Belesky et al. 2006, Buerger et al. 2006). El contenido de fibra y de carbohidratos solubles determina la palatabilidad o preferencia por parte del ganado (González-Hernández y Silva-Pando 1996, Olf et al. 2002). La diferente capacidad productiva y calidad de los pastizales puede determinar la diferente intensidad de carga ganadera asociada a la variación de cobertura arbolada (Peri et al 2008, Treydte et al. 2010).

En la Patagonia, tanto argentina como chilena, se han realizados pocos estudios en sistemas silvopastoriles; en Argentina se han descrito efectos positivos del arbolado sobre la producción herbácea con especies arbóreas exóticas (*Pinus ponderosa* Doug. ex Laws.) (Fernández et al. 2007). En la Patagonia sur de Chile también se han obtenido efectos positivos de la cobertura de *Nothofagus antartica* (G. Forster) Oersted en la producción de los pastizales (Schmidt et al. 2009).

Este capítulo tiene por objetivo cuantificar los efectos de la cobertura arbolada de lenga en la capacidad productiva y la calidad de los pastizales. Se plantean los siguientes objetivos específicos:

- Cuantificar la variación de la PPN y la calidad bromatológica de los pastizales a través de un gradiente de cobertura arbolada de lenga;
- Cuantificar la intensidad de carga ganadera en el gradiente de cobertura de arbolado;
- Identificar el valor de la cobertura arbórea para el que se maximice la PPN;
- Identificar las familias (gramíneas, leguminosas, otras familias) de herbáceas que más contribuyen a la producción de biomasa de los pastizales.

3.2. Material y métodos

Se distribuyeron quince parcelas (20x20m) a lo largo de un gradiente de cobertura arbolada, desde bosques densos hasta praderas abiertas desprovistas de árboles, según la descripción realizada en el Capítulo 2.

Se determinó la biomasa herbácea producida mensualmente durante las dos temporadas de crecimiento analizadas, y se calcularon las variables productivas (PPN, consumo animal y calidad bromatológica) según la metodología descrita en el Capítulo 2. A fin de analizar las diferencias de calidad asociadas a la variabilidad florística de la biomasa lo largo del gradiente de cobertura, se determinó la composición florística en grandes familias (gramíneas, compuestas, leguminosas y otras familias) de las muestras de biomasa analizadas en los análisis bioquímicos. Como se ha explicado en el Capítulo 2, la calidad bromatológica se evaluó para el conjunto de las especies (muestras completas de biomasa) y para hojas verdes de las especies *Dactylis glomerata* L. y *Trifolium repens* L., dos especies de alto interés forrajero (Hepp et al. 1988) que estaban presentes a lo largo de todo el gradiente de cobertura.

3.2.1. Cobertura arbolada y medidas de PAR

En cada parcela se midió la radiación fotosintéticamente activa transmitida (PAR) a través del dosel y algunas características de la cobertura arbolada (del dosel): altura media del arbolado, número de árboles adultos (se consideraron adultos árboles con un diámetro a la altura del pecho, DAP, superior a 10 cm), área basal total y Tabla 1), según la metodología descrita en el Capítulo 2. Además, la cobertura arbolada se estimó mediante fotografías hemisféricas en enero de 2007. Los datos fueron procesados mediante el programa informático Gap Light Analyser (Frazer et al. 1999). Esta variable se correlaciona significativamente con la PAR transmitida, en los dos años (Fig. 1; r de Pearson = -0,96 y -0,97, respectivamente; $p < 0,05$). En adelante se utilizan los valores de PAR transmitido como el único indicador de la cobertura arbolada.

Tabla 1. Caracterización de las parcelas de estudio en el gradiente de cobertura arbolada agrupadas en cinco clases según su cobertura arbolada estimada en campo. Letras diferentes indican diferencias significativas entre clases (prueba *post-hoc* de Bonferroni; $p > 0,05$).

Clase de cobertura	PAR (%)	Cobertura* (%)	Altura arbolado (m)	Adultos (DAP >10cm)	Área basal total (m ²)
Pradera abierta	100 ^a	1,4 ^c	0 ^b	0 ^b	0 ^c
Arbolado disperso	67,6 ^b	24,2 ^b	13,38 ^a	1,33 ^{ab}	0,49 ^{bc}
Arbolado poco denso	34,2 ^c	67,2 ^a	18,44 ^a	7,00 ^{ab}	2,17 ^{ab}
Arbolado medio-denso	13,0 ^d	76,0 ^a	23,95 ^a	8,33 ^{ab}	2,37 ^{ab}
Bosque denso	3,9 ^d	81,6 ^a	21,51 ^a	11,00 ^a	2,92 ^a

(*) estimada mediante fotografías hemisféricas

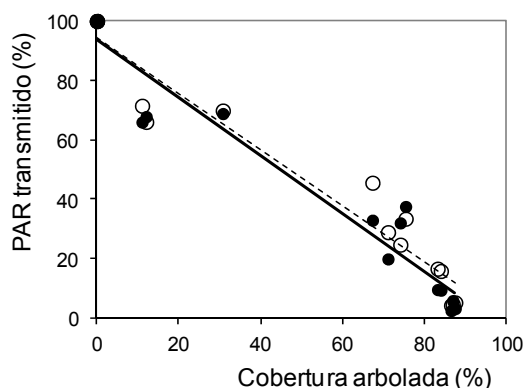


Figura 1. Relación entre los valores de cobertura medidos con fotografías hemisféricas y los valores de PAR transmitida registrada en cada parcela y año de estudio (2007: línea continua; 2008: línea discontinua).

3.2.2. Análisis numéricos

Las parcelas fueron agrupadas en las cinco clases según su cobertura estimada en campo a fin de examinar las diferencias de biomasa herbácea entre ellas y su variación a lo largo de las dos temporadas de crecimiento analizadas. Las diferencias entre clases de parcelas y temporadas de crecimiento en las características del dosel y en las variables productivas se analizaron mediante ANOVA de las variables transformadas por el logaritmo, considerando los efectos principales de los dos factores (clase de cobertura y año) y su interacción. Se utilizó una prueba *post-hoc* de Bonferroni para evaluar las diferencias entre las cinco clases de parcelas (Peña 2002). Se calcularon correlaciones de Pearson entre las variables productivas consideradas a fin de determinar la correspondencia estadística entre ellas.

El resto de los análisis se realizaron utilizando los valores de PAR transmitida como variable continua. La relación de este parámetro con las variables productivas se analizó mediante análisis de regresión en cada temporada de crecimiento. Los datos se ajustaron a modelos lineales o polinómicos de segundo orden. Estos últimos fueron seleccionados frente a los lineales, solamente cuando la función lineal no era significativa (prueba F) y el término de segundo grado en el polinomio (prueba T) era significativo (Peña 2002), a un nivel de confianza del 99%. En el caso de funciones polinómicas, se calculó el valor de la variable independiente (PAR transmitida) al cual se obtiene el valor máximo de la variable dependiente (PPN) igualando a cero la primera derivada de la función.

Para realizar los análisis numéricos se utilizaron los paquetes estadísticos STATGRAPHICS Plus Version 5.0 y SPSS Version 17.

3.3. Resultados

3.3.1. Estacionalidad de la producción de biomasa

El análisis de las clases de parcelas según su cobertura establecidas en el campo proporciona una visión general del efecto de la cobertura arbolada en la producción de biomasa de los pastizales y su variación estacional. En todos los casos, la biomasa producida llegó a un valor constante en enero, aproximadamente 130 días después el inicio de cada temporada de crecimiento (septiembre; Fig. 2a). En la primera temporada (2006-07), la media de biomasa acumulada fue aproximadamente el doble que en la segunda (499,5 y 255,8 g m⁻², respectivamente; $F = 20,1$; $p < 0,001$). Las clases también difirieron en este parámetro ($F = 4,5$; $p = 0,011$). En el primer año, las parcelas de cobertura intermedia acumularon ligeramente más biomasa que las áreas desprovistas de árboles y que los bosques densos, aunque las diferencias fueron marginalmente significativas ($F = 2,6$; $p = 0,099$). En el año más seco (2007-

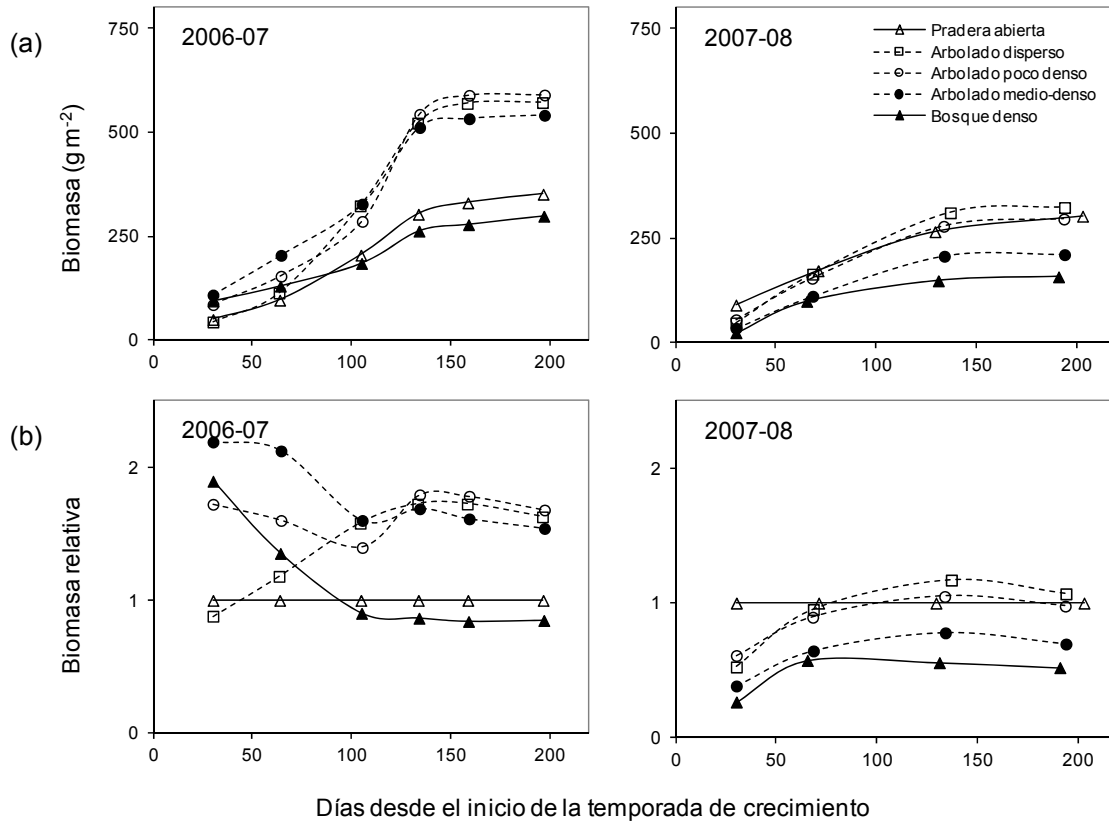


Figura 2. Curvas de acumulación de biomasa herbácea (a) y biomasa relativa (b) en el gradiente de cobertura arbolada, en las dos temporadas de crecimiento (2006-07 y 2007-08). Las parcelas se agruparon en clases según su cobertura estimada en campo, desde praderas abiertas sin arbolado hasta bosques densos. La biomasa relativa se calculó como el cociente entre la biomasa acumulada en cada clase respecto a la biomasa acumulada en praderas sin arbolado.

08; Capítulo 2), las diferencias entre clases de parcelas fueron menos patentes ($F = 2,4$; $p = 0,119$), aunque la interacción estadística entre la clase de cobertura y el año no fue significativa ($F = 0,6$, $p = 0,6$).

Cuando se analiza la variación de biomasa relativa, los resultados también revelan diferencias entre los años de estudio y las clases de parcelas según su cobertura arbolada (Fig. 2b). Respecto a las praderas abiertas sin arbolado, se acumuló más biomasa en parcelas con cobertura intermedia, no así en los bosques más densos. El resultado indica que el efecto positivo del arbolado en este parámetro fue menos notable en el año más cálido y seco (2007-08) que en el más húmedo (2006-07). El incremento observado en la cantidad de biomasa acumulada en parcelas de cobertura intermedia fue mayor entre diciembre y enero (100-150 días desde el inicio de cada temporada de crecimiento), coincidiendo con el periodo de máximo crecimiento vegetativo. Al principio y al final de ambas temporadas de crecimiento, estas diferencias de biomasa entre clases de parcelas fueron menores; esto fue menos evidente en el comienzo de la primera temporada de crecimiento, lo que podría deberse a la presencia de nieve en el área de estudio durante algunos días de septiembre (observación personal).

3.3.2. Producción primaria neta y consumo por el ganado

La PNN estuvo relacionada con la biomasa acumulada (r de Pearson = 0,977; $p < 0,001$) y, como ésta, fue menor en los bosques densos que en el resto de clases de cobertura, en los dos años de estudio. El ANOVA de la PPN entre clases de parcelas y años de estudio reveló resultados similares a los descritos para la biomasa. Asimismo, el consumo por parte del ganado en cada clase de cobertura presentó una alta correlación con PNN, en ambas temporadas (r de Pearson = 0,886; $p < 0,001$ y r de Pearson = 0,963; $p < 0,001$, en el primer y segundo año, respectivamente).

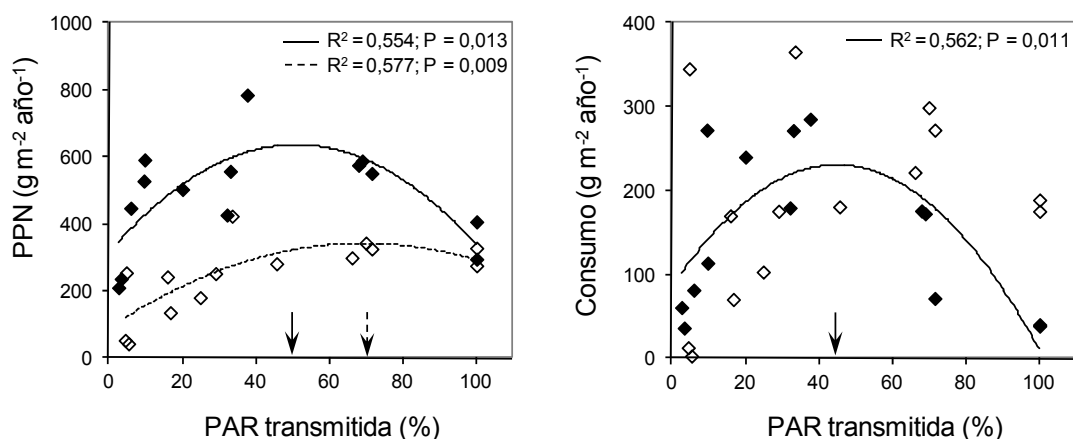


Figura 3. Relación entre la PAR transmitida y la producción primaria neta (PPN; a) y el consumo (b), durante las dos temporadas de estudio 2006–07 (símbolos llenos, línea continua) y 2007-08 (símbolos vacíos, línea discontinua). Las flechas indican el valor de PAR transmitido al que el modelo polinómico predice los valores máximos de PPN en la primera (línea continua) y la segunda temporada (línea discontinua). Se indican los coeficientes de determinación (R^2) para las funciones significativas.

Las funciones que mejor describieron la relación entre los valores de PAR transmitida y la PPN fueron polinómicas de segundo orden, en las dos temporadas de crecimiento (Fig. 3), indicando que este parámetro presentó valores más altos en la mitad del gradiente de cobertura que en los extremos de dicho gradiente. Los valores máximos de PPN se obtuvieron al 50,9% y 69,4% de PAR transmitida, en el primer (2006-07) y el segundo año (2007-08), respectivamente.

El consumo mostró un comportamiento similar a la PPN frente a la variación de la radiación, si bien solamente en el primer año, cuando el consumo máximo se obtuvo a 44,9% de PAR transmitida. En el segundo año los animales consumieron más en las parcelas con menores valores de PAR. En ambos años, las praderas abiertas presentaron valores de consumo animal más bajos que en el resto de las parcelas.

3.3.3. Calidad bromatológica de los pastizales

Los tres parámetros de calidad evaluados variaron linealmente con la cantidad de PAR transmitida a través del dosel (Fig. 4). Las relaciones fueron negativas para la proteína cruda y las fibras, y positivas para los carbohidratos solubles. Estas tendencias fueron similares en muestras completas y en las hojas verdes de las dos especies seleccionadas, salvo por la ausencia de relación significativa para la proteína cruda en hojas de *D. glomerata*. En general,

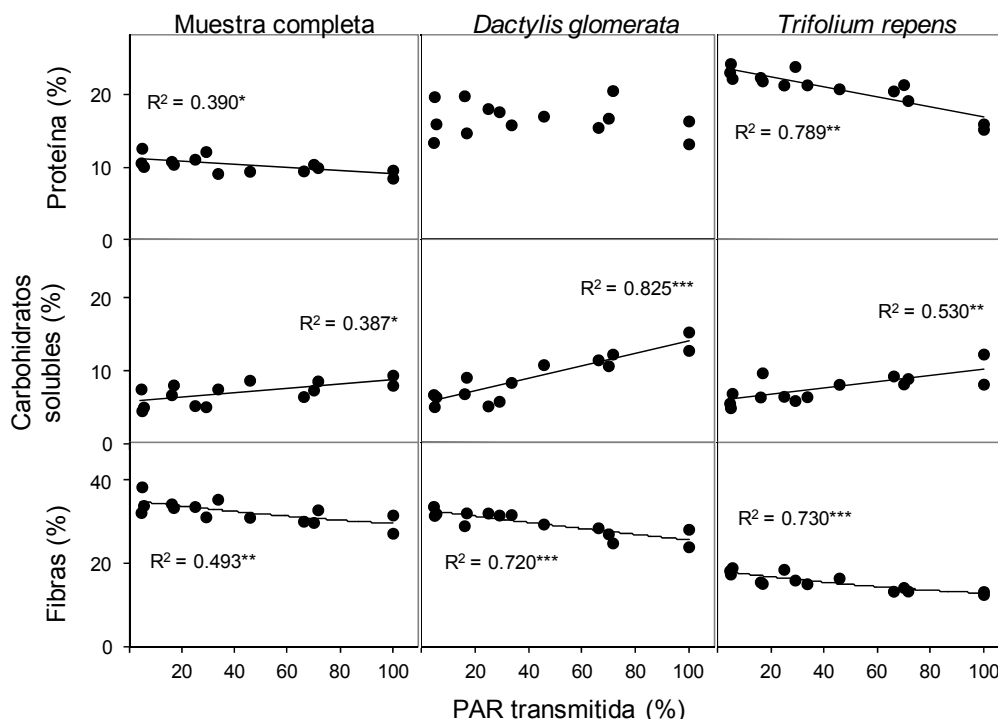


Figura 4. Relación entre la PAR transmitida y los parámetros de calidad bromatológica medidos durante la estación de máximo crecimiento vegetativo (enero). Los parámetros de expresan como el porcentaje de la biomasa referido al peso seco (%), $g\ g^{-1}$). Niveles de significación: * $P < 0.05$; ** $P < 0.01$; *** $P < 0.001$. Se indican los coeficientes de determinación (R^2) para las funciones significativas.

la PAR transmitida explica más variación en las hojas de *D. glomerata* y *T. repens* que en las muestras completas, dado que para las primeras los coeficientes de determinación eran mayores.

La cobertura arbolada también afectó la composición florística de la biomasa (Tabla 2). Salvo en los bosques densos, las gramíneas y las compuestas representaron la mitad de la biomasa vegetal. El aumento de PAR transmitida (disminución de la cobertura arbolada) se asoció al aumento de la abundancia de las compuestas (r de Pearson = 0,724; p = 0,003). Las gramíneas también aumentaron al aumentar la PAR, pero su abundancia disminuyó en los bosques densos. Las leguminosas y el resto de las familias también muestran una variación significativa con PAR transmitida; en cada extremo de la gradiente de cobertura arbolada, la menor abundancia de leguminosas (principalmente *T. repens*), junto con la mayor abundancia de las demás familias. Esto último es relevante para la conservación de la diversidad ya que esta categoría incluye muchas de las especies nativas (Capítulo 5).

Tabla 2. Biomasa producida en enero de 2008 (g m^{-2}) y composición florística en grandes familias, expresada como porcentaje de la biomasa referido al peso seco ($\%$, g kg^{-1}) en las cinco clases de parcelas según su cobertura arbolada. Los valores corresponden a los valores medios de tres parcelas por clase de cobertura. Letras diferentes indican diferencias estadísticamente significativas entre clases (prueba *post-hoc* de Bonferroni; $p > 0,05$).

	Biomasa	Gramíneas		Compuestas	Leguminosas*	Otras familias
		Todas	<i>D. glomerata</i>			
Pradera abierta	151,3 ^{ab}	31,5	11,7	27,1	10,3 ^{ab}	23,5 ^b
Arbolado disperso	192,0 ^a	36,2	12,4	24,2	15,0 ^{ab}	13,9 ^b
Arbolado poco denso	191,3 ^a	47,0	24,5	16,1	14,3 ^{ab}	9,5 ^b
Arbolado medio-denso	153,2 ^{ab}	36,0	15,3	13,0	24,5 ^a	21,4 ^b
Bosque denso	80,0 ^b	25,8	24,5	9,5	1,5 ^b	62,5 ^a

* La mayoría de las leguminosas son *T. repens*; ocasionalmente aparece *Vicia nigricans* Hook et Arn.

3.4. Discusión y conclusiones

3.4.1. Variación de la producción primaria neta de los pastizales

La producción primaria neta de los pastizales de áreas abiertas fue comparativamente menor que en las zonas con cierta cobertura arbolada, lo que indica un efecto positivo neto del arbolado para este parámetro. Existe evidencia empírica de mayor producción de biomasa con un incremento de cobertura arbolada en otros ecosistemas, como las sabanas (McPherson 1997, Scholes y Archer 1997), y en agroecosistemas en zonas de clima mediterráneo como las dehesas en España (Moreno 2008) y los Espinales en Chile (Ovalle et al. 2006). En nuestro caso, la producción disminuye en los pastizales de bosques densos por lo tanto la relación de la producción y la radiación transmitida a través del dosel es unimodal. Relaciones similares se han observado previamente en pastizales con arbustos en Norteamérica (Dodd et al. 1972, Pieper 1990). La cobertura arbolada puede proporcionar protección contra las condiciones de alta exposición de las

praderas abiertas, como la nieve y el fuerte viento, característicos de estas regiones patagónicas. En los bosques densos, la disminución de la producción herbácea (efecto neto negativo del arbolado) puede deberse a la competencia por los recursos edáficos (agua, nutrientes) o a la menor disponibilidad de luz. En sistemas silvopastorales con especies arbóreas exóticas próximos a la zona de estudio, resultados similares se ha interpretado como una evidencia de la competencia entre los árboles y las herbáceas (Fernández et al. 2007).

El análisis de la variación estacional y entre años puede ayudar a entender la influencia del árbol en la producción herbácea en estos ecosistemas. La variabilidad entre años de la producción herbácea se ha relacionado con variables climáticas (Naveh 1982, Sala et al. 1988). En general, la precipitación anual generalmente tiene una influencia positiva en la productividad de biomasa aérea (Fang et al. 2001). En este trabajo, la precipitación anual durante la primera temporada de estudio fue ligeramente más alta que el promedio a largo plazo, mientras que la segunda temporada fue más cálida y seca (véase Capítulo 2), lo que podría explicar las diferencias de producción y biomasa entre años de estudio.

Por otra parte, la producción de los pastizales fue máxima en las coberturas intermedias, pero los valores de PAR transmitida en el que se maximiza la productividad también difirieron entre años. De acuerdo con los modelos polinómicos descritos, en el año más húmedo el valor máximo de producción ocurrió a una mayor cobertura arbolada (50% de PAR transmitida) que en el año más seco (70% de PAR transmitida). Esto se opone a la idea general de que el arbolado favorece la producción de los pastizales en particular en los sitios más secos (Belsky et al. 1993, González-Hernández et al. 1998, Cubera y Moreno 2007). Sin embargo, la mayoría de estudios comparativos del efecto del arbolado en la producción de la vegetación herbácea se refieren a zonas de clima árido o semiárido, en los que el agua es un factor limitante de gran relevancia, y son más escasos estudios en climas templados (Joffre y Rambal 1993). Sin embargo, Mordelet y Menaut (1995) no encontraron ninguna interacción de precipitación anual, con influencia en la productividad del árbol sobre el suelo después de una comparación de 10 estudios. Estos estudios, sin embargo, se refieren a las respuestas de la planta a diferentes condiciones climáticas, y no a la variabilidad interanual, como es nuestro caso. Además, los estudios citados se refieren a los lugares en latitudes más bajas, un factor que afecta en gran medida la interacción entre la luz y la disponibilidad de agua.

Aunque no se han investigado los mecanismos específicos responsables de las respuestas a corto plazo de la producción primaria neta, los resultados sugieren que la combinación de la radiación solar y la disponibilidad de agua determinan la influencia de los árboles en los pastizales en estos ecosistemas patagónicos. La presencia de árboles genera un potencial hídrico del suelo más bajo y mayor evapotranspiración (Breshears 2006). En períodos más secos, ya sea interanual (año seco) o estacional (finales de la primavera) la escasez de agua podría representar un factor limitante para las plantas bajo el dosel, reduciendo el efecto generalmente positivo de la cobertura arbolada. El rápido aumento de la biomasa en zonas de cobertura intermedia representa el efecto neto positivo de los árboles al inicio de temporada (noviembre-enero). En estos meses, los

pastizales en áreas con arbolado disperso o medio denso podrían verse favorecidos por las suaves temperaturas y las mejores condiciones hídricas y edáficas que proporciona el arbolado, que compensarían el efecto negativo de la reducción de la radiación. Después de la estación de máximo crecimiento vegetativo (enero), la producción disminuye y al final de la temporada de crecimiento (marzo), el efecto neto de la cobertura arbolada fue más negativo. La escasez de agua en esta época parece minimizar el efecto positivo de los árboles, lo que sugiere que el efecto neto de los árboles depende del suministro hídrico.

El modelo de dos capas descrito por Walter (1971) considera la distribución vertical de las raíces de la vegetación leñosa y no leñosa y por tanto la inexistencia de competencia entre ellas. Esta teoría ha sido discutida y complementada (Schlesinger et al. 1990, Breshears y Barnes 1999), pero en los períodos más secos, el efecto neto de los árboles parece ser más negativo, debido a la competencia por el agua del suelo. La lenga tiene raíces relativamente poco profundas (Schulze et al. 1996), lo que hace menos probable la división vertical de raíces de árboles y herbáceas. Además, la lenga, como especie caducifolia, alcanza su máxima cobertura (área foliar) en enero, lo que también limita la disponibilidad de luz bajo el dosel durante el verano. La influencia del arbolado en la respuesta de la producción de los pastizales de las interacciones subterráneas y de los cambios de área foliar de lenga a lo largo del año, constituye una interesante motivación para futuros estudios (Ong et al. 1991, Sankaran 2004).

3.4.2. Variación de la calidad bromatológica e implicaciones para la gestión ganadera

La influencia de los árboles en la calidad bromatológica de los pastizales es coherente con la respuesta observada en otros ecosistemas; aunque se han observado efectos neutrales, el contenido proteico es generalmente mayor en las plantas bajo sombra (Clason 1999, Neel et al. 2008). Por el contrario los carbohidratos solubles generalmente aumentan con la cantidad de radiación (Samarakoon et al. 1990). No existe un efecto uniforme sobre el contenido de fibras (Peri et al. 2007), siendo este parámetro objeto de un recurrente debate en la literatura científica (Van Soest 1965, Jones y Roberts 1991, Van Soest et al. 1991, Smit et al. 2006). Sólo la proteína cruda en hojas de *D. glomerata* no mostró incremento con la cobertura de árboles, aunque Peri y colaboradores (2007) informaron de una relación directa entre estas dos variables, en un sistema silvopastoral con *Pinus radiata* en Nueva Zelanda. Los resultados sugieren que la variación en la calidad del pasto en el gradiente de cobertura estuvo más relacionada con la composición química de las especies individuales, que con cambios en la composición florística (Pérez-Corona et al. 1994, Vázquez-de-Aldana et al. 2000). Otros factores como la microtopografía o la textura del suelo y la madurez de las plantas o el estado sucesional afectan la calidad bromatológica (Montalvo et al. 1988, Pérez-Corona et al. 1995).

Las relaciones lineales encontradas entre los parámetros de la calidad y la radiación transmitida apoyan la hipótesis de que los pastizales de bosque tienen un valor nutritivo (indicada por el contenido en proteínas) más alto que las zonas sin árboles, a pesar de la reducción del contenido en azúcares (carbohidratos solubles en agua) que puedan comprometer la ingesta por los

herbívoros (Samarakoon et al. 1990, Jones y Roberts 1991, Fraser et al. 2009). La mayor intensidad de pastoreo (indicada en este caso por el consumo) en los pastizales con niveles intermedios de cobertura arbolada apoya el alto valor bromatológico de estos pastizales respecto a las praderas abiertas sin arbolado. Además, una combinación de pastos con sombra y sin sombra puede proporcionar una combinación variada de los nutrientes necesarios para la producción ganadera (Ludwig et al. 2008).

En definitiva, los resultados indican que niveles intermedios de cobertura arbolada de lenga en esta región de la Patagonia aumentan la producción primaria neta de los pastizales. Al mismo tiempo, los pastizales bajo arbolado medio-denso representan un valor nutritivo aceptable producto del compromiso entre el contenido proteico y la palatabilidad o preferencia por parte del ganado. Es recomendable profundizar en estas observaciones considerando más años de estudio y los posibles mecanismos específicos implicados en la relación árbol-pastizal y herbívoro-pastizal.

4. Heterogeneidad espacio-temporal de la producción herbácea en zonas de contacto bosque/pradera

4.1. Introducción

En este capítulo se analiza el contacto entre dos situaciones extremas de un gradiente de cobertura arbolada: el bosque denso y la pradera con escasa cobertura arbolada. El objetivo general es analizar la respuesta de la producción primaria neta del pastizal a las diferentes condiciones ambientales impuestas por ambos tipos de vegetación, en un contexto de conservación del bosque nativo a través de un uso silvopastoral de los valles ganaderos de la región. En estos, manchas remanentes de los bosques originales de lenga coexisten con amplias manchas de praderas abiertas en el interior de una misma unidad de explotación ganadera.

En el capítulo anterior se ha destacado la respuesta unimodal de la producción primaria neta (PPN) de los pastizales a un gradiente de PAR, que a su vez está asociado a un gradiente de cobertura arbolada. Valores intermedios de PAR mantienen altos valores de PPN, lo que apoyaría la implementación de un uso silvopastoral rentable que salvaguarde parte del potencial natural del bosque original. Sin embargo, la realidad ambiental de estos valles es la presencia de manchas densas de bosque que en muchos casos mantienen líneas de contacto (fronteras ecológicas) con grandes extensiones de pastizales no arbolados. La dinámica de estas fronteras y su papel en la producción ganadera de la región son poco conocidos, a pesar de constituir excelentes ejemplos donde estudiar las interacciones ecológicas entre bosque y pradera.

De acuerdo a los resultados mencionados anteriormente (Sánchez-Jardón et al. 2010a), la presencia de manchas densas de arbolado no permite en general alcanzar altos valores medios de PPN de los pastizales bajo su influencia. Sin embargo, se desconoce si este efecto está condicionado por la distancia a la zona de contacto entre el bosque denso y la pradera abierta. En las zonas de borde, las condiciones de luz, de estructura de la vegetación leñosa e incluso el uso que el ganado hace de las mismas es diferente a las zonas del interior de los bosques (Collins y Pickett 1987, Matlack 1994, de Miguel 1999), lo que podría condicionar una respuesta diferente de la PPN en función del cambio más o menos gradual de esos procesos y de su interacción a lo largo de la perpendicular a la línea de borde.

Son muchos los procesos que pueden afectar a parámetros productivos de los pastizales en zonas de fronteras ecológicas entre bosques y praderas abiertas. En la interacción entre ambos tipos de formación vegetal intervienen procesos microclimáticos, edáficos, de uso y de transferencia de agua, nutrientes e información entre los dos subsistemas en contacto (Forman

y Godron 1986, Saunders et al. 1991, Pickett y Cadenasso 1995, Cadenasso et al. 2003). Según la naturaleza de estos últimos y de la variable analizada en cada caso, la transición puede ser abrupta, suave o imperceptible (Strayer et al. 2003). El contacto entre un bosque denso y una pradera constituye una transición brusca para muchas variables físicas como la radiación solar, la temperatura y la velocidad del viento (Collins y Pickett 1987, Vetaas 1992, Matlack 1993). En muchos casos, el cambio en las condiciones microclimáticas determina importantes cambios en la estructura de las comunidades biológicas (Chen et al. 1999, Breshears 2006) cuya respuesta compleja está sometida a constante revisión por la investigación ecológica (Margalef 1974, Laurance et al. 2001, Cadenasso et al. 2003, López-Barrera 2004, Ries y Sisk 2004, Lindenmayer y Fisher 2008, Ries y Shugart 2008, Hufkens et al. 2009).

Entre los muchos factores que pueden condicionar el potencial productivo y la estructura de la vegetación herbácea en paisajes mosaicistas de bosques y praderas, se encuentra el uso diferencial que de ambos tipos de comunidades hacen los grandes herbívoros, particularmente el ganado. En sistemas silvopastorales de dehesa, algunos trabajos han centrado la atención sobre la influencia de los contactos monte-pradera en el comportamiento del ganado y el uso diferencial que este hace de ambos subsistemas (de Miguel et al. 1988, de Miguel 1999). La peculiar percepción que los animales tienen de las zonas arboladas y de los pastizales abiertos determina un diferente grado de consumo (extracción de nutrientes) y de aporte de estiércol en cada zona (McNaughton 1988, Treydte et al. 2010). Por lo general, el consumo animal se concentra en aquellas zonas donde la PPN herbácea es mayor, como consecuencia de la mayor disponibilidad de agua y nutrientes (Casado et al. 1985, de Miguel 1999) pero el uso diferencial mencionado condicionaría a su vez los valores de este parámetro y esta interacción raramente se ha estudiado (Treydte et al. 2010).

En este contexto, se pretenden alcanzar los siguientes objetivos concretos:

- Identificar la existencia de un patrón de organización espacial de la PPN a lo largo de un transecto perpendicular a la línea de contacto bosque/pradera;
- Caracterizar la variabilidad de la PPN a lo largo de un transecto perpendicular a la línea de contacto bosque/pradera a diferentes escalas de detalle espacial;
- Identificar los factores ecológicos responsables de la variabilidad espacial de la PPN en las zonas de contacto bosque/pradera.

4.2. Material y métodos

Se distribuyeron cuatro parcelas (80x10m) en la zona de contacto entre bosques densos y praderas, según la descripción realizada en el Capítulo 2.

Se determinaron las variables productivas (biomasa, PPN y consumo por parte del ganado), las variables físicas (radiación PAR y propiedades fisicoquímicas del suelo) y las coberturas por

especie herbácea y demás variables de vegetación (recubrimientos leñosos, herbáceas, hojarasca, suelo desnudo, troncos caídos y excrementos) según la metodología descrita en el Capítulo 2. Los registros de las variables de vegetación y las variables productivas fueron realizados en dos años consecutivos (2007 y 2008). Los registros de las variables físicas se registraron únicamente en el primer año (2007).

Los datos de las variables productivas se refieren a los 9 pasillos contiguos que recorren el transecto no cercado de cada una de las cuatro parcelas seleccionadas. Como variables explicativas de la PPN se utilizaron las variables físicas y de vegetación registradas en los límites de los pasillos; para ello se descartaron los datos correspondientes al límite de los pasillos de la mancha de bosque más alejado de la línea de contacto con la pradera. Utilización de la amplitud de nicho como medida de la heterogeneidad espacial

La identificación de un patrón de organización espacial de la PPN a lo largo del transecto bosque/pradera y el análisis de su variación a diferentes escalas de detalle constituyen dos de los objetivos concretos de este capítulo. Se pretende con ello analizar el grado de heterogeneidad de la PPN y comprobar si la disposición espacial de los pasillos muestreados influye sobre este parámetro. La escala espacial a la que se podría manifestar esta influencia no tiene por qué coincidir con la utilizada en el muestreo. Por ello, la heterogeneidad espacial de la PPN se analizó a diferentes escalas, desde la de mayor detalle (pasillo) hasta otras de menor detalle, mediante la reunión progresiva de los pasillos en sectores de mayor extensión. Los análisis de heterogeneidad fueron realizados sobre el conjunto de los pasillos de las cuatro parcelas juntas (en total 36 pasillos ordenados espacialmente según el valor medio de la PPN de las parcelas) y sobre el conjunto de los pasillos de cada parcela considerada independientemente de las restantes (9 pasillos por cada parcela) (Fig. 1). El primer conjunto de datos permitió analizar la heterogeneidad espacial de la PPN agrupando los 36 pasillos progresivamente hasta obtener dos bloques o parejas de parcelas, cada uno de los cuales reúne todos los pasillos de dos parcelas de estudio (con valores medios más parecidos de PPN) y constituye la escala de mínimo detalle espacial. El segundo conjunto de datos permitió analizar la heterogeneidad de la PPN agrupando progresivamente los 9 pasillos de cada parcela hasta obtener dos manchas, que coinciden con el conjunto de pasillos del bosque y de la pradera y constituye la escala de mínimo detalle espacial. Cuando el número total de pasillos analizados no era divisible por el número de agrupaciones se eliminó el pasillo central de cada parcela. Los análisis anteriores se calcularon independientemente para los dos años de muestreo.

Como medida de la heterogeneidad espacial de la PPN utilizó la Amplitud Promedio de Nicho (A) (Pielou 1975, Pineda et al. 1981b), que se ha calculado sobre los valores de PPN de cada pasillo o de los valores medios resultantes de las diferentes agrupaciones de estos. Al ser una única variable la analizada, el conjunto de datos se ajusta a un vector y no a una matriz como suele ser habitual en el uso de este parámetro como medida promedio de la distribución

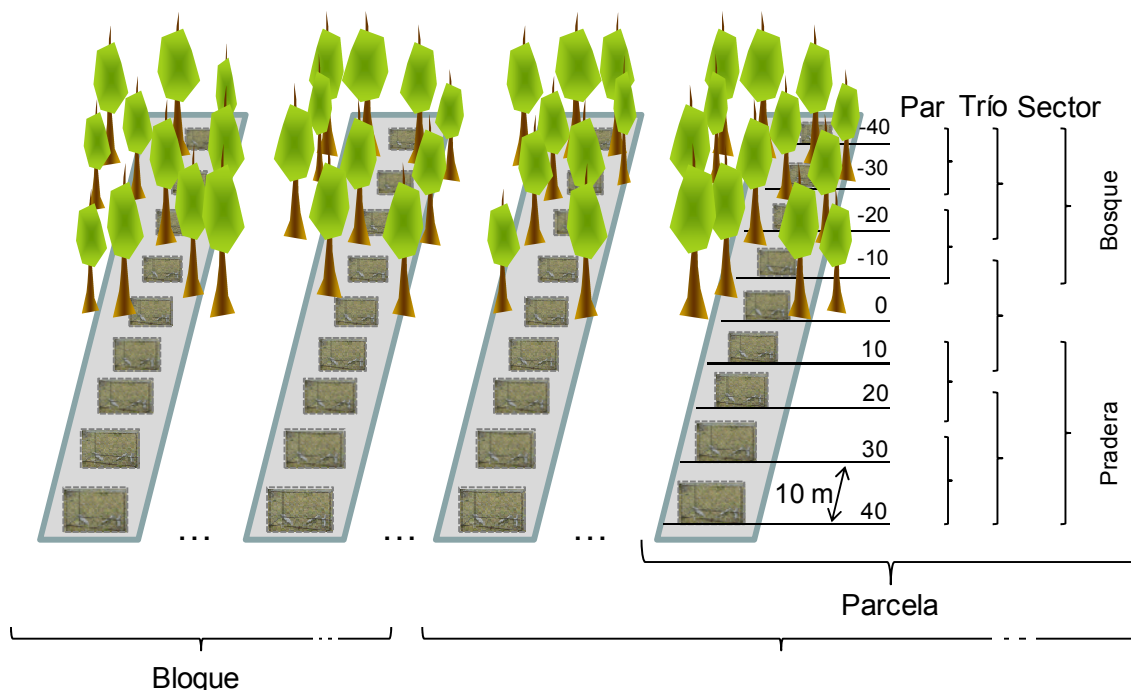


Figura 1. Esquema general del muestreo y de las escalas espaciales analizadas. Las escalas resultan de agrupar las observaciones muestreadas disminuyendo progresivamente el detalle espacial (pasillo, par de pasillos, trío de pasillos, sector [mancha bosque o pradera], parcela y bloque o pareja de parcelas). Los puntos suspensivos indican que las cuatro parcelas no son contiguas en el espacio.

espacial de la abundancia de un conjunto de especies y cálculo de la diversidad beta de comunidades biológicas (Pineda et al. 1988b). Por este motivo, a partir de ahora denominaremos a este parámetro Amplitud de Nicho (A). Este es un parámetro de gran

sensibilidad frente a cambios de valor de la variable considerada y permite la comparación entre conjuntos de datos con diferente número de observaciones, lo que facilita la interpretación de los resultados obtenidos a diferentes escalas espaciales.

$$A = \sum p_i \log p_i / \log n; p_i = x_i / \sum x \text{ (Pineda et al. 1981b)}$$

Siendo p_i el valor medio de la PPN obtenido para diferentes agrupaciones de los pasillos muestreados (x_i) dividido por la suma total de la PPN en el conjunto total de pasillos analizados ($\sum x$) y n el número de agrupaciones de los mismos.

Este método se ha aplicado con anterioridad en trabajos de comunidades vegetales a datos de abundancia relativa de especies para identificar el patrón de ocupación espacial y su evolución temporal (Pineda et al. 1981, de Pablo et al. 1982) pero hasta ahora no se había usado sobre los valores de una única variable.

El valor de A varía entre 0 y 1 (Pineda et al. 1981b). Un valor igual a la unidad indica máxima uniformidad de los valores de PPN en el conjunto de pasillos analizados a la escala contemplada. Por el contrario, un valor igual a cero indica la máxima heterogeneidad posible entre los valores de PPN a la escala considerada. De acuerdo a esto, la escala de detalle

espacial (agrupaciones de los pasillos) que proporcione el valor absoluto de A más pequeño corresponde a la escala de máxima segregación espacial de la PPN. La identificación de esta escala orienta sobre el patrón de organización espacial (de grano más grueso o más fino) y el tipo de procesos que podrían estar condicionando la variación espacial de la PPN en las zonas de contacto bosque/pradera. La coincidencia de la escala de máxima segregación de la PPN en el territorio estudiado y la obtenida de calcular la A sobre las variables físicas, sugeriría que existe influencia de estas variables sobre la PPN. Otros cálculos y análisis

En la comparación de valores medios o para comprobar la relación entre variables se utilizaron análisis de la estadística clásica, como la prueba T de Student, correlaciones paramétricas (Pearson) y regresiones múltiples por pasos sucesivos (considerando como criterio de entrada $F \leq 0.05$, y de salida si ≥ 0.1) (Sokal y Rohlf 1969). Las variables se transformaron logarítmicamente para normalizar los residuos de los modelos, ya que los objetivos son fundamentalmente explicativos y no tanto predictivos.

Para el cálculo del índice de amplitud promedio de nicho se utilizó el programa ENTROPIA. Para otros análisis se utilizaron los paquetes estadísticos STATGRAPHICS Plus Version 5.0 y SPSS Version 17.

4.3. Resultados

4.3.1. Variación espacial de la PPN

Los valores medios de PPN entre parcelas, manchas de bosque y pradera y entre años se muestran en la Tabla 1. Aunque los valores medios tendieron a ser mayores en el primer año de estudio (2006-07), las diferencias entre años no fueron significativas cuando se considera la parcela o la mancha de bosque. Sin embargo, sí se observaron al considerar sólo las praderas. En el año más seco y cálido (2007-08), los pastizales de la mancha de pradera presentaron valores sensiblemente menores.

En los dos años analizados una de las parcelas (d) alcanzó valores de PPN mayores que las otras. Las diferencias entre parcelas se incrementan si analizamos sólo los bosques. Dos de ellos (bosques a y b) presentaron valores de PPN menores que los dos restantes (bosques c y d), siendo estos últimos al menos 3,9 veces más productivos que los primeros. Los valores de PPN de algunos bosques (bosque d) superaron a los registrados en algunas praderas en el mismo año de estudio. En las praderas la PPN fue homogénea entre parcelas. En ningún caso se observaron interacciones significativas entre parcelas y años de estudio.

De acuerdo al gradiente de valores de PPN a lo largo del transecto bosque-pradera es posible identificar dos tipos de parcelas (Fig. 2). Las parcelas a y b muestran una tendencia gradual a aumentar desde el extremo del bosque hacia el extremo de la pradera. Sin embargo, las parcelas c y d muestran un comportamiento más errático, con una alta heterogeneidad dentro

Tabla 1. Valores medios de PPN ($\text{gr m}^2 \text{año}^{-1}$) para cada parcela (a, b, c y d) y año de estudio ($n = 9$) y para cada una de las manchas de bosque y pradera ($n = 4$). Las diferencias de los valores medios de PPN debidos a las parcelas y a los 2 años de estudio se comparan mediante ANOVAS. Se aportan los valores de F y la probabilidad asociada (valor p) de las mismas. Letras diferentes indican diferencias significativas (LSD al 95%) de PPN entre parcelas.

PARCELAS	a.	b.	c.	d.	F (p)	
					Parcela	Año
2006-07	193,1 ^b	220,8 ^{ab}	292,3 ^{ab}	373,9 ^a	7,467	1,2 (0,278)
2007-08	127,2 ^b	138,8 ^b	185,1 ^b	355,3 ^a	(0,0002)	
Sólo BOSQUES						
2006-07	85,9 ^b	24,5 ^c	229,8 ^{ab}	341,8 ^a	18,09	0,01 (0,955)
2007-08	42,0 ^c	62,7 ^{bc}	145,1 ^b	377,4 ^a	(<0,0001)	
Sólo PRADERAS						
2006-07	307,8	402,3	284,6	417,5	1,98 (0,1394)	9,31 (0,0047)
2007-08	215,8	193,1	222,7	359,3		

de cada sector de bosque y pradera. En estas últimas parcelas, los valores más altos de PPN se registran en pasillos cercanos a la zona de contacto entre esos sectores y no cercanos a los extremos del transecto como sucede el resto de parcelas.

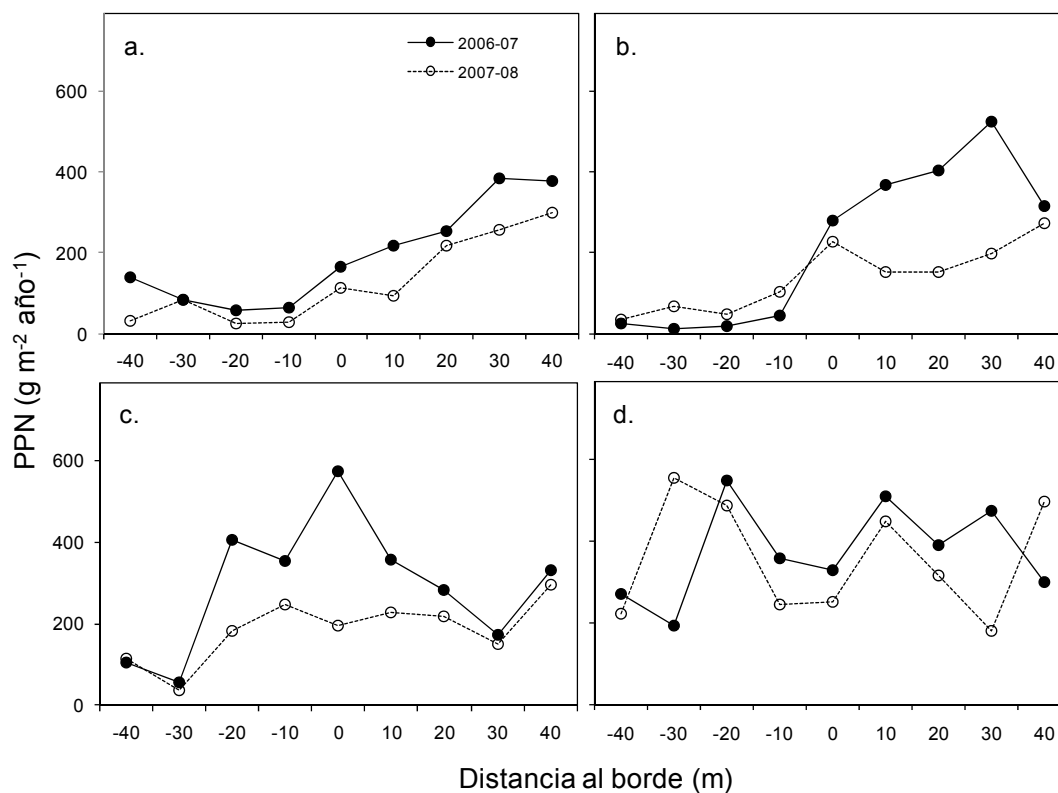


Figura 2. Valores de PPN en los pasillos de las cuatro parcelas estudiadas (a-d) y en los dos años analizados. La distancia 0 corresponde a la línea de contacto entre bosque y pradera abierta. Distancias negativas corresponden al sector de bosque y las positivas al de pradera.

Los patrones mencionados se repitieron en los dos años analizados, por lo que pueden considerarse poco dependientes de las condiciones meteorológicas anuales. Como ya se observó en la Tabla 1, los valores de PPN suelen ser menores en el segundo año, más seco y cálido, en la mayoría de los pasillos muestreados.

4.3.2. Escala de máxima segregación espacial de la PPN

La escala de máxima segregación espacial de una variable orienta sobre el tipo de procesos que estarían actuando de forma preferente sobre dicha variable. En el caso de la variación de la PPN a lo largo del transecto bosque-pradera, la máxima heterogeneidad espacial de este parámetro se ha detectado mediante el índice de Amplitud de Nicho (A) calculado sobre las diferentes escalas de detalle espacial que resultan de agrupar en un número progresivamente mayor los pasillos contiguos del transecto. El valor absoluto más bajo de A del espectro espacial contemplado permite identificar dicha escala. Los análisis se han realizado para los dos años de muestreo separadamente y para los dos conjuntos de datos: el conjunto de los 36 pasillos de las cuatro parcelas juntas (Fig. 3a) y el conjunto de los 9 pasillos de cada parcela considerada independientemente de las restantes (Fig. 3b).

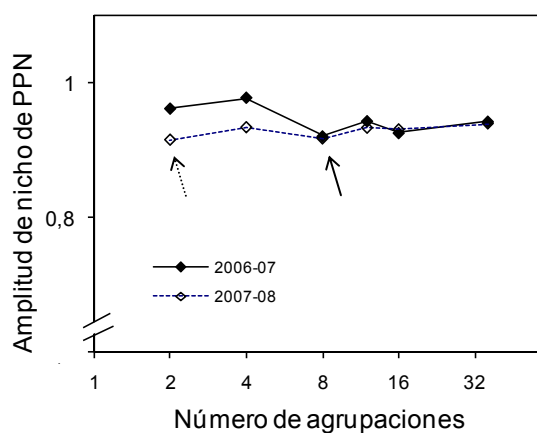


Figura 3a. Espectro de amplitud de nicho (A) de la PPN obtenido de agrupar progresivamente los 36 pasillos que resultan de unir en una única serie las cuatro parcelas analizadas en cada año de estudio. Las flechas indican el mínimo de A de cada año.

La figura 3a muestra el espectro de amplitud de nicho de los valores de A calculados sobre el conjunto de los 36 pasillos muestreados. Los valores registrados de A para cualquiera de las escalas y años analizados son siempre superiores a 0,9, lo que da idea de la escasa heterogeneidad de la PPN en el conjunto de datos analizados. No obstante, la escala de máxima heterogeneidad espacial de la PPN (mínimo valor de A) varía en función del año considerado. En el año 2006-07, representativo de un año promedio en precipitación y temperatura media anuales, la máxima segregación de la PPN se alcanza al considerar las 8

manchas de bosque-pradera. En el segundo año 2007-08, más cálido y seco, la máxima segregación de valores de la PPN se obtiene al agrupar los pasillos en dos grandes sectores que reúnen a dos parcelas cada uno (bloques), si bien el espectro es muy plano y el valor de A no es muy diferente del obtenido al considerar las 8 manchas de bosque y pradera de cada parcela. En este año, los valores mínimos de A reflejan el diferente comportamiento de la PPN en los dos tipos de parcelas (a,b vs c,d) ya identificados en el apartado anterior (Fig. 2). Destacan los menores valores absolutos de A registrados en el segundo año a escalas de poco detalle espacial (2 grandes agrupaciones de pasillos). Las condiciones climáticas más cálidas y secas parecen incrementar las diferencias de PPN entre las 4 parcelas y entre los 2 grandes bloques resultantes de agrupaciones de éstas. Sin embargo, las condiciones climáticas de cada año apenas influyen en la heterogeneidad de la PPN a escalas de mayor detalle espacial, por ejemplo, entre manchas de bosque y de pradera o entre pasillos. Un análisis posterior, que identifica la máxima heterogeneidad espacial de cada una de las cuatro parcelas, permite matizar esta observación.

La figura 3b muestra los espectros de A en las 4 parcelas de estudio analizadas de forma independiente. Al igual que lo observado en resultados anteriores, las tendencias de variación de los espectros permiten clasificar las parcelas en dos tipos o bloques (agrupaciones de pares

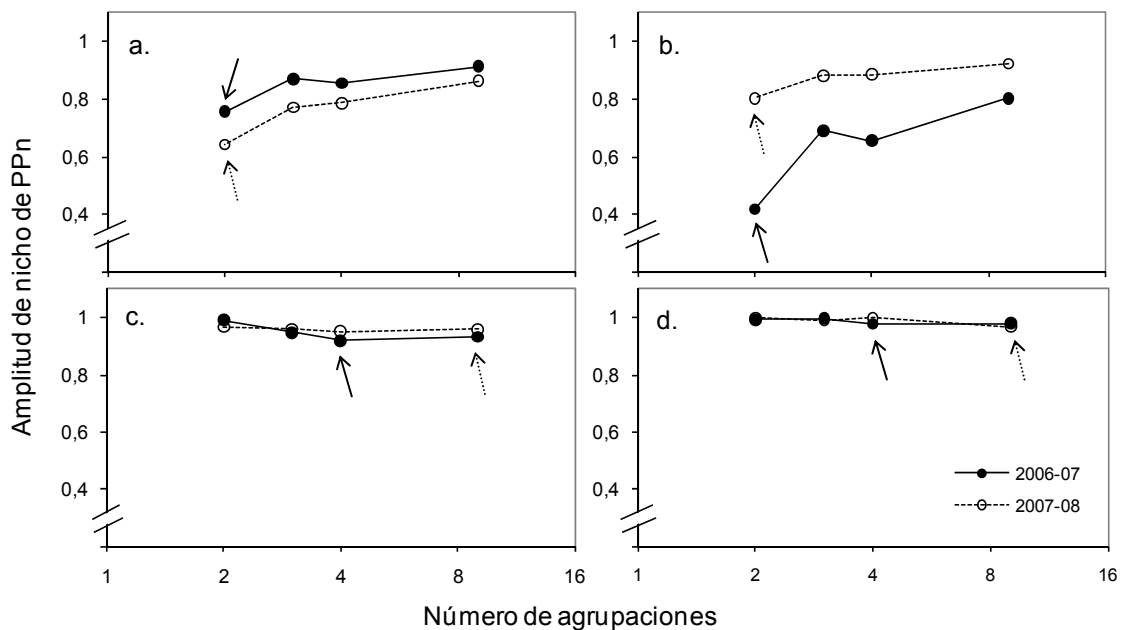


Figura 3b. Espectros de amplitud de nicho (A) de la PPN obtenidos al agrupar progresivamente los pasillos de cada una de las cuatro parcelas analizadas (a-d) y año (2006-07 línea continua y 2007-08 línea discontinua). Las flechas indican el mínimo de A de cada parcela y año.

de parcelas). Por una parte, las parcelas a y b (bloque 1), con espectros muy parecidos entre sí, similares en los dos años de estudio y en ambos casos con tendencia a disminuir los valores de A al disminuir el detalle espacial. Las parcelas b y c (bloque 2) muestran espectros también muy parecidos pero prácticamente planos en ambos casos, con valores mínimos a las escalas

de mayor detalle espacial, sin que se manifieste una tendencia clara de variación de los valores de A en los dos años.

En el primer bloque (parcelas a y b), la máxima segregación espacial de la PPN se alcanzó con claridad al agrupar los pasillos en dos grandes manchas de bosque y pradera (grano grueso). En estas parcelas, la heterogeneidad interna de cada una de estas manchas fue menor que la observada entre ellas. Los procesos asociados a la presencia y ausencia del bosque parecen en este caso ser más importantes que los que actúan en el interior de ambas manchas. El resultado es coherente con el observado en la Figura 2 y manifiesta la existencia de una alta homogeneidad interna tanto en el interior del bosque como en la pradera abierta. Sin embargo, la PPN es muy diferente entre ambos tipos de manchas.

En el otro bloque (parcelas c y d), aunque el espectro indica una alta homogeneidad espacial de los valores de PPN, sin embargo se observa cierta tendencia a disminuir los valores cuyo el detalle espacial es mayor (grano fino). En este caso, las diferencias de PPN entre las manchas de bosque y pradera no fueron muy notables, pero sí lo es dentro de ellas. La Figura 4 aporta información relevante sobre este aspecto. La gráfica muestra los espectros de A al considerar separadamente la PPN de bosques y praderas. Los espectros en las praderas abiertas son prácticamente planos en los dos años analizados, mientras que en los bosques muestran una clara tendencia a disminuir sus valores cuanto menor es el detalle espacial (grano grueso). Además, el promedio de los valores absolutos de A a todas las escalas contempladas fueron más altos en las praderas que en los bosques ($F = 13,4$; $p < 0,001$).

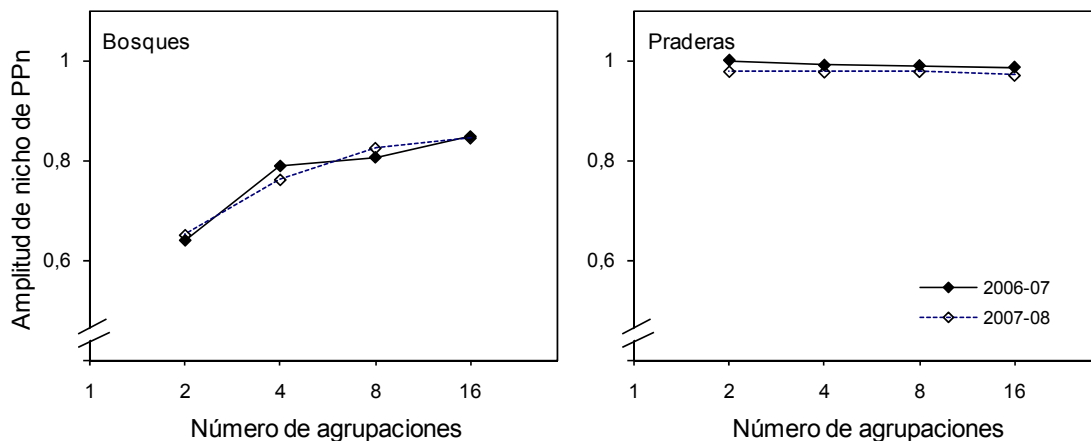


Figura 4. Espectros de amplitud de nicho (A) de la PPN en bosques y praderas por separado, en los dos años analizados.

Los resultados anteriores ponen de manifiesto la existencia de dos tipos de parcelas según la escala de máxima segregación espacial de la PPN (Fig. 3a y 3b). Las diferencias fueron debidas principalmente a la distribución de los valores de PPN en las manchas de bosque y no tanto en las praderas (Fig. 4). Este resultado es apoyado también por las diferencias de los valores medios de PPN entre las parcelas de ambos tipos de bloques (Fig. 2). Podemos

confirmar por tanto la existencia de dos tipos diferentes de bosques en el conjunto de los muestreados: los bosques de las parcelas a y b y los correspondientes a las parcelas c y d.

4.3.3. Identificación de factores relevantes sobre la PPN

La variación espacial de los valores de PPN a diferentes escalas espaciales se relacionó con un conjunto de variables ambientales, con la finalidad de detectar posibles factores que expliquen dicha variación. Los análisis han contemplado las relaciones de los valores medios de PPN y de las variables como la coincidencia en sus escalas de máxima segregación espacial. El objetivo de esta coincidencia fue identificar variables cuya escala de máxima segregación coincida con la obtenida para la PPN. El resultado permite atribuir a las variables que cumplan esa condición un cierto carácter de factores que explican la distribución espacial de este parámetro. Aunque la relación causal es difícil de asegurar en nuestro trabajo, una alta correlación entre dichas variables y los valores de PPN apoyaría también su condición de factores para explicar la variación de la PPN.

Tabla 4a. Valores de amplitud de nicho (A) de las variables analizadas a diferentes escalas espaciales, considerando el conjunto de los 36 pasillos que resultan de unir en una única serie las cuatro parcelas analizadas en 2006-07. En negrita los valores mínimos para cada variable.

	Bloque (N = 2)	Parcela (N = 4)	Mancha (N = 8)	Trío de pasillos (N = 12)	Par de pasillos (N = 16)	Pasillo (N = 36)
PAR transmitido (%)	0.997	0.998	0.857	0.896	0.880	0.912
Arbolado (%)	0.992	0.993	0.672	0.801	0.750	0.821
Matorral (%)	0.999	0.953	0.896	0.891	0.867	0.812
Herbáceas (%)	0.987	0.989	0.955	0.966	0.966	0.968
Suelo desnudo (%)	0.927	0.962	0.904	0.895	0.862	0.855
Hojarasca de lenga (%)	0.961	0.968	0.779	0.868	0.829	0.869
Troncos muertos (%)	0.987	0.992	0.980	0.977	0.958	0.921
Excrementos (%)	0.996	0.860	0.651	0.641	0.668	0.671
Leguminosas (%MS)	0.998	0.903	0.834	0.852	0.852	0.816
N-TOTAL (%)	1.000	0.992	0.987	0.990	0.990	0.992
Ndisp (ppm)	0.957	0.963	0.952	0.958	0.958	0.963
S-TOTAL (%)	1.000	0.987	0.985	0.988	0.988	0.990
Sdisp (ppm)	0.995	0.981	0.980	0.976	0.980	0.977
P (ppm)	0.978	0.939	0.928	0.944	0.944	0.953
K (ppm)	0.997	0.991	0.984	0.988	0.986	0.988
pH	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000
MO (%)	0.999	0.991	0.988	0.991	0.991	0.993
Relación C/N	1.000	1.000	0.999	0.999	0.999	0.998

Los espectros de A se han calculado para los valores del conjunto de las variables ambientales registradas en los pasillos de las cuatro parcelas. Las Tablas 4a y 4b muestran los valores de A obtenidos para dos conjuntos diferentes de datos: el conjunto de los 36 pasillos de las cuatro parcelas juntas (Tabla 4a) y el conjunto de los 9 pasillos de cada parcela considerada independientemente de las restantes (Tabla 4b). Se ha considerado sólo el primer año de

estudio (2006-07), cuyas características de temperatura y precipitación se ajustaban mejor a las condiciones climáticas promedio.

Tabla 4b. Valores de amplitud de nicho (A) de las variables analizadas a diferentes escalas espaciales, considerando el conjunto de los 9 pasillos de cada una de las cuatro parcelas muestreadas en 2006-07. En negrita los valores mínimos para cada variable.

	Parcela a.				Parcela b.			
	Mancha (N = 2)	Trío de pasillos (N = 3)	Par de pasillos (N = 4)	Pasillo (N = 9)	Mancha (N = 2)	Trío de pasillos (N = 3)	Par de pasillos (N = 4)	Pasillo (N = 9)
PAR transmitido (%)	0.288	0.528	0.491	0.581	0.178	0.460	0.431	0.548
Arbolado (%)	0.067	0.423	0.376	0.520	0.000	0.427	0.346	0.506
Matorral (%)	0.562	0.484	0.577	0.469	0.244	0.522	0.325	0.473
Herbáceas (%)	0.611	0.653	0.651	0.660	0.421	0.557	0.555	0.603
Suelo desnudo (%)	0.425	0.537	0.506	0.585	0.680	0.644	0.669	0.638
Hojarasca de lenga (%)	0.000	0.421	0.345	0.485	0.000	0.414	0.345	0.505
Troncos muertos (%)	0.680	0.637	0.663	0.613	0.648	0.686	0.597	0.598
Excrementos (%)	0.047	0.030	0.212	0.303	0.000	0.000	0.000	0.158
Leguminosas (%MS)	0.521	0.471	0.396	0.434	0.000	0.432	0.345	0.477
N-TOTAL (%)	0.681	0.687	0.687	0.689	0.681	0.688	0.686	0.689
Ndisp (ppm)	0.688	0.689	0.690	0.690	0.692	0.693	0.691	0.691
S-TOTAL (%)	0.681	0.687	0.686	0.687	0.692	0.693	0.692	0.691
Sdisp (ppm)	0.693	0.686	0.689	0.684	0.654	0.656	0.665	0.671
P (ppm)	0.693	0.689	0.688	0.685	0.661	0.677	0.677	0.681
K (ppm)	0.692	0.689	0.692	0.690	0.693	0.693	0.692	0.691
pH	0.693	0.693	0.693	0.693	0.693	0.693	0.693	0.693
MO (%)	0.691	0.692	0.692	0.692	0.691	0.691	0.692	0.692
Relación C/N	0.688	0.691	0.691	0.691	0.689	0.691	0.690	0.691

	Parcela c.				Parcela d.			
	Mancha (N = 2)	Trío de pasillos (N = 3)	Par de pasillos (N = 4)	Pasillo (N = 9)	Mancha (N = 2)	Trío de pasillos (N = 3)	Par de pasillos (N = 4)	Pasillo (N = 9)
PAR transmitido (%)	0.479	0.506	0.554	0.598	0.594	0.622	0.614	0.641
Arbolado (%)	0.000	0.400	0.346	0.497	0.000	0.262	0.326	0.436
Matorral (%)	0.676	0.659	0.647	0.557	0.558	0.502	0.531	0.452
Herbáceas (%)	0.679	0.673	0.685	0.679	0.689	0.687	0.690	0.687
Suelo desnudo (%)	0.613	0.635	0.567	0.588	0.467	0.358	0.285	0.236
Hojarasca de lenga (%)	0.613	0.671	0.634	0.646	0.682	0.668	0.678	0.676
Troncos muertos (%)	0.669	0.657	0.664	0.611	0.681	0.676	0.663	0.608
Excrementos (%)	0.690	0.671	0.640	0.523	0.086	0.360	0.381	0.446
Leguminosas (%MS)	0.616	0.414	0.506	0.429	0.693	0.612	0.692	0.623
N-TOTAL (%)	0.650	0.670	0.671	0.680	0.693	0.693	0.693	0.692
Ndisp (ppm)	0.669	0.680	0.679	0.684	0.597	0.616	0.623	0.632
S-TOTAL (%)	0.693	0.693	0.693	0.692	0.648	0.671	0.670	0.680
Sdisp (ppm)	0.684	0.669	0.681	0.670	0.692	0.689	0.685	0.683
P (ppm)	0.657	0.667	0.670	0.679	0.488	0.605	0.585	0.622
K (ppm)	0.680	0.689	0.686	0.689	0.618	0.656	0.648	0.665
pH	0.693	0.693	0.693	0.693	0.693	0.693	0.693	0.693
MO (%)	0.693	0.693	0.693	0.692	0.649	0.670	0.671	0.680
Relación C/N	0.693	0.692	0.693	0.692	0.693	0.693	0.693	0.693

Considerando el conjunto de los 36 pasillos de todas las parcelas (Tabla 4a), se observó que la escala de máxima heterogeneidad espacial (mínimo valor de A) de la mayoría de las variables analizadas se alcanzaba a una escala de grano grueso (mancha de bosque y mancha de pradera), la misma que la manifestada en este año por la PPN (Fig. 3a).

Dentro de cada parcela (Tabla 4b), la cobertura de arbolado y la PAR fueron las únicas variables que presentaron la máxima segregación espacial a escala de grano grueso (bosque/pradera) en todas las parcelas estudiadas. Para el resto de variables ambientales, las parcelas difirieron en las escalas de máxima segregación espacial de las mismas.

Los resultados anteriores permitieron identificar algunas variables como posibles factores sobre la variación espacial de la PPN en las parcelas analizadas. Entre ellas, la PAR y la cobertura de arbolado y de hojas de lenga son las que registran los valores de A más bajos a la escala de máxima segregación espacial de las parcelas: manchas de bosque y pradera en las parcelas a y b (bloque 1) y pasillos en las parcelas c y d (bloque 2). El resto de variables con máxima segregación a esta misma escala de mancha bosque/pradera (en su mayoría variables edáficas) podrían también explicar las diferencias de PPN, aunque sus altos valores absolutos de A (superiores un todos los casos a 0,9) indican una escasa variación entre manchas.

La Tabla 5 muestra la comparación de los valores medios de las variables agronómicas y ambientales en los bosques y en las praderas y entre los dos bloques de parcelas más diferentes (parcelas a y b vs parcelas c y d) identificados en la Tabla 2 y en la Figura 4. El error típico de la media es una medida de la heterogeneidad interna (variación en los pasillos) de los valores de las variables en cada unidad espacial considerada. Los bosques tuvieron en promedio menor producción y menor consumo animal que las praderas, aunque en el segundo año la diferencia no fue significativa. Este resultado destaca la importancia potencial del arbolado en el mantenimiento de una PPN en las áreas de bosque similar a la registrada en las praderas abiertas, al menos en años más calurosos y de menor precipitación como fue el año 2007-08. Bosques y praderas se diferenciaron, además de en la cobertura de arbolado, en PAR incidente, y en la cobertura de herbáceas y de hojarasca. No hubo diferencias significativas en la cobertura de suelo desnudo, de troncos muertos, abundancia de excrementos o de leguminosas. El suelo del bosque presentó más nitrógeno en forma disponible, menor relación C/N, más potasio y más fósforo que el de la pradera.

La comparación entre los dos bloques de parcelas mostró que las manchas de bosque difirieron en más variables ambientales que las manchas de pradera (Tabla 5). La cobertura de arbolado no difirió entre bosques pero sí hubo más PAR transmitida en el bloque 2. Este resultado pone de manifiesto que la luz que llega al suelo del bosque no depende sólo de la proyección vertical de la cobertura arbolada, sino también de otros factores, como podría ser el índice foliar, la naturaleza del límite del bosque (árboles altos o menor cobertura de matorral en el borde permiten la entrada de más luz al interior del bosque) o el tamaño y configuración de la mancha de bosque (tamaños pequeños o formas alargadas facilitan la entrada de luz lateral

hacia el interior de la mancha). Nuestros resultados muestran que estos factores son suficientes para lograr valores promedio de PAR en el interior de algunos bosques al menos 4,5 veces superiores a los de otros. Igualmente destacable es la diferencia de heterogeneidad interna de los valores de PAR en los dos tipos de bloques analizados. En el bosque del bloque 1 los valores de PAR son más uniformes (error típico más bajo) que en el bloque 2; en estos últimos se ha generado un mosaico de luces y sombras que produce alta heterogeneidad en los valores de PAR.

Tabla 5. Comparación de los valores medios (y error típico) de las variables de producción y del medio físico entre las manchas de bosques y praderas y entre los dos bloques de parcelas dentro de cada mancha. Las letras griegas indican diferencias significativas de los valores medios entre las manchas de bosque y de pradera (n = 16). Las letras latinas indican diferencias significativas entre bloques dentro de cada mancha (n = 8).

	PARCELAS		Sólo BOSQUES		Sólo PRADERAS	
	Bosque	Pradera	Bloque 1	Bloque 2	Bloque 1	Bloque 2
Producción (g m ⁻²)						
Año 2006-07	170.5 (41) ^β	353.0 (25) ^α	55.2 (14.6) ^b	285.8 (57.8) ^a	355.0 (33.7)	351.0 (38.2)
Año 2007-08	156.8 (41)	247.7 (27)	52.3 (10.2) ^b	261.2 (62.0) ^a	204.4 (24.7)	291.0 (43.9)
Consumo (g m ⁻²)						
Año 2006-07	106.4 (27) ^β	237.3 (29) ^α	27.1 (6.2) ^b	185.6 (34.7) ^a	225.9 (44.4)	248.6 (40.1)
Año 2007-08	120.5 (24) ^β	249.3 (32) ^α	31.1 (9.7) ^b	210.0 (46.8) ^a	187.7 (32.9)	310.9 (47.9)
PAR (%)	18.8 (6.2) ^β	100 (0) ^α	6.8 (1.6) ^b	30.9 (11.1) ^a	100.0 (0.0)	100.0 (0.0)
Arbolado (%)	89.1 (6.0)	0.3 (0.3)	93.8 (2.9)	84.4 (11.8)	0.6 (0.6)	0.0 (0.0)
Matorral (%)	11.9 (3.2)	5.9 (2.2)	14.3 (4.9)	9.6 (4.4)	2.6 (1.1)	9.2 (4.0)
Herbáceas (%)	71.7 (3.1) ^α	38.1 (5.6) ^β	21.2 (4.5) ^b	55.0 (5.9) ^a	72.6 (5.1)	70.9 (3.8)
Leguminosas (%MS)	2.7 (0.9)	4.0 (0.9)	1.0 (0.8)	4.4 (1.5)	6.0 (1.5) ^a	1.9 (0.4) ^b
Suelo desnudo (%)	7.0 (2.3)	6.6 (1.6)	6.9 (2.2)	7.0 (4.2)	11.1 (2.2) ^a	2.1 (0.4) ^b
Hojarasca (%)	40.3 (5.3) ^α	6.8 (1.9) ^β	55.8 (5.7) ^a	24.7 (4.1) ^b	0.01 (0.01) ^b	13.6 (1.4) ^a
Troncos muertos (%)	18.6 (3.3)	13.7 (2.6)	23.5 (4.6)	13.8 (4.4)	14.7 (4.5)	12.8 (2.8)
Excrementos (%)	1.1 (1.1)	1.3 (0.6)	0.02 (0.02) ^b	2.22 (0.80) ^a	2.3 (1.3)	0.4 (0.2)
Ntotal (%)	0.88 (0.05)	0.89 (0.06)	0.76 (0.06) ^b	0.99 (0.06) ^a	1.04 (0.09) ^a	0.75 (0.06) ^b
Ndisp (ppm)	47.3 (7.6) ^α	28.8 (2.5) ^β	30.4 (2.9) ^b	64.3 (12.4) ^a	26.4 (2.8)	31.3 (4.2)
Stotal (%)	0.10 (0.01)	0.09 (0.01)	0.09 (0.01)	0.11 (0.01)	0.11 (0.01) ^a	0.08 (0.01) ^b
Sdisp (ppm)	5.9 (0.6)	7.8 (0.82)	6.2 (1.0)	5.6 (0.8)	8.7 (1.2)	6.8 (1.1)
P (ppm)	75.8 (9.8) ^α	40.5 (4.9) ^β	78.1 (16.2)	73.5 (11.3)	55.1 (7.0) ^a	25.9 (1.7) ^b
K (ppm)	479 (35) ^α	365 (26) ^β	388 (33) ^b	570 (44) ^a	411 (33) ^a	304 (28) ^b
pH	6.17 (0.03)	6.22 (0.02)	6.13 (0.04)	6.22 (0.04)	6.19 (0.02)	6.25 (0.03)
Relación C/N	14.1 (0.3) ^α	12.7 (0.3) ^β	15.0 (0.3) ^a	13.1 (0.2) ^b	12.5 (0.4)	12.9 (0.4)
MO (%)	24.3 (1.2)	22.5 (1.5)	22.8 (1.9)	25.9 (1.3)	25.7 (2.2) ^a	19.2 (1.5) ^b

Los bosques del bloque 2 presentaron más herbáceas y menos hojarasca que los del bloque 1 (Tabla 5), así como más excrementos, más nitrógeno total y disponible, menor relación C/N y más potasio en el suelo. Los dos tipos de bosques no se diferenciaron en el resto de nutrientes del suelo ni en la proporción de leguminosas. Las praderas no difirieron en los valores de PPN, consumo animal, PAR (en ambos casos es del 100%), cobertura de herbáceas ni de excrementos, pero sí en la cobertura de leguminosas y suelo desnudo (Tabla 5), siendo mayores en el bloque 1 que en el bloque 2. El suelo de la pradera del bloque 1 fue también

más rico en nutrientes (materia orgánica, concentración total de nitrógeno y azufre, fósforo y potasio). Al contrario que lo descrito para el área de bosque, la hojarasca fue más abundante en la pradera del bloque 2.

Para profundizar en los factores que explican la variación de la PPN en el interior de ambos tipos de manchas se calcularon las correlaciones simples (r de Pearson) entre todos los posibles pares de variables (Tabla 6). La alta heterogeneidad interna de ciertas variables en algunos de los bloques de bosques y de praderas recomienda calcular estas correlaciones utilizando los valores de los pasillos como unidades de análisis.

Dentro de los bosques, la PPN se correlacionó positivamente con la PAR, el consumo, la cobertura de excrementos, el nitrógeno disponible y el pH, y negativamente con la cobertura de hojarasca y la relación C/N. La alta correlación positiva con las primeras variables destaca la importancia del comportamiento del ganado (consumo, aporte de excrementos) sobre los valores de PPN en el interior de las zonas de bosques, posiblemente como respuesta a mayores valores de PAR en algunos de estos pasillos. Aunque las dos fracciones del nitrógeno (total y disponible) estuvieron altamente correlacionadas (Tabla 6), la PPN de los pasillos del bosque se relacionó con la fracción disponible y no con la total. Destacamos que la cobertura de excrementos se correlacionó positivamente con las dos fracciones del nitrógeno así como con el potasio, y negativamente con la hojarasca y el contenido en MO. La relación entre estas variables y la PPN y el consumo animal es relevante en la discusión de los resultados.

El conjunto de variables correlacionadas con la PPN de los pasillos de las praderas difirió sensiblemente del encontrado en los bosques, y el consumo mostró una correlación significativa con este parámetro. La correlación registrada con el nitrógeno disponible fue también alta pero sólo marginalmente significativa ($p > 0,05$). Al contrario de lo que sucedía en los bosques, la abundancia de leguminosas en las praderas se correlacionó positivamente con algunas variables edáficas como el nitrógeno total, materia orgánica del suelo, azufre total, fósforo y potasio. Sin embargo se correlaciona negativamente con la hojarasca y sólo marginalmente con la relación C/N, si bien estas dos últimas variables no mostraron relación con ninguna otra variable en las praderas.

Tabla 6. Matriz de correlaciones (Pearson) entre las variables productivas y del medio físico (transformadas por el logaritmo+1) registradas en el primer año de estudio (2006-07) en las áreas de bosque y de pradera. En negrita los coeficientes significativos ($P < 0,05$; $n = 16$).

Sólo BOSQUES	PPN	Consumo	Excrementos	Leguminosas	Hojarasca	Ntotal	Ndisp	Stotal	Sdisp	P	K	pH	MO	C/N	
PAR	0.730	0.610			0.252	-0.547	0.172	0.479	-0.048	0.387	-0.228	0.390	0.472	0.062	-0.349
PPN		0.893	0.674		0.453	-0.648	0.224	0.546	-0.041	-0.016	-0.337	0.395	0.578	0.002	-0.642
Consumo			0.619		0.426	-0.631	0.368	0.572	0.133	0.045	-0.123	0.430	0.463	0.161	-0.679
Excrementos					0.288	-0.744	0.615	0.769	0.452	-0.124	0.230	0.585	0.433	0.485	-0.624
Leguminosas						-0.293	-0.100	0.100	-0.167	0.027	-0.451	0.087	0.021	-0.238	-0.276
Hojarasca							-0.368	-0.589	-0.136	0.327	-0.027	-0.485	-0.410	-0.204	0.579
Ntotal								0.845	0.897	-0.020	0.717	0.770	0.121	0.946	-0.646
Ndisp									0.650	-0.057	0.405	0.914	0.190	0.777	-0.600
Stotal										-0.060	0.832	0.648	0.023	0.924	-0.402
Sdisp											-0.166	0.014	-0.159	-0.009	0.035
P												0.411	-0.065	0.837	-0.088
K													0.076	0.750	-0.447
pH														-0.081	-0.540
MO															-0.365

Sólo PRADERAS	PPN	Consumo	Excrementos	Leguminosas	Hojarasca	Ntotal	Ndisp	Stotal	Sdisp	P	K	pH	MO	C/N
PAR	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd	nd
PPN		0.592	0.175	0.047	-0.033	-0.094	0.403	-0.113	-0.139	0.135	0.097	0.047	0.007	0.317
Consumo			-0.140	0.050	0.154	0.157	0.559	0.226	0.164	0.157	0.083	-0.030	0.208	0.153
Excrementos				0.138	-0.405	0.024	-0.368	-0.021	-0.159	0.274	0.180	-0.095	0.084	0.185
Leguminosas					-0.547	0.722	0.157	0.754	0.605	0.850	0.707	-0.338	0.599	-0.422
Hojarasca						-0.622	0.205	-0.544	-0.282	-0.767	-0.576	0.443	-0.576	0.172
Ntotal							0.342	0.977	0.798	0.807	0.902	-0.570	0.949	-0.208
Ndisp								0.328	0.204	0.040	0.378	0.033	0.387	0.124
Stotal									0.846	0.802	0.856	-0.579	0.906	-0.270
Sdisp										0.607	0.685	-0.412	0.695	-0.359
P											0.755	-0.604	0.781	-0.119
K												-0.555	0.879	-0.089
pH													-0.672	-0.288
MO														0.110

nd : no disponible (la PAR transmitida es invariable en las praderas)

4.3.4. Respuesta de la PPN en bosques y en praderas

Los resultados anteriores podrían estar enmascarando una respuesta de la PPN de los pasillos de bosques y praderas más compleja de lo que reflejan sus correlaciones con variables individuales. Es posible que la PPN responda a la combinación compleja de dos o más variables ambientales, aunque estas no se correlacionen directamente con ese parámetro. Para observar esta posible respuesta, se han calculado con fines descriptivos regresiones múltiples (por pasos) entre los valores de PPN en los pasillos de bosques y praderas, considerados aisladamente, con el conjunto de variables ambientales, como variables independientes en la función. La exclusión de alguna variable en las funciones obtenidas no disminuye su posible influencia sobre la PPN, detectada por los valores individuales de correlación de Pearson (Sokal y Rohlf 1969). Los coeficientes de correlación de la Tabla 6 no coinciden con los obtenidos en los análisis de regresión múltiple por pasos, dado que en estos últimos se utilizan correlaciones parciales que mantienen constante el resto de variables explicativas (Peña 2002).

El modelo de regresión múltiple por pasos considerando los pasillos de todas las parcelas, mostró una relación de la PPN con los valores de PAR y de nitrógeno disponible ($F = 35,9$; $p < 0.001$). El resto de variables ambientales fueron excluidas de la ecuación, que puede expresarse como:

$$\log(\text{PPN}) = 0.821 \cdot \log(\text{PAR}) [t = 8,4; p < 0,001] + 0.231 \cdot \log(\text{Ndisp}) [t = 2,3; p = 0,032]$$

La ecuación explica más de 70% (R^2 corregida = 0,706) de la varianza total de la PPN en el estudio. Es probable que en esta ecuación influyan proporcionalmente más los valores de PPN registrados en los pasillos del bosque que en las praderas abiertas, ya que en estas la PAR es siempre del 100% y tanto la PAR como el nitrógeno disponible muestran una alta correlación positiva con este parámetro sólo en los bosques (Tabla 6). Resultados anteriores muestran una alta variabilidad interna de la PPN en los pasillos de bosque y muy pequeña en los de las praderas abiertas (Tabla 5), lo que apoyaría también esa consideración.

El modelo de regresión múltiple obtenido analizando los pasillos de bosque incluye la variable PAR, pero en este caso la variable nitrógeno disponible es sustituida por la relación C/N. Estas variables estuvieron altamente correlacionadas en la Tabla 6, por lo que aunque aportan poca información, sintetizan la respuesta de la PPN en las manchas de bosque. La ecuación explica cerca del 66% de la varianza de la PPN (R^2 corregida = 0,658) y presenta la forma:

$$\log(\text{PPN}) = 0,169 \cdot \log(\text{PAR}) [t = 3,6; p = 0,003] + 2,176 \cdot \log(\text{C/N}) [t = -2,7; p = 0,017]$$

El modelo de regresión múltiple obtenido para los pasillos de pradera abierta, muestra una relación de la PPN exclusivamente con el nitrógeno disponible. Paradójicamente, el consumo animal que era la variable más correlacionada individualmente en las praderas (Tabla 6) no se incluye en la ecuación y sí lo hace el nitrógeno disponible que en dicha tabla muestra una correlación marginal ($p > 0,05$). El resultado no apoya la hipótesis de una respuesta muy compleja de la PPN al conjunto de variables ambientales en las praderas pero destaca una vez más la

importancia del N disponible, variable que quedaba enmascarada en los resultados univariantes. En cualquier caso, la ecuación explica menos del 30% de la varianza del conjunto de datos de PPN analizado (R^2 corregida = 0,258) y toma la forma:

$$\log(\text{PPN}) = 0,561 \cdot \log(\text{Ndisp}) [t = 2,3; p = 0,037]$$

4.4. Discusión y conclusiones

4.4.1. Heterogeneidad espacial y temporal de la PPN

La máxima heterogeneidad espacial de la PPN en el conjunto de las parcelas analizadas se alcanzó a una escala de grano grueso, es decir, cuyo se comparan las manchas de bosque y pradera. El análisis del espectro de amplitud de nicho de los valores de PPN confirmó que las diferencias entre bosque y pradera fueron más importantes que la heterogeneidad a microescala (pasillos) o que la variabilidad entre parcelas, y también predominaron sobre la variabilidad entre años. Sin embargo, cada parcela mostró una variación espacial diferente de la PPN en el gradiente bosque/pradera. Mientras que unas parcelas mostraron una variación gradual a lo largo del gradiente, otras mostraron un comportamiento más errático. Las escalas de máxima heterogeneidad espacial fueron diferentes en ambos tipos de parcelas, y manifestaron también diferentes valores medios de PPN. Las diferencias son debidas principalmente a la diferente estructura de los bosques en ambos tipos de parcelas.

La transición abrupta en las condiciones físicas entre los ambientes de bosque y pradera (Collins y Pickett 1987, Vetaas 1992) determina en muchos casos una disminución de la producción en el bosque. En nuestro caso, no puede afirmarse que exista una disminución gradual generalizada de la PPN al aproximarnos al borde de bosque, ya que este efecto sólo se observa en algunas parcelas. Los escasos trabajos que han analizado la respuesta al gradiente de distancia al bosque no han detectado disminución generalizada de la producción (Matlack 1993, 1994, Riedel y Epstein 2005). Por el contrario, aunque los valores de PPN fueron, en promedio, más altos en las praderas, algunos bosques presentan valores equivalentes o superiores a los de las praderas aledañas. Este resultado pone de manifiesto el potencial del arbolado en el mantenimiento de una alta PPN de los pastizales, y constituye una base ecológica para la implementación de un sistema silvopastoral en nuestra zona de estudio. La percepción de los bordes bosque/pradera como fronteras nítidas o sistemas estáticos queda obsoleta frente a la consideración de otros factores, como la fisionomía, orientación y geometría del borde o el desarrollo sucesional de la comunidad (Belsky 1994, Matlack 1994, Murcia 1995, Pickett y Cadenasso 1995, Laurance et al. 2001, Strayer et al. 2003).

La prevalencia del contraste bosque/pradera sobre las demás escalas de análisis espacial se confirmó para el primer año de estudio, que fue representativo de un año promedio en precipitación y temperatura media anuales. Además de la disponibilidad de agua en el suelo, la disponibilidad de nutrientes también podría verse afectada en años secos, al reducirse la actividad

metabólica de los microorganismos y por tanto las tasas de mineralización de los nutrientes edáficos (Schlesinger 1991). En el segundo año, más cálido y seco, las diferencias de PPN entre bosque y pradera fueron menores y predominaron las diferencias entre pares de parcelas. Años más secos afectaron más a comunidades con altos valores de PPN, es decir a praderas y a bosques más productivos. La explicación de esta respuesta no es posible en este trabajo. En general, no abundan los estudios de bordes que consideren varios años de estudio (Murcia 1995) y que pudieran dar respuesta al papel del arbolado como elemento estabilizador de la producción herbácea, en respuesta a la variabilidad climática interanual.

4.4.2. **Caracterización ecológica de la PPN en bosques y praderas**

Los procesos ecológicos que determinan la producción herbácea en cada subsistema fueron diferentes y se expresaron a diferentes escalas. Independientemente de la intensidad de la interacción entre bosque y pradera, la producción herbácea mostró un patrón de variación espacial diferente en cada sector. En la pradera, la distribución de los valores de producción permaneció uniforme cuyo se compararon parcelas o conjuntos de estas. La producción en interior de las praderas puede ser altamente variable a escalas de mucho detalle, por el efecto de la microtopografía en el flujo del agua y de los nutrientes del suelo (Gea-Izquierdo et al. 2009) y en la comunidad de microorganismos edáficos (Ritz et al. 2004), entre otros aspectos posibles. En nuestro caso, las mayores diferencias de los valores de PPN en las praderas ocurrieron a la escala de máximo detalle espacial (heterogeneidad de grano fino). En este trabajo las unidades de muestreo están separadas 10 metros, lo que impide detectar patrones de variación espacial inferiores a ese nivel de detalle.

En el conjunto de los bosques, la máxima segregación espacial de la PPN se ajusta a un patrón de grano grueso, en concreto a una escala que recoge la reunión de pares de manchas de bosque. Ambos tipos de bosques mostraron valores medios muy diferentes de PPN y también muy diferente heterogeneidad interna de los mismos.

4.4.3. **Influencia de la PAR y de la fertilidad del suelo**

En términos generales, la PAR explica bien la variación de los valores de PPN en las parcelas analizadas. Las praderas tuvieron mayor producción que los bosques, si bien la fertilidad del suelo fue comparativamente menor (en nitrógeno disponible, fósforo y potasio). Los bosques con mayores valores de PPN fueron aquellos que recibieron mayor intensidad de PAR en su interior. La respuesta de la PPN se refuerza por el enriquecimiento del suelo en nitrógeno, si bien la respuesta relativa a estas variables puede variar en las manchas de bosque respecto a las de pradera. En muchos ecosistemas terrestres el nitrógeno se ha considerado el principal factor limitante (Whitehead 1995) aunque algunos trabajos destacan la importancia del fósforo en bosques templados (Vitousek y Howarth 1991, Attiwill y Adams 1993). Nuestros resultados confirman la importancia del nitrógeno para explicar la producción herbácea en estos sistemas patagónicos, tanto en bosques como en praderas, por encima de otros nutrientes esenciales como el fósforo, el potasio o el azufre. En cualquier caso, en todas las situaciones los valores de K y P

en el suelo son muy altos comparado con los suelos agrícolas de la región (Hepp et al. 1988), por lo que estos nutrientes no serían un factor limitante de PPN.

En sistemas agropecuarios, la fertilización nitrogenada puede proceder de la fijación del nitrógeno atmosférico por las leguminosas, del aporte de materia orgánica del árbol (hojarasca o troncos muertos) o de la fertilización natural por excrementos del ganado (Schlesinger 1991, Williams y Haynes 1995, Lovell y Jarvis 1996, Bardgett et al. 1998, Cech et al. 2010, McGregor y Brown 2010, Sjögersten et al. 2010). En los bosques más productivos de los analizados por nosotros se registró mayor abundancia de excrementos que en los bosques menos productivos, mientras que la cobertura de hojarasca fue menor y no se detectaron diferencias en la abundancia de leguminosas y de troncos muertos entre los dos tipos de bosques. La abundancia de excrementos y varios nutrientes del suelo (nitrógeno total y disponible, potasio y relación C/N) estuvieron altamente correlacionados en los bosques. El resultado parece vincular el comportamiento animal con los valores de PPN a través de los aportes de excrementos, que podrían estar enriqueciendo el suelo en determinados minerales esenciales. La ausencia de correlación positiva entre la concentración de nutrientes edáficos y la abundancia de hojarasca descarta a esta variable como posible fuente de fertilidad en estos sistemas, tanto en zonas arboladas como en las praderas. La descomposición de la hojarasca, previa a la mineralización es un proceso lento en bosques templados que puede provocar la inmovilización de estos nutrientes en el suelo (Attiwill y Adams 1993). De hecho, PPN y abundancia de hojarasca estuvieron negativamente relacionadas tanto en el bosque como en la pradera, lo que indicaría un efecto neto negativo de la acumulación de hojarasca sobre la producción herbácea, como se ha descrito en otros trabajos (Facelli y Pickett 1991, Montalvo 1992, Scholes y Archer 1997, Xiong y Nilsson 1999). En las praderas, las leguminosas estuvieron asociadas a altas concentraciones de materia orgánica y la mayoría de los nutrientes edáficos, lo que puede indicar una influencia indirecta sobre la producción. Mientras que en el bosque, no se relacionaron con la producción ni los nutrientes.

Las diferencias en las características ambientales de los bosques pueden ayudar a identificar los procesos ecológicos que determinan la producción en zonas arboladas (Breshears 2006). En los bosques de mayor PPN de los estudiados se registró la misma cobertura arbolada que en bosques menos productivos, pero los valores de PAR transmitida fueron significativamente más altos (más de 4,5 veces) y más heterogéneos internamente, formando un mosaico interno de luces y sombras. Además de diferenciarse en la estructura del dosel, los bosques con mayor PAR presentaron mayor cobertura de herbáceas y menor cobertura de hojarasca (acorde con la mayor producción); el suelo era más rico en nitrógeno (total y disponible) y en potasio y la relación carbono-nitrógeno era menor. La mayor radiación a través del dosel en bosques con valores similares de cobertura arbolada puede deberse bien a un menor índice foliar (posiblemente menor densidad de árboles) o a una mayor entrada lateral de la luz a través del contacto con las praderas (tamaño y configuración de los bosques, naturaleza del contacto, altura de los árboles, ausencia de matorrales). Esto favorecería, mayores valores de PPN y un ambiente mosaicista en el interior del bosque (pasillos con alta variación de PAR). A mayores valores de PPN, mayor pastoreo por el ganado y por el resto de herbívoros, ya que estos suelen concentrar el consumo

en pastizales con alta producción (Casado et al. 1985, Gómez Sal et al. 1992, de Miguel 1999). El aporte de excrementos podría explicar parte del aumento en la concentración de nitrógeno y fósforo disponibles y en el carbono orgánico (Williams y Haynes 1995), así como de potasio y azufre, y la disminución del pH (McGregor y Brown 2010). Los patrones espaciales de depósito de excrementos son conservados en el tiempo (Auerswald et al. 2010), por lo que las condiciones fisicoquímicas del suelo de las áreas de mayor pastoreo pueden ser notablemente modificadas. Las correlaciones simples en el bosque apoyan esta hipótesis, al confirmarse una alta correlación entre los excrementos y algunos nutrientes edáficos. La mayor carga de animales en zonas de mayor radiación favorecería, a su vez, la producción por la fertilización natural proporcionado por los excrementos del ganado, de forma similar a un proceso de retroalimentación positiva (McNaughton 1988, McNaughton et al. 1989, Belsky 1994).

El mecanismo de retroalimentación de la producción propuesto para el bosque no se cumple en la pradera (los excrementos no se correlacionan con PPN ni con ninguno de los nutrientes edáficos), luego los mecanismos de fertilización nitrogenada pueden ser diferentes en ambos sistemas. La correlación positiva entre las leguminosas y el contenido de nitrógeno total (entre otros nutrientes) sugiere que, en las praderas, este grupo taxonómico podría constituir la principal entrada de nitrógeno al sistema, al contrario de lo que ocurriría en los bosques donde no se correlacionaron con la producción ni con los nutrientes edáficos. La Figura 5 muestra un esquema conceptual de los procesos que explican la PPN en los dos tipos de sistemas.

En las praderas el nitrógeno en forma disponible no se correspondió con el total, lo que sugiere que puede existir un déficit de mineralización de nitrógeno respecto al bosque (igual cantidad de nitrógeno total pero menor cantidad en forma disponible). Las condiciones más favorables de actividad microbiana en el suelo del bosque (menor densidad aparente, menor fluctuación de temperatura y humedad, mayor relación carbono-nitrógeno, favorecen la mineralización de las formas orgánicas del nitrógeno (Jackson et al. 1990, Attiwill y Adams 1993, Belsky y Blumenthal 1997), mientras que en las praderas este proceso podría limitar la disponibilidad de este nutriente.

4.4.4. Implicaciones para la gestión ganadera

En los sistemas analizados por nosotros, la estructura del dosel y la forma y tamaño de los bosques resultan claves para generar en su interior valores de PAR suficientes para sustentar valores de PPN rentables desde un punto de vista agronómico.

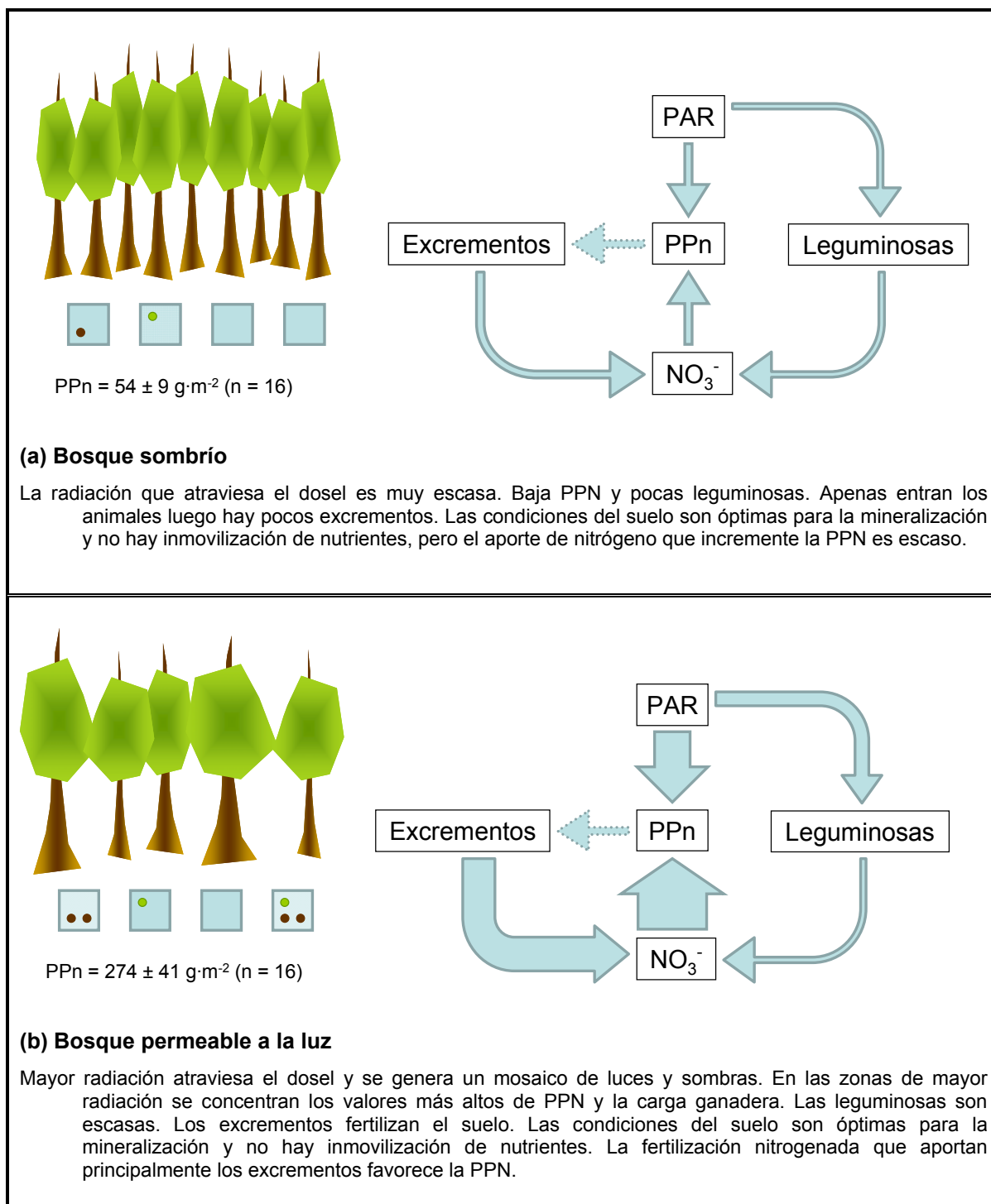


Figura 5. Esquema conceptual de los procesos que explican la PPN en los dos tipos de bosque. La intensidad del relleno de los cuadrados indica el valor de PAR transmitida (cuanto más claro, más radiación). Para un mismo valor de cobertura vertical de las copas de los árboles, la radiación atraviesa el dosel en un bosque denso que puede ser escasa (a) o abundante en algunos (b; mosaico de luces y sombras). Los puntos verdes indican la abundancia de leguminosas y los marrones la de excrementos (escasos en a) y su distribución espacial dentro de cada mancha (concentrados en b, uniformemente distribuidos en c). Las flechas en el diagrama de flujos representan las relaciones entre los diferentes compartimentos y su grosor indica el tamaño del compartimento donde termina la flecha. Aunque el modelo es coherente con los resultados obtenidos, debe considerarse una hipótesis de trabajo.

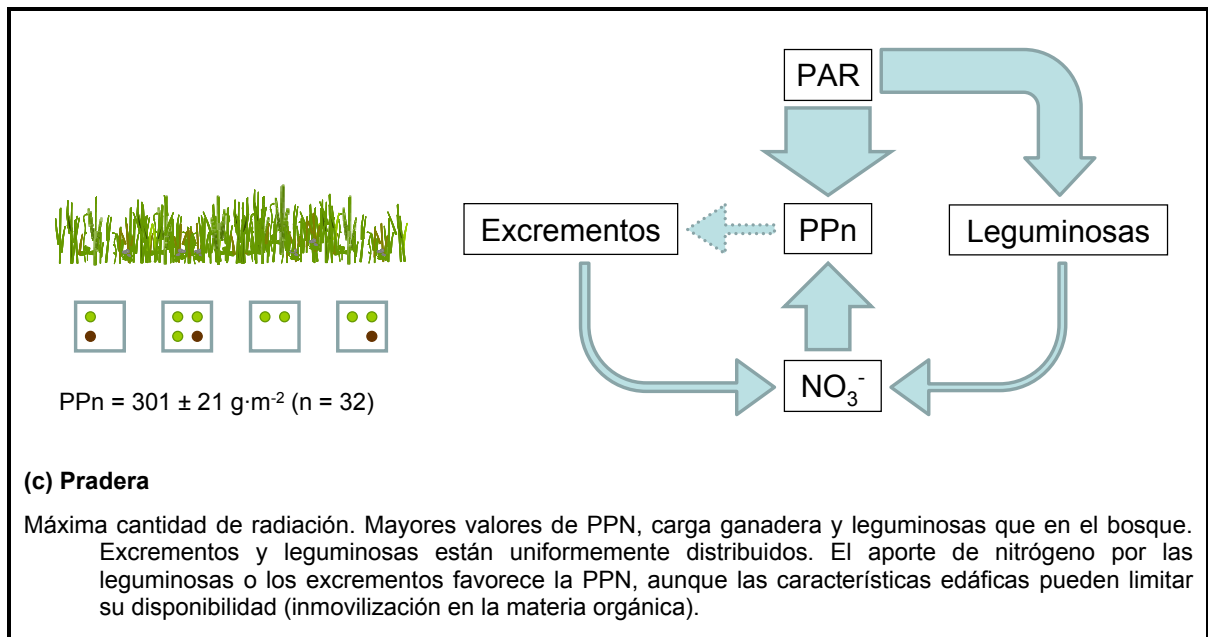


Figura 5c. Esquema conceptual de los procesos que explican la PPN en las praderas donde la radiación transmitida es máxima.

Mantener bosques con una determinada configuración espacial (tamaños pequeños o formas estrechas) o con zonas de contacto con las praderas de determinada naturaleza (con escaso matorral y árboles altos) facilitaría una mayor penetración de la PAR que simultáneamente incrementa la PPN de la hierba. Este incremento parece asociarse a dos procesos diferentes pero complementarios que se retroalimentan: por un parte el aumento de radiación incrementaría la producción herbácea y probablemente también la carga ganadera, al ser atraídos los animales por los pastizales más productivos. Una mayor carga de animales incrementaría la producción mediante un proceso de fertilización natural –aporte de excrementos– que en nuestro caso se relaciona con valores más altos de nitrógeno total, disponible y potasio en el suelo.

5. Variación de la composición florística de los pastizales en un gradiente de cobertura arbolada

5.1. Introducción

La cobertura arbolada constituye un importante descriptor de la estructura de la vegetación (Scholes y Archer 1997, Manning et al. 2006, Barbier et al. 2008). La variación de esta cobertura, como consecuencia de la presencia de bosques con diferente densidad o tamaño en un mismo área (*the grassland–forest continuum*; Breshears 2006), da lugar a un mosaico de condiciones ambientales que determina el tipo de vegetación que se encuentra bajo el dosel. El área de influencia del árbol puede extenderse más allá de la proyección vertical de su copa, tanto por la variación de las variables microclimáticas como la cantidad de radiación, temperatura y velocidad del viento, humedad y disponibilidad hídrica (Vetaas 1992, Belsky y Canham 1994, Infante et al. 2001, Ovalle et al. 2006), como por el aporte de hojarasca y nutrientes (Zinke 1962, Gallardo et al. 2000, Gallardo 2003, Barnes et al. 2011), entre otros factores. Las especies responden a esta influencia, bien especializándose en determinados microhábitats o bien mostrando una distribución generalista (Scholes y Archer 1997), lo que condiciona la composición de las comunidades herbáceas resultantes.

En la Patagonia chilena, la historia de fuegos acontecida a principios del siglo XX generó la fragmentación de grandes superficies forestales y la presencia de un paisaje en mosaico con manchas de praderas y fragmentos de bosque nativo (Veblen et al. 1996) en los que predominan árboles de lenga (*Nothofagus pumilio* [Poepp. & Endl.] Krasser). En estos fragmentos remanentes de los valles ganaderos de la región de Aysén se encuentran pastizales con especies nativas de Chile y Argentina, y especies no nativas (principalmente europeas) introducidas por los colonos para forraje (Silva et al. 1999). Al efecto del arbolado sobre la estructura de los pastizales hay que añadir el importante efecto ocasionado por el pastoreo de grandes herbívoros silvestres y ganado doméstico, sobre todo vacuno (Kho et al. 2001, Clarke 2003, Abule et al. 2005, Dorrough et al. 2006, Barnes et al. 2009). La presencia de estos herbívoros condiciona también la dinámica de regeneración natural del bosque y la vegetación bajo el dosel (Veblen et al. 1989, Cavieres y Fajardo 2005, Asner et al. 2009).

La influencia de la cobertura arbolada y el pastoreo en la estructura de la vegetación bajo el dosel ha sido estudiada en una variedad de ecosistemas de tipo sabanoide propios de regiones áridas y semiáridas (Belsky et al. 1989, Belsky y Canham 1994, Mordelet y Menaut 1995, Ludwig et al. 2004, Ovalle et al. 2006). En bosques templados, el estudio de tal influencia se ha centrado principalmente en la regeneración de especies arbóreas (Bazzaz 1979, Canham 1989, Veblen 1989, Relva y Veblen 1998, Fajardo y de Graaf 2004, Kitzberger et al. 2005, Blackhall et al. 2008)

siendo más escasos los trabajos que analizan la respuesta de las comunidades herbáceas (Feldhake 2001, Damascos y Rapoport 2002, Whigham 2004, Gilliam 2007, Lencinas et al. 2008, 2011).

Si se apuesta por una gestión silvopastoral en la Patagonia chilena, esta debería considerar la integración sensata de aspectos productivos y naturalísticos (indicados por la diversidad o la persistencia de especies nativas locales). El papel del árbol puede ser particularmente importante en este sentido. Los fragmentos remanentes de bosque nativo o incluso la presencia de árboles aislados podrían actuar como refugio de especies nativas o de relevancia ganadera (Roberts y Gilliam 1995, Whigham 2004, Manning et al. 2006, Moola y Vasseur 2008). Varios estudios en diferentes regiones biogeográficas han recomendado el mantenimiento de cierta cobertura arbolada en los sistemas ganaderos para alcanzar un deseado compromiso entre objetivos productivos y de conservación (Tschardt et al. 2005, Le Brocq et al. 2009).

En la zona de estudio, los fragmentos de bosque de lenga favorecen valores de producción y calidad bromatológica de los pastizales que varían en función del grado de cobertura arbolada (Sanchez-Jardón et al. 2010a). Cabe pensar que una diferente cobertura arborea promueva también una composición florística diferente en los pastizales bajo su influencia (Buerger et al. 2006). Analizar la respuesta florística de los pastizales y la naturaleza nativa o no de sus especies sobre así especial interés para un posible desarrollo ganadero silvopastoral en la región.

El presente capítulo aborda este objetivo indentificando y cuantificando los cambios en la composición florística de los pastizales a lo largo de un gradiente de cobertura arbolada de lenga. La respuesta es contemplada a un nivel de especies individuales y de comunidad biológica. Concretamente, se plantean los siguientes objetivos:

- Caracterizar la respuesta individual de las especies herbáceas a un gradiente de cobertura arbolada ;
- Identificar y caracterizar las tendencias principales de variación espacio-temporal de la composición florística de los pastizales, identificando los factores ecológicos responsables.

5.2. Material y métodos

Se distribuyeron quince parcelas (20 x 20m) a lo largo de un gradiente de cobertura arbolada, desde bosques densos hasta praderas abiertas desprovistas de árboles, según la descripción realizada en el Capítulo 2.

Se determinaron las coberturas por especie herbácea y demás variables de vegetación (recubrimientos leñosos, herbáceas, hojarasca, suelo desnudo, troncos caídos y excrementos), las variables físicas (radiación fotosintéticamente activa [PAR] transmitida a través del dosel, %) y otras características de la cobertura arbolada: número de árboles adultos (diámetro a la altura del pecho [DAP] mayor de 10 cm), altura promedio de los árboles (m) y área basal total (m²), la

producción primaria neta (PPN) y el consumo por parte del ganado, así como las variables de calidad bromatológica, según la metodología descrita en el Capítulo 2.

Los registros de las variables fueron realizados en dos años consecutivos (2007 y 2008). Los datos se refieren a dos escalas espaciales: 15 parcelas y 24 facies (bajo o alejadas de la proyección vertical de las copas de los árboles dentro de cada parcela), excepto la PAR y las características de la cobertura arbolada que se refirieron a la parcela.

Con los valores de abundancia de las especies se determinó la riqueza (número total de especies presentes) y la diversidad biológica (índice de Shannon, H') en cada parcela o facies de cada parcela dependiendo de la escala de análisis espacial, en cada año de estudio (Magurran 1988). También se calculó la riqueza de especies y abundancia media de las especies clasificadas por su origen, ciclo de vida, grupo taxonómico, hábito forestal y nicho espacial. A escala de facies se tuvo en cuenta que el número de cuadros elementales de muestreo era variable, por lo que estos índices se calcularon con 3 cuadros (el número mínimo de cuadros en las 24 facies) seleccionados aleatoriamente, para evitar un sesgo de mayor riqueza de especies en facies con mayor superficie muestreada. La asociación significativa entre el carácter nativo o no nativo con el ciclo de vida, la preferencia, rechazo o indiferencia por el ambiente forestal y el nicho espacial de las especies se determinó mediante el test exacto de Fisher calculado sobre tablas de contingencia de 2×2 .

5.2.1. Respuesta de las especies herbáceas al gradiente de cobertura arbolada

La respuesta de las especies al gradiente de cobertura de arbolado se determinó mediante regresión lineal de los valores de abundancia de las especies en cada parcela y año de estudio, con los porcentajes promedio de PAR transmitida de las parcelas en el gradiente de cobertura. Se ajustaron funciones cuadráticas cuando los dos coeficientes del modelo (x , x^2) presentaron un valor significativo del estadístico T (Peña 2002). Esta respuesta a los valores de PAR se utilizó para caracterizar las especies según su preferencia, rechazo o indiferencia por el ambiente forestal. La caracterización se complementó con los datos de abundancia registrados en las parcelas de frontera situadas en las zonas de contacto entre bosques y praderas, considerando la interacción de este factor (bosque vs. pradera) con el año de estudio (Tabla 1 del Capítulo 6).

La preferencia de cada especie por el ambiente bajo o lejos de las copas de los árboles se determinó comparando su abundancia en cada facies (posición respecto al árbol) mediante una prueba T de Student para datos pareados utilizando únicamente las parcelas de cobertura intermedia, es decir, excluyendo las parcelas en los extremos del gradiente de PAR (bosques densos y praderas abiertas).

5.2.2. Caracterización del nicho espacial de las especies herbáceas

El análisis del nicho de una especie informa de su patrón de distribución en el espacio o el tiempo. En este trabajo se estudia el nicho espacial de las especies consideradas individualmente y de la comunidad de herbáceas o pastizal, mediante el análisis de uno de los componentes del nicho, la amplitud de nicho (A_i), en el gradiente de cobertura arbolada. Este componente distingue entre especies con nicho generalista y especialista. Las especies con nicho espacial generalista están uniformemente distribuidas, su abundancia es homogénea en el territorio, y las de nicho especialista están restringidas a determinadas localizaciones. La amplitud de nicho puede variar con la escala (de Pablo et al. 1982) y esta variación informa del hábito y preferencias ambientales de las especies. Por ejemplo, una especie puede ser generalista a escala de mucho detalle y mostrar mayor especificidad a escala de menor detalle. Otra especie podría mostrar especificidad a escala de mucho detalle porque crece en forma agregada, pero sin especificidad a escala de menor detalle.

En este trabajo se estudiaron los dos años por separado, lo que permitió detectar si existe una variación interanual en los patrones de distribución espacial. Dado que uno de los años de estudio (2008) fue más cálido y seco que un año promedio, la variabilidad del nicho entre los dos años de estudio consecutivos podría estar asociada a la variabilidad meteorológica interanual.

La amplitud de nicho se calculó como:

$$A = \sum p_i \log p_i / \log n$$

siendo p_i el valor de abundancia en una unidad de análisis dividido por la abundancia total en el conjunto de unidades de análisis, y n el número de agrupaciones de los mismos a la escala considerada. El valor de A varía entre 0 y 1; un valor igual a 1 indicaría la máxima uniformidad de los valores de abundancia y un valor igual a 0 indicaría la máxima heterogeneidad.

La amplitud de nicho de las especies (A_i) se analizó a varias escalas espaciales (Fig. 1), que se generaron agrupando progresivamente (mediante el cálculo de los promedios) los valores de abundancia en los cuadros (la escala de máximo detalle espacial; número de agrupaciones [n] = 150), en las facies ($n = 24$) y las parcelas ($n = 15$). La escala de mínimo detalle espacial correspondió a las dos posiciones respecto al árbol (bajo y alejadas de las copas; $n = 2$).

La amplitud promedio de nicho (A) se analizó a las mismas escalas espaciales que A_i en cada año de estudio. Si las diferencias en amplitud de nicho observadas entre años fueran mayores que la variación en amplitud entre las escalas espaciales, esto indicaría que la variabilidad interanual sería más importante que la variabilidad espacial.

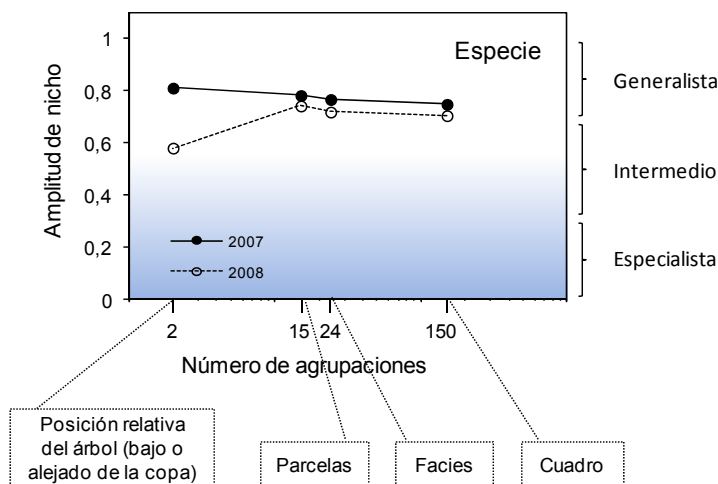


Figura 1. Ejemplo de espectro de amplitud de nicho de una especie a diferentes escalas de detalle espacial. La línea punteada señala los límites numéricos utilizados para definir el nicho generalista, especialista o intermedio de las especies.

5.2.3. Caracterización de las tendencias principales de variación espacio-temporal

Para identificar las principales tendencias de variación florística espacial y temporal de las comunidades de herbáceas, los datos de abundancia de las especies se analizaron mediante un análisis multivariante de ordenación (análisis de correspondencias libre de tendencias, *Detrended Correspondence Analysis*, DCA; Hill y Gauch 1980) utilizando las facies como unidad de análisis. Se analizaron conjuntamente los dos años de estudio para identificar y caracterizar la variabilidad interanual de la composición florística. Se utilizaron las especies herbáceas presentes en más del 10% de las unidades de análisis (en al menos 4 facies) y todas ellas tuvieron igual peso en el análisis. En todos los análisis, la varianza explicada por cada eje se calculó como el cociente entre la inercia total del análisis y el valor propio (*eigenvalue*) del eje en cuestión.

La caracterización de los principales ejes de la ordenación (DCA) se realizó relacionando estadísticamente (correlación de Pearson) las coordenadas de las observaciones en cada eje con los valores de las variables relativas a las especies herbáceas (valores de abundancia de cada especie o grupo de especies), a las propiedades físicas de las observaciones (PAR y otras características del dosel, recubrimientos) y a las variables productivas de los pastizales (PPN, consumo por grandes y medianos herbívoros y calidad bromatológica). Los valores de las coordenadas de las observaciones se relacionaron también con los valores de riqueza y de diversidad biológica de los pastizales con el fin de detectar si ambos tipos de variables respondían a los mismos factores. Adicionalmente estas correlaciones se calcularon considerando por separado las 12 facies bajo y las 12 alejadas de las copas de los árboles. Para identificar relaciones estadísticas entre variables se realizaron correlaciones de Pearson. Las diferencias estadísticas entre valores de coordenadas entre dos grupos de observaciones (por ejemplo, años de estudio o facies) se calculó el estadístico T de Student de comparación de medias (Sokal y Rohlf 1979).

La relación entre el porcentaje de PAR transmitido y las variables físicas en el gradiente de cobertura arbolada se calculó mediante correlaciones de Spearman de los valores medios por parcela.

Para los cálculos de amplitud de nicho se utilizó el paquete estadístico Entropia. Para los análisis multivariantes el programa PcOrd versión 4.0. Para los demás análisis se utilizaron los programas STATGRAPHICS Plus Version 5.0 y SPSS 19.0.

5.3. Resultados

5.3.1. Descripción general de la vegetación

En el gradiente de cobertura arbolada analizado, el porcentaje de PAR transmitido se correlacionó positivamente con la cobertura de herbáceas (r Spearman = 0,694; $p < 0,001$) y negativamente con la cobertura de hojarasca (r Spearman = -0,555; $p = 0,001$), matorrales (r Spearman = -0,366; $p = 0,047$) y musgos (r Spearman = -0,387; $p = 0,034$); también tendieron a hacerse más escasos los troncos muertos, aunque la correlación no fue significativa (r Spearman = -0,360; $p = 0,051$).

Se registraron 36 especies herbáceas, distribuidas en 33 géneros y 17 familias (Tabla 1a). Las familias de herbáceas más frecuentes fueron *Gramineae* (7 especies), *Asteraceae* (6 especies), *Caryophyllaceae* y *Rosaceae* (4 especies cada una) y *Fabaceae* con 2 especies. El 56% de las especies eran nativas y el 78% perennes; solamente 6 eran anuales (todas ellas no nativas, a excepción de *Madia sativa*). Las especies más abundantes fueron *Dactylis glomerata*, *Trifolium repens* y *Taraxacum officinale*, con valores medios de cobertura de 29, 20 y 12 %, respectivamente. Se encontraron 8 especies leñosas arbustivas (Tabla 1b), todas ellas nativas. Se registraron dos helechos nativos que no fueron considerados en los análisis multivariantes, aunque sí su respuesta individual al gradiente de PAR y a la posición relativa del árbol, identificando también su amplitud de nicho espacial.

5.3.2. Respuesta de las especies herbáceas al gradiente de cobertura arbolada

La Figura 3 muestra la respuesta de la abundancia de cada una de las especies herbáceas al porcentaje de PAR transmitido registrado en las parcelas de estudio. Los resultados revelan las especies cuya abundancia, al aumentar la PAR transmitida, aumentó, disminuyó y para las que no varió de forma significativa. La información proporcionada por este conjunto de datos fue complementada con datos de abundancia de las especies registrados en las zonas de contacto entre bosques y praderas (Tabla 1 del Capítulo 6). Ambos conjuntos de datos fueron coherentes entre sí para definir el hábito forestal, salvo por tres excepciones (*Bromus setifolius*, *Madia sativa*, *Vicia nigricans*) que se consideraron indiferentes al ambiente forestal porque en

Tabla 1a. Lista de las especies herbáceas registradas en las parcelas de estudio. Las especies nativas (Marticorena y Quezada 1985) se señalan con asterisco. Se muestra el código utilizado en las representaciones gráficas, el ciclo de vida y el hábito definido por la respuesta de la abundancia y el nicho espacial en el gradiente de cobertura arbolada.

Código	Especie	Familia	Ciclo de vida ⁵	Hábito ⁶	Nicho ⁷	Abundancia media (error estándar)	
						Bajo la copa	Alejado de la copa
Acaova	<i>Acaena ovalifolia</i> Ruiz et Pav.*	Rosaceae	P	Fp	G	4,77(1,33)	1,86(0,79)
Acapin	<i>Acaena pinnatifida</i> Ruiz et Pav.*	Rosaceae	P	NFp	G	1,91(0,69)	3,45(0,82)
Adechí	<i>Adenocaulon chilense</i> Less.*	Asteraceae	P	Fp	G	3,40(0,95)	1,55(0,54)
Anemul	<i>Anemone multifida</i> Poir.*	Ranunculaceae	P	NFe	E	0,0(0,0)	0,01(0,01)
Arrhela	<i>Arrhenatherum elatius</i> (L.) P.Beauv.	Gramineae	P	NFe	E	0,0(0,0)	0,0(0,0)
Blechpe	<i>Blechnum penna-marina</i> (Poir.) Kuhn*	Blechnaceae	P	Fe	I	1,85(0,98)	1,52(0,80)
Botry	<i>Botrychium dusenii</i> (Christ.) Alston*	Ophioglossaceae	P	NFe	E	0,0(0,0)	0,0(0,0)
Broset	<i>Bromus setifolius</i> J. Presl *	Gramineae	P	I	I	1,13(0,33)	0,78(0,29)
Cerarv	<i>Cerastium arvense</i> L.	Caryophyllaceae	P	NFp	G	1,13(0,48)	2,01(0,54)
Cerglo	<i>Cerastium glomeratum</i> Thuill.	Caryophyllaceae	A	I	I	0,01(0,01)	0,27(0,14)
Codles	<i>Codonorchis lessoni</i> (Brongn.) Lindl.*	Orchidaceae	P	Fe	E	0,01(0,01)	0,01(0,01)
CreCAP	<i>Crepis capillaris</i> (L.) Wallr.	Asteraceae	A	NFp	E	0,23(0,16)	0,18(0,13)
Dactglo	<i>Dactylis glomerata</i> L.	Gramineae	P	I ⁸	G	31,06(4,12)	26,75(3,24)
Elymus	<i>Elymus angulatus</i> J. Presl*	Gramineae	P	NFe	E	0,01(0,01)	0,03(0,02)
Festuca	<i>Festuca gracillima</i> Hook*	Gramineae	P	NFe	E	0,0(0,0)	0,04(0,04)
Fragchi	<i>Fragaria chiloensis</i> (L.) Duch.*	Rosaceae	P	NFp	E	0,82(0,65)	1,91(0,97)
Galapa	<i>Galium aparine</i> L.	Rubiaceae	A	Fe	E	0,05(0,05)	0,02(0,02)
Gerses	<i>Geranium magellanicum</i> Hook. f.*	Geraniaceae	P	NFp	G	2,32(0,40)	2,85(0,39)
Geumag	<i>Geum magellanicum</i> Pers.*	Rosaceae	P	Fp	E	0,0(0,0)	0,63(0,24)
Holana	<i>Holcus lanatus</i> L.	Gramineae	P	NFp	G	5,69(1,16)	6,75(0,93)
Hyprad	<i>Hypochaeris radicata</i> L.	Asteraceae	P	NFp	I	1,34(0,72)	3,94(0,99)
Leuche	<i>Leucheria</i> spp.*	Asteraceae	P	Fe	E	0,01(0,01)	0,0(0,0)
Luzrac	<i>Luzula racemosa</i> Desv.*	Juncaceae	P	NFe	E	0,0(0,0)	0,0(0,0)
Madsat	<i>Madia sativa</i> Mol.*	Asteraceae	A	I	E	0,0(0,0)	0,02(0,02)
Osmochi	<i>Osmorhiza chilensis</i> Hook. & Arn.*	Umbeliferae	P	Fp	G	5,92(1,59)	1,93(0,75)
Plalan	<i>Plantago lanceolata</i> L.	Plantaginaceae	P	NFp	E	0,28(0,28)	0,73(0,50)
Poapra	<i>Poa pratensis</i> L.	Gramineae	P	I	G	4,82(1,60)	2,28(0,58)
Rumace	<i>Rumex acetosella</i> L.	Polygonaceae	P	I	I	0,38(0,24)	1,49(0,61)
Silmag	<i>Silene magellanica</i> (Desr.) Bocquet*	Caryophyllaceae	P	NFe	E	0,0(0,0)	0,0(0,0)
Stemed	<i>Stellaria media</i> (L.) Vill.	Caryophyllaceae	A	Fe	E	0,0(0,0)	0,11(0,11)
Taroff	<i>Taraxacum officinale</i> Weber	Asteraceae	P	NFp	G	10,99(1,77)	13,72(1,55)
Trifrep	<i>Trifolium repens</i> L.	Fabaceae	P	I ⁸	G	16,54(3,33)	22,86(2,27)
Verarv	<i>Veronica arvensis</i> L.	Scrophulariaceae	A	NFp	E	0,0(0,0)	0,15(0,12)
Verser	<i>Veronica serpyllifolia</i> L.	Scrophulariaceae	P	I	I	0,01(0,01)	0,70(0,23)
Vicnig	<i>Vicia nigricans</i> Hook. et Arn.*	Fabaceae	P	I	E	0,11(0,07)	0,02(0,02)
Viomac	<i>Viola maculata</i> Cav.*	Violaceae	P	Fe	I	0,36(0,17)	0,04(0,04)

⁵ P: perenne; A: anual

⁶ Fe: exclusivamente forestal; Fp: preferentemente forestal; I: indiferente al ambiente forestal; NFp: preferentemente no forestal; NFe: exclusivamente no forestal.

⁷ G: generalista; E: especialista; I: intermedio.

⁸ Especies indiferentes al ambiente forestal que mostraron máxima abundancia en parcelas con valores de PAR intermedios.

Tabla 1b. Lista de las especies arbustivas registradas en las parcelas de estudio. Todas ellas son nativas (Marticorena y Quezada 1985).

Especie	Familia
<i>Berberis microphylla</i> G. Forst	Berberidaceae
<i>Berberis serratodentata</i> Lechler	Berberidaceae
<i>Chusquea culeou</i> E. Desv.	Gramineae
<i>Maytenus disticha</i> (Hook. f.) Urban	Celastraceae
<i>Ovidia andina</i> (Poepp. & Endl.) Meisn.	Thymelaceae
<i>Ribes cucullatum</i> Hook. & Arn.	Saxifragaceae
<i>Ribes magellanicum</i> Poir.	Saxifragaceae
<i>Senecio magellanicus</i> Hook. & Arn.	Asteraceae

ese conjunto de datos mostraron la misma abundancia en bosques y praderas. De las 36 especies herbáceas, el 47% (17 especies) fueron de hábito no forestal (exclusivo o preferente) y hubo tantas especies exclusiva o preferentemente forestales (10 especies) como indiferentes al ambiente forestal (9 especies). La variación interanual de la abundancia de las especies no fue significativa en los dos conjuntos de datos, excepto para las compuestas no nativas (*Crepis capillaris*, *Hypochaeris radicata* y *Taraxacum officinale*) que fueron más abundantes en el año 2008 (Tabla 1 del Capítulo 6).

La comparación de los valores medios de abundancia de las especies en las dos posiciones respecto al árbol (bajo y alejado de la copa) (Tabla 1a) revela que las especies se distribuían de acuerdo al valor de PAR transmitida en la parcela, de manera que las especies forestales eran más abundantes en las facies bajo las copas de los árboles y las no forestales solían ser más abundantes en las facies alejadas de los árboles (con algunas excepciones que se comentan a continuación), y las especies indiferentes al ambiente forestal generalmente no respondieron a la posición bajo y lejos de las copas de los árboles. Los pastizales lejos de las copas de los árboles presentaron mayor riqueza media de especies que bajo las copas (12 y 9 especies, respectivamente; $F = 25,3$; $p < 0,05$) y mayor riqueza total (35 y 28 especies, respectivamente).

Sobre la base de las respuestas de las abundancias de las especies a la PAR (Fig. 3) y las abundancias de éstas bajo y lejos de las copas de los árboles (Tabla 1a) y en las zonas de contacto entre bosques y praderas (Tabla 1 del Capítulo 6), es posible distinguir distintos grupos de especies según su preferencia por el ambiente forestal:

- Especies exclusivamente forestales (no aparecieron en parcelas con PAR superior al 40%), que fueron en su mayoría nativas (*Codonorchis lessoni*, *Leucheria* spp., *Viola maculata* y el helecho *Blechnum pennamarina*), más dos especies no nativas (*Galium aparine* y *Stellaria media*). Todas estas especies fueron poco abundantes en las parcelas de estudio (cobertura media inferior al 1%; excepto *S. media* con una abundancia media mayor, pero sólo que apareció en una parcela).
- Especies preferentemente forestales, que fueron cuatro, todas nativas; *Adenocaulon chilense*, *Acaena ovalifolia* y *Osmorhiza chilensis* mostraron relación significativa con la PAR y estuvieron ausentes en las praderas abiertas. *Geum magellanicum* sólo apareció en parcelas de bosque

denso o medio denso y fue más abundante en facies alejadas de las copas de los árboles, y constituye un caso único de especie forestal típica de claros.

- Las indiferentes al ambiente forestal, que fueron seis especies no nativas y tres nativas. La mayoría no mostraron diferente abundancia según la posición respecto al árbol (*Bromus setifolius*, *Madia sativa*, *Rumex acetosella*, *Veronica serpyllifolia*, *Vicia nigricans*) con la excepción de *Poa pratense* y de *Cerastium glomeratum* que fueron más abundantes bajo las copas y alejadas de éstas, respectivamente. *Trifolium repens* y *Dactylis glomerata* fueron casos excepcionales de especies indiferentes ya que aparecieron en todo el gradiente de PAR pero su abundancia se ajustó a una función cuadrática y mostraron el valor máximo en parcelas de cobertura intermedia. *T. repens* mostró preferencia por las facies alejadas de las copas y *D. glomerata* no respondió a la posición relativa de los árboles.

- Especies preferentemente no forestales, que fueron tres nativas y siete no nativas. Las diez especies (*Acaena pinnatifida*, *Cerastium arvense*, *Crepis capillaris*, *Fragaria chiloensis*, *Geranium magellanicum*, *Holcus lanatus*, *Hypochaeris radicata*, *Plantago lanceolata*, *Taraxacum officinale* y *Veronica arvensis*) mostraron mayor cobertura al aumentar la PAR (función lineal positiva significativa en casi todas) y fueron más abundantes lejos de las copas.

- Las exclusivamente no forestales que fueron en su mayoría nativas (*Anemone multifida*, *Elymus angulatus*, *Festuca gracillima*, *Luzula racemosa*, *Silene magellanica* y el helecho *Botrychium dusenii*) y sólo una era no nativa (*Arrhenatherum elatius*). Todas ellas fueron más abundantes en las praderas abiertas y cuando aparecieron en parcelas con arbolado disperso, eran más abundantes lejos de las copas.

Tabla 2. Asociaciones entre los grupos de especies herbáceas y su carácter nativo o no nativo. Se muestran el valor de la probabilidad asociada al estadístico exacto de Fisher (p).

Clasificación	Grupo de especies	p	Nativas (% de especies)	No nativas (% de especies)
Hábito forestal	Forestal	0,071	8 (40%)	2 (13%)
	Indiferente	0,123	3 (15%)	6 (38%)
	No forestal	0,515	9 (45%)	8 (50%)
Posición relativa del árbol	Prefiere bajo copas	0,247	4 (20%)	1 (6%)
	Prefiere lejos de las copas	0,058	2 (10%)	6 (38%)
	Sin preferencia	0,307	14 (70%)	9 (45%)
Nicho espacial	Generalista	0,327	5 (25%)	6 (38%)
	Intermedio	0,369	3 (15%)	4 (25%)
	Especialista	0,157	12 (60%)	6 (38%)

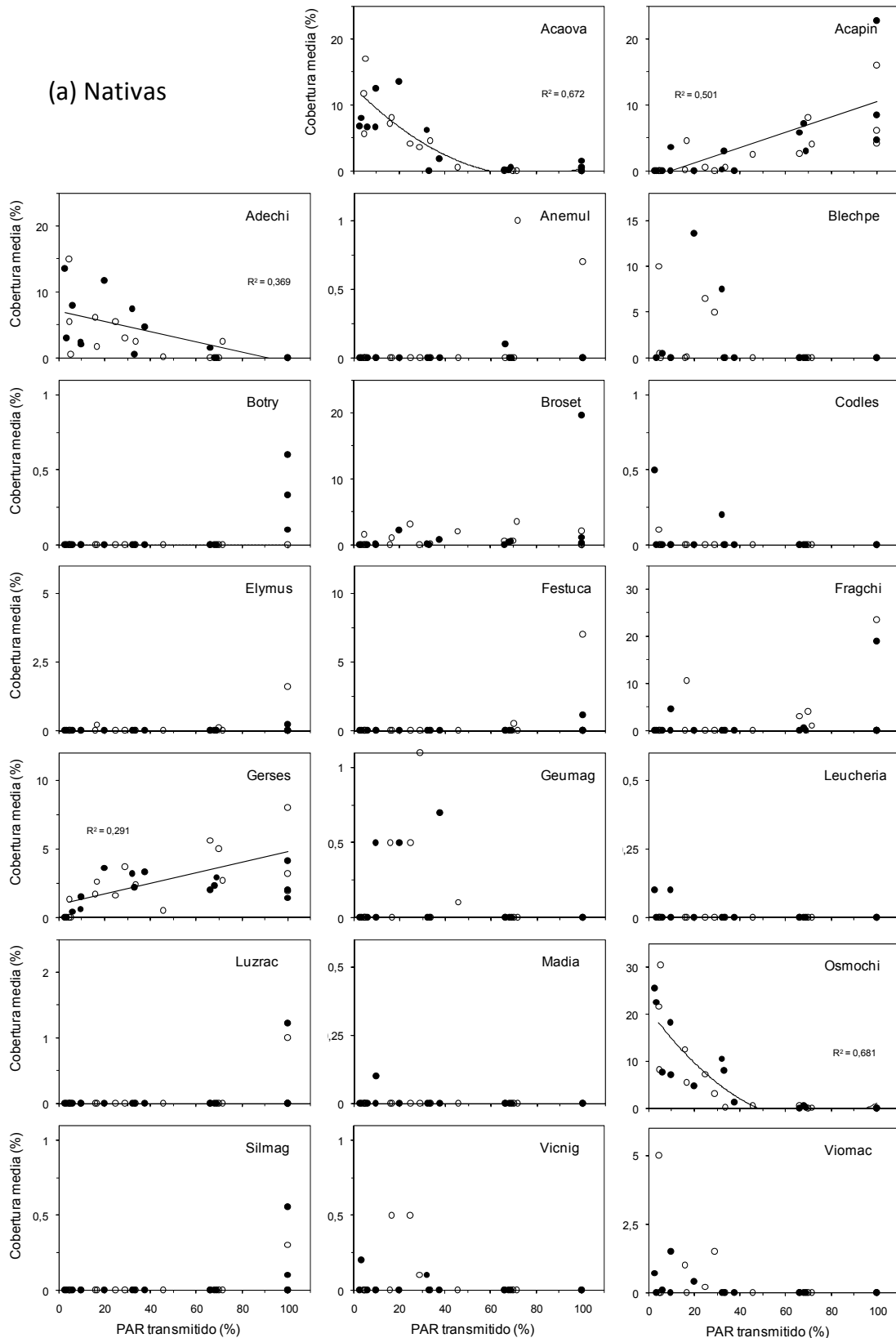


Figura 3a. Relación entre la abundancia de las especies herbáceas nativas y el porcentaje de PAR transmitido en cada parcela y año de estudio (2007: símbolos llenos; 2008: símbolos vacíos). Se representan las funciones lineales o cuadráticas significativas ($p < 0,005$) para el conjunto de observaciones (dos años de estudio; $n = 30$) y se indica la varianza explicada por la forma R^2 .

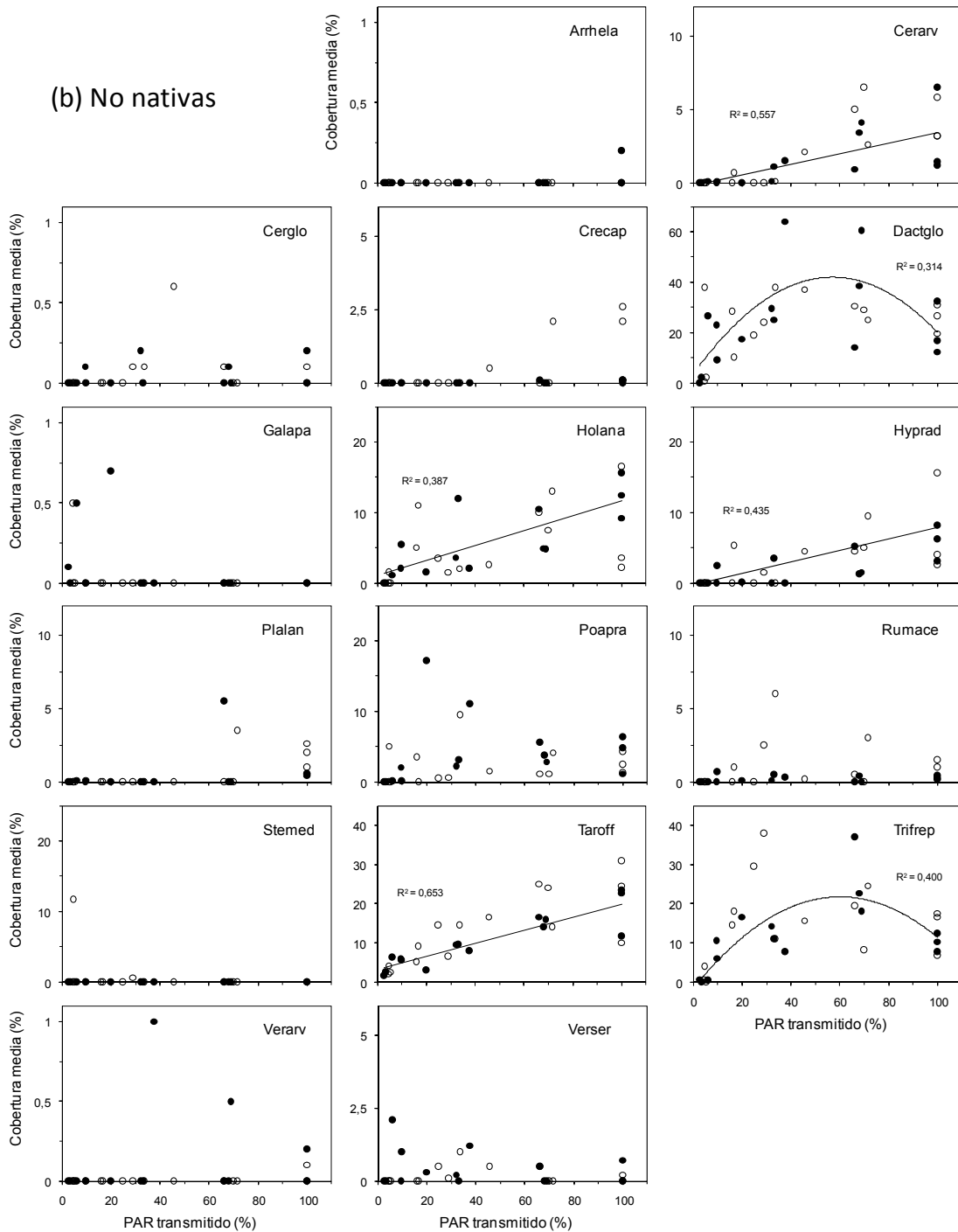


Figura 3b. Relación entre la abundancia de las especies herbáceas no nativas y el porcentaje de PAR transmitido en cada parcela y año de estudio (2007: símbolos llenos; 2008: símbolos vacíos). Se representan las funciones lineales o cuadráticas significativas ($p < 0,005$) para el conjunto de observaciones (dos años de estudio; $n = 30$) y se indica la varianza explicada por la forma R^2 .

La asociación entre el hábito forestal y el carácter nativo o no nativo de las especies no fue significativa (Tabla 2). Se registraron tantas nativas con hábito forestal como nativas con hábito no forestal. Sin embargo, el carácter exclusivo de alguno de los dos ambientes se relacionó con el carácter nativo; en otras palabras, las 13 especies exclusivas de alguno de los dos ambientes

eran en su mayoría nativas (10 especies), si bien el resultado de la asociación tampoco fue significativo (probabilidad asociada al estadístico exacto de Fisher $> 0,05$) ya que las otras 10 especies nativas no presentaron carácter exclusivo. Por su parte, las no nativas presentaron hábito no forestal o indiferente, y sólo dos eran forestales. Las probabilidades de asociación entre la preferencia por el ambiente bajo o alejado de las copas de los árboles y el nicho espacial con el carácter nativo de las especies no fueron significativas en ningún caso, si bien se observó que las especies que preferían el ambiente alejado de las copas eran en su mayoría no nativas (Tabla 2).

5.3.3. Nicho espacial de las especies herbáceas

La Figura 4 muestra los valores de amplitud de nicho (A_i) de cada una de las especies calculados a diferentes escalas de análisis (cuadros, facies, parcela y posición respecto al árbol) (espectros de amplitud de nicho). El mínimo valor de A_i indicó la escala de máxima heterogeneidad espacial (grano fino o grueso), es decir, si su abundancia estaba asociada a pequeños parches dispersos por todo el territorio (heterogeneidad de grano fino), o a grandes unidades del territorio (heterogeneidad de grano grueso). En algunas especies el espectro en el segundo año difirió del espectro en el primero a todas o algunas escalas, y esto podría indicar el efecto de un año más cálido y seco en el patrón de distribución espacial de las especies.

La forma de los espectros permitió establecer una clasificación de las especies según su amplitud de nicho espacial. Se asignaron los siguientes rangos de valores de amplitud: $A_i > 0,7$ (generalista), $0,3 \leq A_i < 0,7$ (intermedio) y $A_i \leq 0,3$ (especialista). Para ello se consideraron simultáneamente todas las escalas de análisis. Si los valores de A_i diferían considerablemente entre escalas espaciales en el mismo año, se consideró que los rangos mencionados se cumplieran en al menos 3 de las 4 escalas analizadas. Si la forma del espectro difería considerablemente entre años, la clasificación se basó en el espectro del primer año por ser meteorológicamente más representativo del clima (véase el Capítulo 2). La caracterización de las especies según su nicho espacial se muestra en la Tabla 1. De las 36 especies herbáceas, la mayoría eran generalistas (11 especies) o especialistas (18 especies). En la Tabla 3 se muestra para cada especie el nicho espacial, la escala de máxima heterogeneidad espacial (grano fino o grueso) y la magnitud de la variación del nicho en el segundo año de estudio.

Las especies generalistas presentaron máxima heterogeneidad de los valores de abundancia a todas las escalas espaciales consideradas, es decir, su abundancia fue tan uniforme entre grandes unidades del territorio (parcelas) como entre cuadros y entre posiciones respecto al árbol (facies). Sin embargo las especies de nicho intermedio mostraron diferentes tipos de distribución espacial (Tabla 3). Las especies especialistas se registraron en escasos cuadros, y generalmente estuvieron restringidas a una posición respecto al árbol. Las generalistas nativas presentaron valores de A_i ligeramente más bajos que las generalistas no nativas.

La variabilidad interanual del nicho espacial fue imperceptible para las generalistas y más notable para algunas especies de nicho intermedio o especialistas. Estas últimas estuvieron restringidas en el espacio y también en el tiempo, puesto que la mayoría solamente aparecieron en un año de

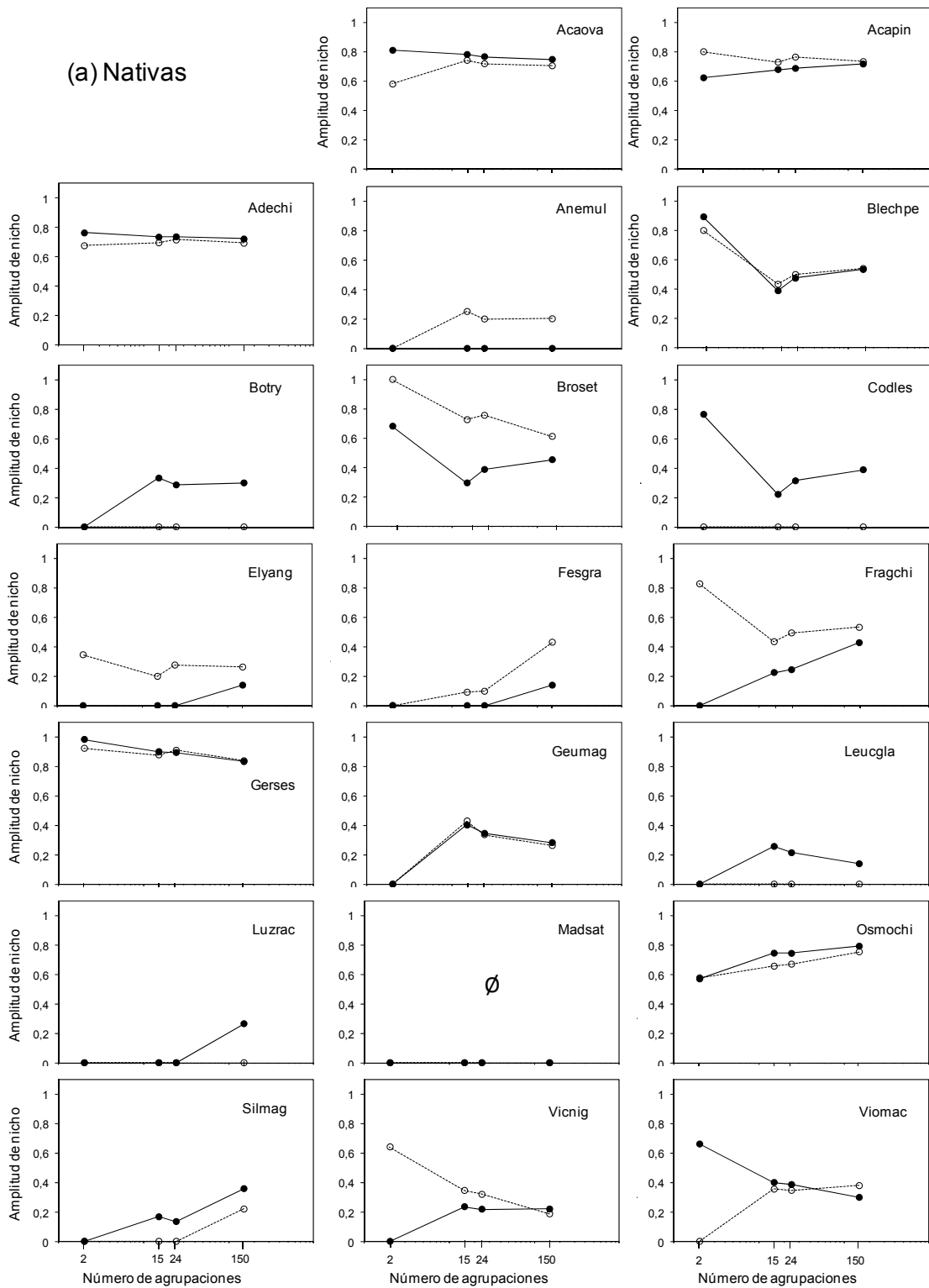


Figura 4a. Espectros de amplitud de nicho de las especies nativas a diferentes escalas de detalle espacial, obtenidas al agrupar los cuadros ($n = 150$), las facies ($n = 24$), las parcelas ($n = 15$) y facies (bajo o alejados de las copas; $n = 2$), en cada año de estudio (2007: línea continua; 2008: línea discontinua). El símbolo \emptyset indica la especie cuya amplitud de nicho fue nula a todas las escalas espaciales (presentó menos de 2 valores no nulos de abundancia) en ambos años.

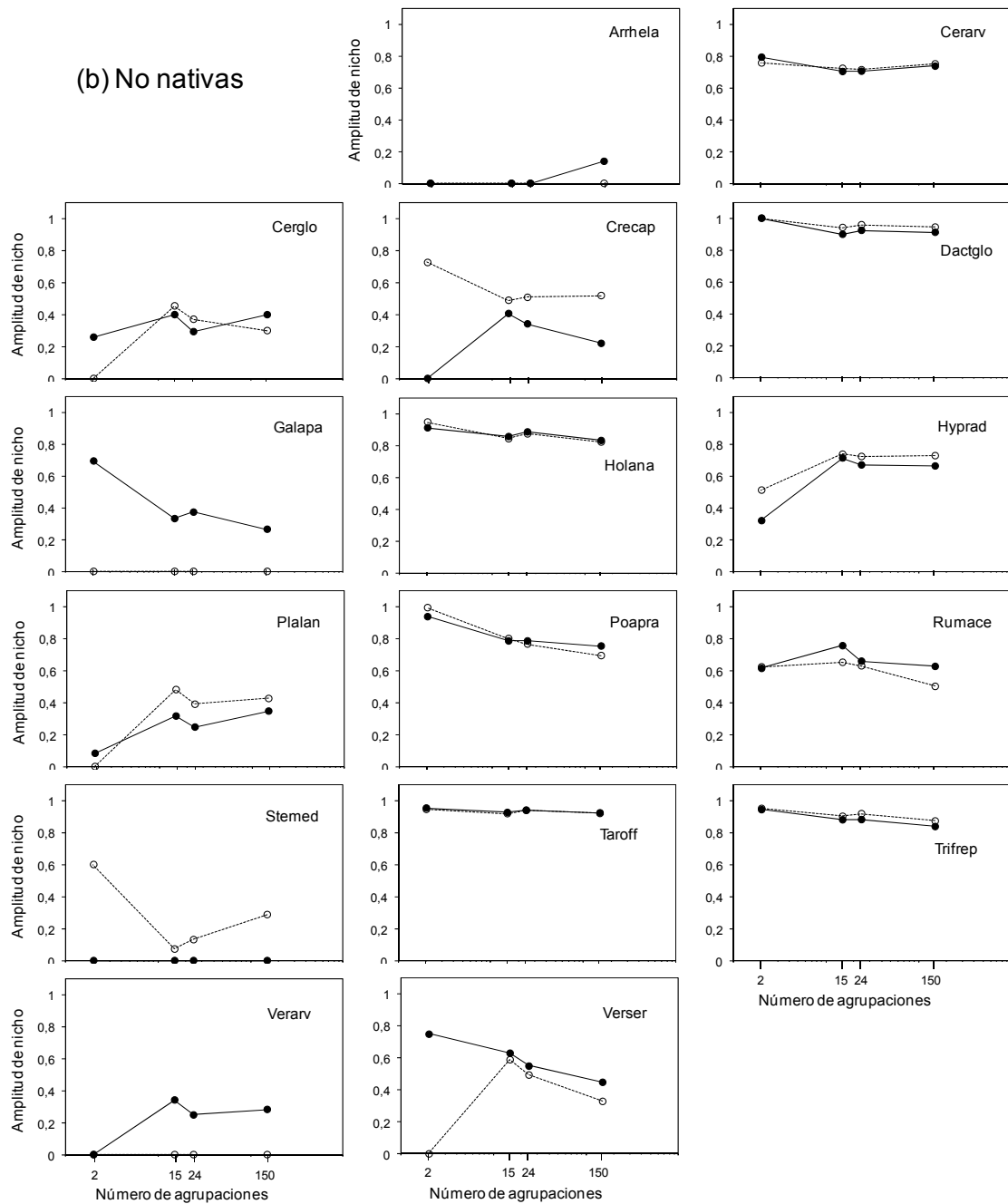


Figura 4b. Espectros de amplitud de nicho de las especies no nativas a diferentes escalas de detalle espacial, obtenidas de agrupar los cuadros ($n = 150$), las facies ($n = 24$), las parcelas ($n = 15$) y facies (bajo o alejados de las copas; $n = 2$), en cada año de estudio (2007: línea continua; 2008: línea discontinua).

estudio. De las especialistas que aparecieron ambos años, la mayoría mostraron un nicho espacial más amplio en el año más cálido y seco (2008), excepto *Silene magellanica* que lo redujo y *Geum magellanicum* que no varió. Algunas especies de nicho intermedio también ampliaron su distribución espacial en 2008 a todas las escalas espaciales (*Bromus setifolius*, *Hypochaeris radicata*), mientras que otras lo disminuyeron (*Cerastium glomeratum*, *Veronica serpyllifolia*, *Viola maculata*) y en otras apenas varió (*Blechnum penna-marina*, *Rumex acetosella*).

Las especies generalistas y de nicho intermedio fueron tanto nativas como no nativas (Tabla 3). Por su parte, las especialistas tuvieron un alta representación de especies nativas (12 especies de 20, es decir, el 60% del total de las nativas), aunque esta asociación del carácter nativo o no nativo con el nicho de las especies no fue estadísticamente significativa (Tabla 2).

Tabla 3. Caracterización sintética de las especies según su espectro de amplitud de nicho (A) espacial. Los valores altos, medios y bajos de A_i se han asignado arbitrariamente a los rangos $A > 0,7$; $0,3 \leq A < 0,7$; $A \leq 0,3$ respectivamente, considerando todas las escalas del espectro. Las especies nativas (Marticorena y Quezada 1985) se señalan con asterisco.

Nicho	Escala de máxima heterogeneidad espacial ⁹	Especie	Variabilidad interanual
Generalista	Todas	<i>Acaena ovalifolia</i> *	Baja
		<i>Acaena pinnatifida</i> *	
		<i>Adenocaulon chilense</i> *	
		<i>Cerastium arvense</i>	
		<i>Dactylis glomerata</i>	
		<i>Geranium magellanicum</i> *	
		<i>Holcus lanatus</i>	
		<i>Osmorhiza chilensis</i> *	
		<i>Poa pratensis</i>	
		<i>Taraxacum officinale</i>	
		<i>Trifolium repens</i>	
Intermedio	Grano fino	<i>Rumex acetosella</i>	Baja
		<i>Viola maculata</i> *	Media
	Grano medio (parcela)	<i>Veronica serpyllifolia</i>	
		<i>Blechnum penna-marina</i> *	Baja
	Grano grueso	<i>Bromus setifolius</i> *	Media
		<i>Cerastium glomeratum</i>	Media
Especialista	Grano grueso	<i>Hypochaeris radicata</i>	
		<i>Geum magellanicum</i> *	Baja
		<i>Elymus spp.</i> *	Media
		<i>Festuca spp.</i> *	
		<i>Fragaria chiloensis</i> *	
		<i>Plantago lanceolata</i>	
		<i>Silene magellanica</i> *	
		<i>Vicia nigricans</i> *	
		<i>Anemone multifida</i> *	No procede ¹⁰
		<i>Arrhenatherum elatius</i>	
		<i>Botrychium dusenii</i> *	
		<i>Codonorchis lessonii</i> *	
		<i>Crepis capillaris</i>	
		<i>Galium aparine</i>	
		<i>Leucheria spp.</i> *	
		<i>Luzula racemosa</i> *	
<i>Madia sativa</i> *			
<i>Stellaria media</i>			
<i>Veronica arvensis</i>			

⁹ Valor absoluto mínimo de A

¹⁰ Sólo aparece en un año

5.3.4. Escala de máxima heterogeneidad espacial

Los valores de amplitud promedio del nicho espacial del conjunto de especies de la comunidad de herbáceas permitió comparar la magnitud de las diferencias florísticas entre las escalas espaciales analizadas, en cada año de estudio (Fig. 5). Se calculó también la variación florística entre años de estudio. La amplitud promedio de nicho fue mínima a escala de parcelas en el primer año de estudio. En el segundo año, el valor de amplitud promedio de nicho fue aún menor a la escala de mínimo detalle espacial (cuadro).

Las relaciones de abundancia de las especies fueron más uniformes cuando se compararon las facies. La posición respecto a las copas de los árboles (facies) no originó diferencias florísticas substanciales, comparadas con la variabilidad a otras escalas espaciales. El mayor valor de A observado en la escala de parcelas comparado con la de facies indicó que las diferencias entre las 15 parcelas fueron más importantes que entre las 24 facies (generalmente de parcelas diferentes) consideradas por separado.

El valor de amplitud entre años fue próximo a 1 y considerablemente más alto que los demás, lo que indicó que la variabilidad interanual fue menos importante que la heterogeneidad a todas las escalas espaciales.

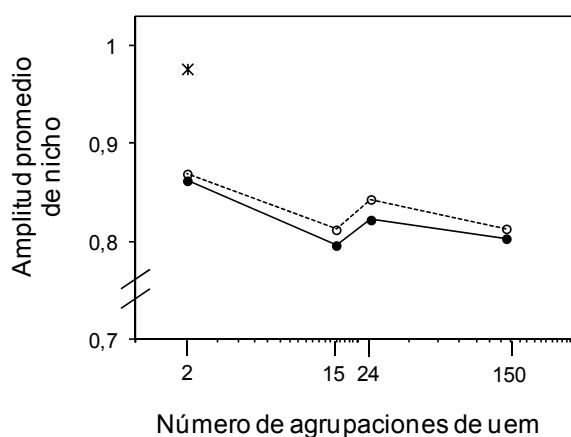


Figura 5. Espectro de valores de amplitud promedio de nicho a diferentes escalas de detalle espacial, obtenidas de agrupar los cuadros (n = 150), las facies (n = 24), las parcelas (n = 15) y facies (bajo o alejados de las copas; n = 2) en cada año (2007: línea continua; 2008: línea discontinua). El símbolo x indica el valor de amplitud promedio entre años de estudio.

5.3.5. Tendencias principales de variación espacio-temporal de la composición florística

El análisis DCA permitió identificar las tendencias principales de variación florística de los pastizales analizados. La Figura 6 muestra la posición de las 48 facies (24 facies x 2 años) en el plano formado por los dos ejes principales de la ordenación. Se analizaron conjuntamente los dos años de estudio para identificar y caracterizar la variabilidad florística interanual.

El eje principal segregó las facies de praderas abiertas o alejadas de las copas de los árboles hacia el extremo izquierdo, y las facies bajo las copas hacia el extremo derecho. El eje II diferenció las situaciones de cobertura intermedia, y en él los extremos del gradiente de cobertura identificados en el eje I ocuparon posiciones similares. La variación florística asociada a la influencia del arbolado se ve reforzada por la elevada varianza explicada por el primer eje (más del 33,3%) respecto al segundo (7,9%). La variación temporal (interanual) en

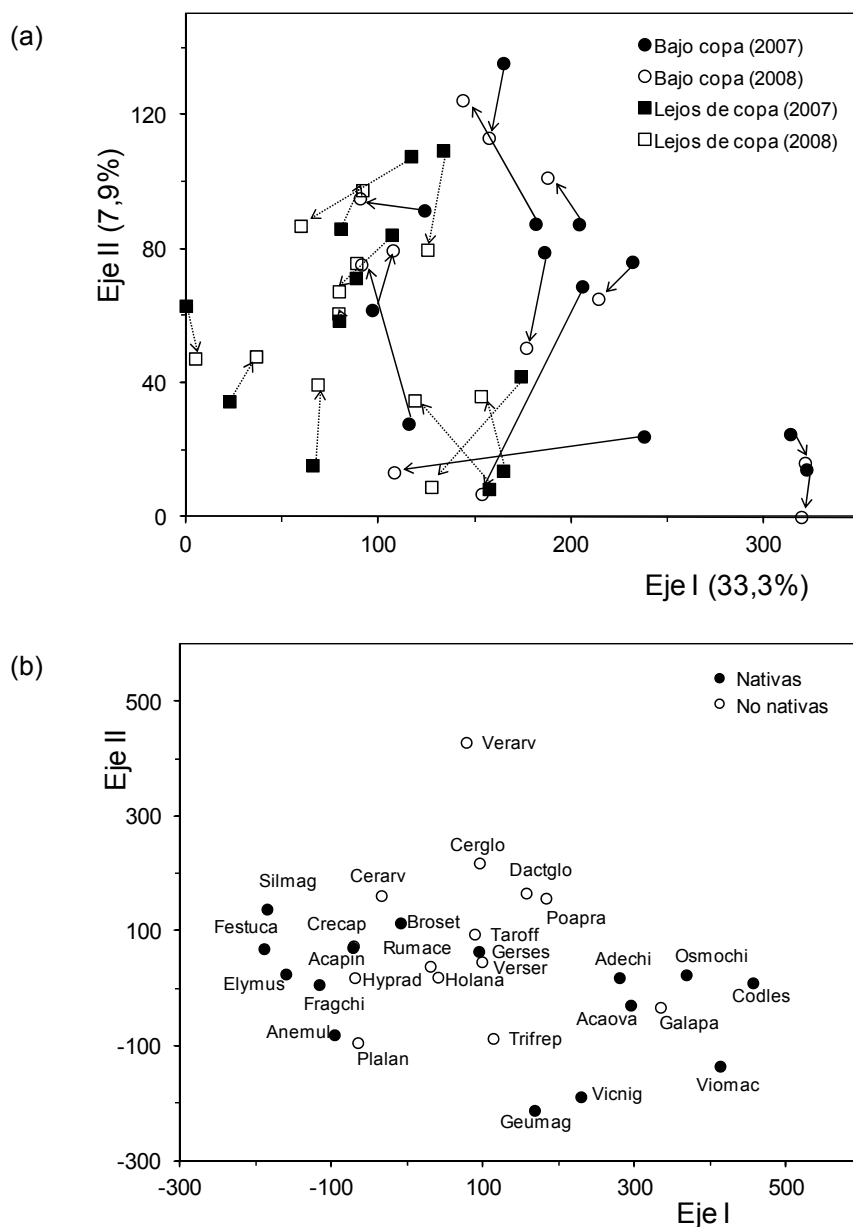


Figura 6. Posición de las 48 facies en el plano definido por los dos primeros ejes del análisis de ordenación (DCA) realizado sobre datos de abundancia de las especies herbáceas (a). Los círculos y los cuadros corresponden respectivamente a las facies bajo la copa y lejos de la copa, en cada año de estudio (2007; símbolos llenos, línea continua; 2008; símbolos vacíos, línea discontinua). Las flechas representan la variación florística interanual de cada facies. Se indica entre paréntesis la varianza explicada por cada eje. Scores de las especies (b), indicando las nativas (símbolos llenos) y no nativas (símbolos vacíos).

ambos ejes pareció ser menos relevante que la variación espacial. La comparación de los valores medios de las coordenadas entre los dos años mediante un análisis de T de Student no mostró diferencias significativas entre ellos para el eje I ($t = 0,87$; $p > 0,05$) ni para el eje II ($t = 0,20$; $p > 0,05$), lo que confirmó que en ambos ejes la variación florística fue principalmente espacial.

La existencia de correlación significativa entre las coordenadas de los ejes con la abundancia de las especies permitió caracterizar las dos tendencias principales de variación florística. Las correlaciones entre las coordenadas y las variables físicas permitieron identificar los posibles factores responsables de las tendencias principales de variación florística. Con el fin de detectar si las tendencias de variación florística difieren según la posición respecto al árbol, se calcularon las correlaciones entre las coordenadas y las especies considerando por separado cada tipo de facies (Tabla 4).

Las especies que caracterizaron el extremo derecho del eje I fueron las nativas con hábito forestal como *Osmorhiza chilensis*, *Acaena ovalifolia*, *Adenocaulon chilense*, *Viola maculata* y *Codonorchis lesonii* (Fig. 6b; Tabla 4a). La significación y el signo de estas correlaciones fueron iguales en ambos tipos de facies, excepto para las dos últimas especies cuya abundancia no varió con el eje I en las facies alejadas de las copas (probablemente porque estaban ausentes, ya que son especies de hábito exclusivamente forestal que prefieren el ambiente bajo las copas). El extremo izquierdo estuvo caracterizado por la mayor abundancia de especies con hábito no forestal o indiferente, como las nativas *Acaena pinnatifida*, *Geranium magellanicum* y *Fragaria chiloensis* y las no nativas *Holcus lanatus*, *Hypochaeris radicata*, *Taraxacum officinale*, generalmente en los dos tipos de facies. Al comparar las correlaciones en cada tipo de facies, dos especies (*Dactylis glomerata* y *Trifolium repens*) mostraron tendencias diferentes: bajo las copas de los árboles, ambas tendieron a disminuir hacia el extremo con más bajos valores de PAR, mientras que, lejos de las copas, su abundancia no varió o bien siguió la tendencia contraria. El resultado explica la tendencia observada en el gradiente de cobertura arbolada, donde se había observado que estas dos especies mostraban máxima abundancia en las parcelas con valores intermedios de PAR (Fig. 3b).

La principal tendencia de variación florística (eje I) estuvo correlacionada con el valor de PAR promedio de la parcela, lo que manifiesta la influencia de la cobertura arbolada sobre la composición florística de estos pastizales (Tabla 4b). Otras variables de recubrimiento también se relacionaron con este eje, aunque con menores valores de correlación. Las facies en el extremo caracterizado por menores valores de PAR mostraron menor cobertura de herbáceas y mayor de troncos caídos de lenga, hojarasca y matorrales. La calidad bromatológica, el consumo animal y la riqueza y diversidad biológica se correlacionaron con la principal tendencia de variación florística, aumentando hacia las facies situadas en el extremo con menores valores de PAR. La disminución de la riqueza de especies coincidió con la disminución de la riqueza de no nativas, mientras que la riqueza de nativas no varió en este eje.

La segunda tendencia de variación florística (eje II) estuvo correlacionada con la cobertura de matorral y con el consumo. En las facies de parcelas del extremo superior presentaron menor

cobertura de matorral y en ellas el ganado consumió más biomasa, independientemente de la producción primaria neta; este extremo se caracterizó principalmente por *Dactylis glomerata* y en menor medida por *Cerastium arvense*. El extremo contrario, donde el matorral fue más abundante y el consumo animal menor, estuvo caracterizado por *Geum magellanicum* y *Vicia nigricans* y la no nativa *Trifolium repens*. Excepto por *D. glomerata* que mostró la misma tendencia en los dos tipos de facies, estas respuestas sólo se refieren a las facies bajo las copas de los árboles.

Tabla 4a. Valores de correlación (r de Pearson) entre las coordenadas de las facies (n = 48) en los dos primeros ejes de la ordenación (DCA) y los valores de abundancia de las especies y grupos de especies (* p<0,05; ** p<0,01). Se señalan en negrita las correlaciones significativas.

	Eje I			Eje II		
	n = 48	Bajo la copa n= 24	Alejado de la copa n = 24	n = 48	Bajo la copa n= 24	Alejado de la copa n = 24
<i>Acaena ovalifolia</i>	0,737**	0,657**	0,612**	-0,391	-0,536	-0,402
<i>Acaena pinnatifida</i>	-0,704**	-0,575**	-0,854**	0,026	-0,004	0,127
<i>Adenocaulon chilense</i>	0,646**	0,540**	0,569**	-0,198	-0,177	-0,536
<i>Anemone multifida</i>	-0,246	-	-0,285	-0,121	-	-0,174
<i>Bromus setifolius</i>	-0,337*	-0,317	-0,482**	0,059	0,391	-0,029
<i>Cerastium arvense</i>	-0,540**	-0,493**	-0,390	0,303*	0,153	0,600*
<i>Cerastium glomeratum</i>	-0,068	0,131	0,220	0,184	0,070	0,350
<i>Codonorchis lessoni</i>	0,417**	0,436*	0,362	-0,215	-0,282	-0,108
<i>Crepis capillaris</i>	-0,340*	-0,269	-0,352	0,028	0,065	0,043
<i>Dactylis glomerata</i>	-0,219	-0,588**	0,388	0,808**	0,873**	0,689**
<i>Elymus angulatus</i>	-0,341*	-0,221	-0,507**	-0,070	-0,271	-0,060
<i>Festuca gracillima</i>	-0,308*	-	-0,469*	-0,041	-	-0,043
<i>Fragaria chiloensis</i>	-0,517**	-0,291	-0,765**	-0,124	-0,245	-0,070
<i>Galium aparine</i>	0,343*	0,287	0,289	-0,118	-0,101	-0,345
<i>Geranium magellanicum</i>	-0,528**	-0,546**	-0,311	0,171	0,263	0,157
<i>Geum magellanicum</i>	-0,004	-	0,508**	-0,250	-	-0,386
<i>Holcus lanatus</i>	-0,688**	-0,639**	-0,655**	-0,045	0,037	-0,082
<i>Hypochaeris radicata</i>	-0,683**	-0,517**	-0,828**	-0,094	-0,208	-0,036
<i>Osmorhiza chilensis</i>	0,875**	0,905**	0,638**	-0,365*	-0,517*	-0,462*
<i>Plantago lanceolata</i>	-0,301*	0,053	-0,287	-0,158	0,131	-0,230
<i>Poa pratensis</i>	0,008	-0,196	0,212	0,347*	0,293	0,565**
<i>Rumex acetosella</i>	-0,224	-0,192	-0,020	-0,004	0,191	-0,029
<i>Silene magellanica</i>	-0,370**	-	-0,566**	0,001	-	0,034
<i>Taraxacum officinale</i>	-0,601**	-0,663**	-0,247	0,343*	0,282	0,598**
<i>Trifolium repens</i>	-0,395**	-0,604**	0,517**	-0,428**	-0,247	-0,750**
<i>Veronica arvensis</i>	-0,038	-	0,209	0,272	-	0,487*
<i>Veronica serpyllifolia</i>	-0,180	0,057	0,004	0,009	0,133	-0,012
<i>Vicia nigricans</i>	0,079	-0,091	0,116	-0,185	-0,238	-0,159
<i>Viola maculata</i>	0,460**	0,429*	0,289	-0,398**	-0,531**	-0,345
Nativas	0,664**	0,878**	-0,329	-0,566**	-0,732**	-0,441*
Anuales	-0,209	-0,146	-0,272	0,346*	0,261	0,620**
Gramíneas	-0,272	-0,621**	0,306	0,786**	0,865**	0,631**
Leguminosas	-0,365*	-0,661**	0,536**	-0,386**	-0,174	-0,686**
Otras familias	0,447**	0,843**	-0,728**	-0,492**	-0,696**	-0,034
Forestales	0,904**	0,940**	0,737**	-0,375**	-0,422*	-0,470*
Indiferentes	-0,323*	-0,779**	0,740**	0,288*	0,633**	0,074
No forestales	-0,850**	-0,759**	-0,908**	0,066	0,174	0,116
Generalistas	0,579**	0,191	0,814**	0,127	0,015	0,181
Nicho intermedio	-0,541**	-0,116	-0,678**	-0,107	-0,137	-0,045
Especialistas	-0,448**	-0,145	-0,754**	-0,108	0,053	-0,251

Se examinaron las diferencias en la principal tendencia de variación florística entre años de estudio y entre facies. Para ello se analizaron las distancias en el eje I del DCA (diferencias de

valor de las coordenadas) de cada facies entre años de estudio, y entre facies dentro de la misma parcela. La Figura 7 representa estas distancias mediante flechas en función de los valores medios de PAR de la parcela. La longitud de la flecha indica la magnitud de la diferencia, y la dirección indica el signo de la misma.

Tabla 4b. Valores de correlación (r de Pearson) entre las coordenadas de las facies (n = 48) en los dos primeros ejes de la ordenación (DCA) y las variables físicas, productivas y de diversidad biológica (* p<0,05; ** p<0,01). Se señalan en negrita las correlaciones significativas (p<0,05).

	Eje I	Eje II
PAR (parcela)	-0,691 **	0,373 **
Altura arbolado (parcela)	0,476 **	-0,235
Adultos DAP >10cm (parcela)	0,434 **	-0,230
Área basal total (parcela)	0,318 *	0,034
Matorral	0,332 *	-0,453 **
Herbáceas	-0,634 **	0,226
Suelo desnudo	-0,291 *	-0,163
Hojarasca	0,532 **	-0,267
Troncos muertos	0,572 **	-0,250
Musgos	0,337 *	-0,281
Excrementos	-0,288 *	0,199
Brotos de lengua	0,390 **	0,051
Producción	-0,246	0,219
Consumo	-0,285 *	0,440 *
Carbohidratos solubles	-0,581 **	0,140
Fibras	0,566 **	0,103
Proteínas	0,289 *	-0,351 *
Riqueza media (S) #	-0,702 **	-0,013
Diversidad H'	-0,756 **	-0,063
S nativas	-0,088	-0,403 **
S no-nativas	-0,773 **	0,235
S anuales	-0,632 **	0,164
S perennes	-0,632 **	-0,067
S gramíneas	-0,676 **	0,786 **
S leguminosas	-0,527 **	0,142
S otras familias	-0,546 **	-0,200
S forestales	0,669 **	-0,375 **
S indiferentes	-0,573 **	0,288 *
S no-forestales	-0,866 **	0,066
S generalistas	-0,484 **	0,180
S nicho intermedio	-0,521 **	-0,025
S especialistas	-0,518 **	-0,189

Los parámetros de diversidad se calcularon con 3 cuadros seleccionados aleatoriamente en cada facies

La variabilidad interanual de la principal tendencia de variación florística de cada facies se muestra en la Figura 7a. Esta variabilidad no estuvo relacionada con la posición en el gradiente de cobertura de arbolado, ya que las diferencias de valor de coordenada entre años no se correlacionaron con los valores medios de PAR de la parcela (r de Pearson = -0,207; p>0,05) ni con ninguna otra variable física o productiva (p>0,05). La figura revela que en la mayoría de los

casos las diferencias presentaron signo negativo (flechas hacia la izquierda); solamente algunas facies alejadas de las copas mostraron el desplazamiento contrario, si bien este fue de escasa magnitud (flechas pequeñas hacia la derecha). La magnitud de la diferencia florística entre años fue mayor y más variable bajo las copas (diferencia de coordenada media = $26,1 \pm 10,8$) que lejos de ellas (diferencia de coordenada media = $13,0 \pm 6,8$) aunque las diferencias no fueron estadísticamente significativas ($t = 1,02$; $p > 0,05$). El resultado sugiere que la composición florística en el año 2008 (más cálido y seco) manifestó un desplazamiento generalizado hacia el extremo izquierdo del eje I (el extremo con más altos valores de PAR) respecto de la composición registrada en 2007, especialmente en facies bajo las copas de los árboles.

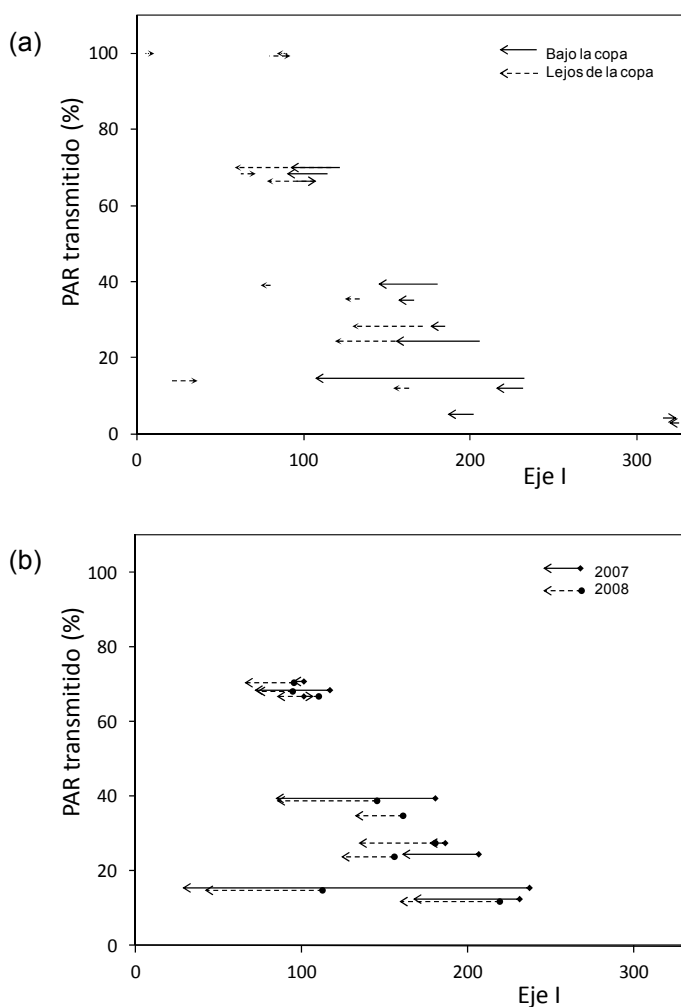


Figura 7. Diferencia de coordenada en el eje I entre años de estudio (a) y entre facies (b), representada frente a los valores de PAR de cada parcela. En (a) el inicio y la punta de la flecha corresponden a la coordenada en el primer y el segundo año, respectivamente, y el tipo de línea a las dos tipos de facies (bajo la copa: línea continua; alejada de la copa: línea discontinua). En (b) el inicio y la punta de la flecha corresponden a la coordenada de la facies bajo y alejada de la copa del árbol, respectivamente, y el tipo de línea a cada año de estudio (2007: línea continua; 2008: línea discontinua); nótese que no se representan las praderas abiertas ni los bosques densos, ya que estas parcelas representan una única facies.

Las diferencias de coordenada entre las dos facies dentro de la misma parcela (excepto las parcelas en los extremos del gradiente de cobertura arbolada, que constituían una única facies) en cada año de estudio (Fig. 7b) estuvieron relacionadas negativamente con los valores medios de PAR de la parcela (r de Pearson = -0,575; p = 0,013), es decir, las diferencias florísticas entre las dos facies fueron más notables en parcelas con más bajos valores de PAR.

5.4. Discusión y conclusiones

5.4.1. Caracterización ecológica de las especies herbáceas

La mayoría de las especies herbáceas registradas en el área de estudio son perennes, lo que podría explicarse por la ausencia en la región de condiciones hídricas limitantes. Las especies con ciclo de vida perenne normalmente presentan mayor eficiencia en la retención de nutrientes (Aerts y Chapin 2000), por lo que, en ausencia de estrés hídrico, éstas presentan cierta ventaja adaptativa frente a las anuales. La reciente implementación de una explotación ganadera, favorecedora de una mayor competencia por el espacio aéreo -no subterráneo-, podría estar condicionando también este resultado (Milchunas et al. 1988).

Se ha realizado una caracterización de las especies basada en su variación de abundancia en un gradiente de cobertura arbolada y de su nicho espacial en el área de estudio. El análisis de la respuesta individual al porcentaje de PAR transmitida a través del dosel de las especies reveló que en estos sistemas hay especies con hábito forestal, no forestal e indiferentes al ambiente forestal; dentro de las categorías de forestal y no forestal, las especies se clasificaron como exclusivas o preferentes de ese hábito según su nivel de dependencia por uno de esos ambientes. La abundancia diferencial por las facies bajo o lejos de las copas de los árboles complementó esta información. Por otro lado, el análisis de la distribución espacial de las especies permitió clasificar las especies en generalistas, especialistas y de nicho intermedio. Los resultados han permitido elaborar una descripción del comportamiento ecológico de las especies herbáceas registradas, que se muestra en el Apéndice de esta tesis.

La clasificación de las especies por su hábito forestal no se relacionó con el status nativo o no nativo de las mismas. Es decir, las nativas mostraron hábito forestal o no forestal en proporción similar, y solamente unas pocas se mostraron indiferentes por el ambiente forestal. El resultado pone en evidencia que el sistema estudiado representa una transición de los bosques de lenga con la estepa patagónica, y en él coexisten especies características de ambos sistemas (Hepp et al. 1988). La mayoría de especies nativas registradas en el área de estudio son habituales en el sotobosque de los bosques de lenga (Domínguez et al. 2004, Flores Toro 2006, Rodríguez et al. 2008). Independientemente de su hábito, los resultados mostraron que la mayoría de nativas presentaban nicho espacial especialista, es decir, su distribución estuvo restringida a diferentes escalas espaciales. Excepcionalmente, algunas nativas eran generalistas y pudieron encontrarse en un rango más amplio de condiciones ambientales (*Acaena ovalifolia* y *A. pinnatifida*, *Adenocaulon chilense* y *Osmorrhiza chilensis*).

Por su parte, las no nativas generalmente presentaron hábito no forestal o indiferente al ambiente forestal. Solamente dos especies no nativas presentaron hábito forestal (*Galium aparine* y *Stellaria media*). El resultado sugiere que las especies no nativas registradas en el área de estudio son tolerantes a un amplio rango de condiciones ambientales y que estarían adaptadas al pastoreo (más intenso en las praderas que en los bosques). Esta idea se apoya en que muchas de estas especies son frecuentes en los pastizales pastoreados de la Península Ibérica. Además, la mayoría de ellas se han citado en los ecosistemas patagónicos (Moore y Goodall 1977, Silva et al. 1999, Collantes y Anchorena 1993) y en particular en los bosques de lenga (Domínguez et al. 2006), lo que indica que son frecuentes también en la Patagonia donde han alcanzado cierto éxito de naturalización, hasta tal punto que podrían considerarse invasoras. La presencia de especies no nativas suele asociarse con la intervención antrópica (Pauchard y Alaback 2004, Domínguez et al. 2006), mientras que en bosques primarios de lenga las especies herbáceas en el sotobosque son nativas en su totalidad (Flores Toro 2006). El aislamiento de los fragmentos remanentes de bosque nativo, rodeados de una matriz de praderas dedicadas a la producción ganadera y relativamente alejados del bosque primario, podría limitar la llegada de especies nativas desde el bosque primario, mientras el pastizal se enriquece en especies no nativas procedentes de las praderas. Por ejemplo, en el año 2012 se registraron en el área de estudio dos especies no nativas (*Carduus* spp. y *Lolium perenne*) que no estaban presentes durante los muestreos de vegetación de 2007 y 2008.

5.4.2. Variación florística y diversidad biológica de los pastizales

La principal tendencia de variación de la composición florística y de la diversidad biológica en los pastizales analizados estuvo asociada a la cobertura de arbolado, lo cual puede deberse a la influencia de los árboles en el ambiente lumínico, climático y edáfico. El principal factor ecológico responsable de esta variación florística fue la PAR transmitida a través del dosel. Aunque en estos pastizales los valores de PAR estuvieron relacionados con la variación de otras características del dosel (como la altura de los árboles o la biomasa forestal) y del sotobosque (como la cobertura de troncos muertos o de hojarasca), estas variables no explicaron la variación florística de los pastizales en mayor medida que la PAR. Algunos autores sostienen que la PAR transmitida a través del dosel es el principal factor responsable de la influencia de la cobertura arbolada en la composición florística y riqueza de los pastizales (Gallardo 2003, Fernández-Moya et al. 2010), mientras que otros proponen otros factores edáficos relacionados con el arbolado, como la materia orgánica o el pH del suelo (Houle 2007). En cualquier caso, la cantidad radiación transmitida a través del dosel puede ser utilizada como indicador de la influencia del arbolado (Barbier et al. 2008), ya que generalmente se acepta que esta variable sintetiza adecuadamente la variación de otras variables físicas como la temperatura y humedad del aire (Matlack 1993, Barbier et al. 2008) y la fertilidad y humedad del suelo (Cadenasso et al. 2003). La tendencia principal de variación florística espacial estuvo representada por las especies características de las situaciones más extremas de dicha tendencia. En los ambientes más sombríos con valores bajos de PAR, la mayoría son nativas, de hábito forestal y con nicho intermedio o especialistas

(*Osmorhiza chilensis*, *Acaena ovalifolia*, *Adenocaulon chilense*, *Viola maculata* y *Codonorchis lesonii*), en los pastizales de praderas abiertas sin arbolado las especies características son de hábito no forestal y generalistas, tanto nativas (*Acaena pinnatifida*, *Geranium magellanicum* y *Fragaria chilensis*) como no nativas (*Holcus lanatus*, *Hypochaeris radicata* y *Taraxacum officinale*).

Se detectaron algunas diferencias florísticas relacionadas con la posición respecto a los árboles en la variabilidad asociada a la cobertura arbolada. Estas diferencias se superponen a la variación impuesta por la cobertura arbolada y se explican en parte porque las especies que caracterizaban los ambientes más sombríos (forestales) generalmente preferían el ambiente bajo las copas de los árboles, y las no forestales preferían el ambiente lejos de las copas. Como consecuencia, la composición florística bajo las copas en una zona de arbolado medio-denso, si bien no es idéntica a la típica de bosques densos, presentó algunos elementos florísticos (especies) comunes con ellas. En forma similar, los pastizales en los claros de bosque fueron florísticamente diferentes de los pastizales propios de praderas abiertas. Estos resultados confirman una de las hipótesis iniciales, que proponía que el arbolado determina la composición florística de los pastizales no sólo bajo las copas, sino también en sus proximidades.

La riqueza total y la diversidad biológica (H' de Shannon) fueron más altas en los pastizales de praderas abiertas sin arbolado. El resultado coincide con los efectos derivados del clareo practicado en aprovechamientos forestales de los bosques de lenga (Pastur et al. 2002, Lencinas et al. 2008, 2011). Este patrón fue dependiente de la respuesta de las especies no nativas, dado que el número de especies nativas no varió a lo largo del gradiente de cobertura arbolada. Los resultados indican que las especies que entran a formar parte de la comunidad de herbáceas cuando se aclara el bosque serían principalmente no nativas, como también se había observado en las intervenciones silvícolas de este tipo de bosques (Pastur et al. 2002).

La segunda tendencia de variación florística diferenció los pastizales en el centro del gradiente de cobertura de arbolado en función de la cobertura de matorrales. En los bosques de lenga coexisten de los dos componentes leñosos siempre que el arbolado no sea muy denso (Veblen y Schlegel 1982). Ambos tendrían una influencia similar en las condiciones microclimáticas y edáficas relevantes para la vegetación herbácea (Vetaas 1992, Le Houérou 2006). Su influencia en la composición florística estuvo relacionada con el consumo por parte de los grandes y medianos herbívoros. Las herbáceas que caracterizaron los pastizales con menos matorral (*Dactylis glomerata*, *Poa pratense* y *Taraxacum officinale*) son comunes en zonas de alta intensidad de pastoreo (Silva et al. 1999). Por el contrario, los pastizales de praderas con más matorral estuvieron caracterizados por *Trifolium repens* y nativas como *Osmorhiza chilensis* y *Viola maculata*, así como mayor abundancia de nativas en general, y en ellos el consumo animal fue menor. Los resultados sugieren que los matorrales contribuyen a la persistencia de las especies herbáceas nativas asociadas al arbolado, y este papel puede ser especialmente importante cuando el arbolado no es demasiado denso.

El número total de especies registrado en estos sistemas es considerablemente menor que en otros sistemas silvopastorales, como los que existen en las regiones mediterráneas, donde se han registrado hasta 74 especies en 200 m² en dehesas españolas (Pineda et al. 1981a), no menos de 30 en otros pastizales con arbolado en la cuenca del Mediterráneo (Pineda et al. 2002), y al menos 79 especies en 23 ha en los espinales del centro de Chile (Ovalle et al. 2006). Entre las posibles causas, además de las diferencias de latitud (Wallace 1878, Rapoport 1975 citados por Stevens 1989), podría estar la historia de pastoreo con ganado (Milchunas et al. 1988), que es notablemente más reciente en estos ecosistemas patagónicos que en cualquiera de los sistemas silvopastorales mencionados. Aunque estos bosques templados de lenga no se caracterizan por sus altos valores de riqueza de especies (Damascos y Rapoport 2002), como tampoco sus homólogos en el hemisferio norte, como hayedos o robledales (Pineda et al. 2002), la naturalización de las especies herbáceas exóticas explicaría el aumento de los valores de diversidad del pastizal, en detrimento de la diversidad de nativas, como se ha descrito en la zona central de Chile (Aronson et al. 1998, Holmgren et al. 2000). Es posible que la antigüedad de la intervención forestal determine la influencia de la cobertura arbolada en el valor de conservación de la diversidad biológica de los pastizales (Roberts y Gilliam 1995, Lencinas et al. 2008, 2011).

5.4.3. Relación de la variabilidad florística y las variables productivas de los pastizales

La principal tendencia de variación florística estuvo relacionada con la variación de algunas variables productivas. Los pastizales de los bosques más densos (menores valores de PAR) presentaron más proteína y fibras y menos contenido de carbohidratos solubles (azúcares). Además, en ellos el ganado consumió menos biomasa. Sin embargo, la variación florística no estuvo relacionada significativamente con la producción primaria neta.

Resultados anteriores revelaron que en estos sistemas existe una relación unimodal de la producción primaria neta herbácea y una relación lineal de la calidad bromatológica con la cobertura de arbolado (Sánchez-Jardón et al. 2010a). Los resultados obtenidos en este capítulo apoyan el primer resultado, ya que las especies con más alto valor forrajero (*Dactylis glomerata*, *Trifolium repens* y *Holcus lanatus*) eran uniformemente abundantes en el área de estudio, mientras bosques densos y praderas abiertas estuvieron caracterizados por especies diferentes, muchas de ellas nativas escasamente apreciadas para pastoreo (Hepp et al. 1988). De hecho, *Dactylis glomerata* y *Trifolium repens* presentaron la máxima abundancia en el centro del gradiente de PAR. Por otro lado, la variación de la calidad bromatológica asociada a la variación de la composición florística probablemente se debe a cambios en la composición bioquímica de las especies en respuesta a la cobertura arbolada (Sánchez-Jardón et al. 2010b).

La relación de las dos tendencias principales de variación florística con el consumo animal, independientemente de la producción primaria neta del pastizal, pone en evidencia la preferencia diferencial del ganado por determinadas zonas del territorio (de Miguel et al. 1997) y refuerza el papel de los bosques densos y de la vegetación arbustiva como preservadora de algunas especies herbáceas nativas, que posiblemente no están adaptadas al pastoreo.

5.4.4. Variabilidad florística interanual

Cuando se analizó la variabilidad florística entre los dos años de estudio, se observó en el segundo año (más seco y cálido que un año promedio) un cambio generalizado hacia comunidades típicas de praderas abiertas, generalmente más acusado bajo las copas de los árboles que entre ellas. Este resultado indicó que los pastizales bajo las copas serían más susceptibles a la variabilidad meteorológica interanual. Si bien hacen falta más años de estudio para apoyar esta observación, en otros sistemas también se ha observado que las comunidades herbáceas en los claros parecen mostrar mayor estabilidad interanual que bajo las copas (Fernández-Moya et al. 2010) lo que apoyaría la hipótesis de competencia subterránea entre los árboles y las herbáceas discutida en el Capítulo 3.

A pesar de que el cambio en la abundancia de las especies analizadas individualmente sólo fue significativo en unas pocas (las compuestas no nativas, como *Taraxacum officinale*), el análisis del nicho espacial reveló cambios en un mayor número de especies que explicarían la variación florística interanual detectada. Algunas aumentaron su nicho espacial en este año y otras lo disminuyeron, a diferentes escalas espaciales según la especie, entre posiciones respecto al árbol o a microescala. Estos cambios se observaron en especies de nicho intermedio o especialistas, y no en las generalistas. La ubicuidad en el espacio y el tiempo de éstas últimas confirma su potencial como especies invasoras. Por su parte, las respuestas detectadas en las no generalistas podrían contribuir a la elaboración de indicadores ecológicos relacionados con la variabilidad meteorológica, si bien para ello sería necesario disponer de un rango temporal más amplio.

5.4.5. Implicaciones para la gestión ganadera

La existencia de manchas de bosque en praderas ganaderas favorece más altos valores de riqueza y diversidad biológica de los pastizales, ya que el arbolado permite la persistencia de especies herbáceas asociadas al arbolado que estarían ausentes en las praderas sin arbolado. Desde el punto de vista de la conservación de especies nativas, el mantenimiento de manchas de bosque en un sistema ganadero como el estudiado permite la persistencia de las especies asociadas al arbolado denso (por ejemplo, *Codonorchis lessoni*, *Leucheria* spp. *Viola maculata* y el helecho *Blechnum penna-marina*) o medio denso (*Acaena ovalifolia*, *Adenocaulon chilense*, *Osmorhiza chilensis*, son generalistas y también aparecieron en zonas de arbolado menos denso). Generalmente estas eran favorecidas bajo las copas de los árboles, pero se ha encontrado la excepción de *Geum magellanicum*, que aparecía preferentemente en los claros de bosque.

La variación florística asociada a la influencia de la cobertura de arbolado se relacionó con su diversidad biológica y con algunas variables productivas de los pastizales. El interés aplicado de este resultado en la gestión consiste en que la promoción de pastizales con una composición florística determinada (por ejemplo, la deseada con fines forrajeros) inevitablemente afectará su diversidad (valor de conservación), su producción y su calidad bromatológica (valor productivo). Los resultados indicaron que cuanto más abierta es la cobertura arbolada, más alto fue el valor productivo y de conservación del pastizal, si bien estos suelen estar dominados por especies no

nativas. Dado que los valores de cobertura arbolada intermedia son los óptimos desde el punto de vista productivo (máximos valores de producción primaria neta), la gestión debe tener en cuenta que, para preservar el valor de conservación de los pastizales en los fragmentos remanentes de bosques de lenga, son necesarias las manchas de bosque muy denso, ya que los árboles aislados o zonas con baja cobertura arbolada no garantizan la persistencia de todas las especies nativas asociadas al arbolado.

Los matorrales favorecen a las especies herbáceas nativas, probablemente porque el pastoreo en sus proximidades es menos intenso, sin perjuicio de las propiedades bromatológicas de los pastizales.

En un año más cálido y seco, los pastizales bajo arbolado probablemente van a presentar características florísticas más parecidas a las de praderas abiertas por lo que, conocida la relación con el valor productivo y de conservación, permitiría ampliar el aprovechamiento ganadero de áreas con mayor cobertura arbolada.

Capítulo 6.

6. Variación espacio-temporal de la estructura de los pastizales en zonas de contacto entre bosque/pradera

6.1. Introducción

Las zonas de contacto entre bosque y pradera son frecuentes en los paisajes rurales de carácter silvopastoral (Forman 1995, Pickett y Cadenasso 1995, de Blois et al. 2002, Ries et al. 2004, Perfecto y Vandermeer 2010). Estas zonas constituyen laboratorios naturales en los que analizar la influencia mutua de los dos subsistemas o tipos de formaciones vegetales en contacto (bosque vs. pradera), cuya cercanía espacial favorece una posible interacción entre ellos. El estudio integrado de las dos formaciones vegetales en contacto permite comprobar esta circunstancia, cuantificando la respuesta más o menos interdependiente de las propiedades de cada una. En caso de interacción entre ellas, cabe esperar una cierta autocorrelación espacial en la respuesta de parámetros ecológicos de las comunidades herbáceas (Naveh y Whittaker 1979, Chen et al. 1992, Murcia 1995, Meiners y Pickett 1999, Ramírez-Sanz et al. 2000, Carabelli et al. 2006, de Miguel et al. 2005). A menudo, su existencia suele expresarse mediante una respuesta gradual de esos parámetros a lo largo de transectos que recorren perpendicularmente la línea de contacto entre las formaciones. Tal comportamiento puede ajustarse a patrones espaciales diferentes (por ejemplo, ecotonos o ecoclinas) si se considera dicha línea como centro de coordenadas en el estudio (López-Barrera 2004). La existencia de esta interacción constituye la base ecológica de los sistemas silvopastorales pero, aunque no existiera, la caracterización de cada tipo de formación vegetal tiene igualmente interés para la gestión por cuanto cada una ofrece un suministro complementario y cercano de recursos y de servicios ambientales en la explotación ganadera o forestal (Jose et al. 2009, Gilliam 2007).

Las diferencias observadas entre las formaciones de bosques y praderas en contacto espacial pueden derivarse de diferentes tipos de factores ecológicos. Unos son intrínsecos y se refieren a las condiciones ambientales propias de cada tipo de formación vegetal. Otros se asocian a la existencia de flujos entre ambas, tanto físicos (luz, agua, nutrientes) como biológicos (propágulos, comportamientos animales). El arbolado constituye un ejemplo relevante de factor con gran influencia sobre la vegetación. La densidad y estructura del arbolado afecta a la temperatura y humedad del aire (Brothers y Singam 1992, Matlack 1993, Chen et al. 1995, Jose et al. 1996, James et al. 2003) y a la cantidad de radiación que llega al suelo, provenga esta desde la vertical del punto como de la zona de contacto entre ambos tipos de manchas (Kapos et al. 1989, Chen et al. 1999, Williams-Linera 1990, Matlack 1994, Didham y Lawton 1999, Marchand y Houle 2006). El efecto del arbolado sobre el ciclo del agua y los nutrientes puede a la vez condicionar el flujo de

este tipo de recursos desde las formaciones de bosque a las de pradera, por lo general en posiciones topográficas más bajas. Esta peculiar configuración espacial, frecuente los en paisajes silvopastorales, origina un gradiente geomorfológico transversal a la línea de contacto, que a nuestro juicio debe ser considerado como un aspecto inherente al estudio de este tipo de sistemas.

En un sistema ganadero, como el analizado, la presencia de ganado constituye otro factor relevante en la estructura de los pastizales (Milchunas et al. 1988, Coghenour 1991, Vázquez 2002). El ganado modifica la estructura y dinámica de los pastizales mediante sus actividades (pastoreo, reposo, pisoteo) (Gómez Sal et al. 1992, Forman y Godron 1986, Haynes y Williams 1999, Lyuri 2008), alterando su composición florística (Milchunas et al. 1988, Gough y Grace 1999, Pykälä 2005) y su diversidad biológica (Collins et al. 1998, Olf y Ritchie 1998, Stohlgren et al. 1999, Osem et al. 2002). El pastoreo por ganado tiene una importante influencia en la dinámica sucesional (Pineda et al. 1981a, Casado et al. 1985, Gómez Sal et al. 1986, McNaughton et al. 1988) y en la heterogeneidad espacial (Adler et al. 2001) del pastizal, que se superpone a la influencia de las condiciones ambientales impuestas por el arbolado. El trasiego de grandes herbívoros entre zonas geográficamente alejadas del paisaje también afecta la estructura y dinámica de las comunidades herbáceas (Wiens et al. 1985, McNaughton 1990, Pickett y Cadenasso 1995, de Miguel 1999, Haynes y Williams 1999, Cadenasso et al. 2003, Haynes y Cronin 2006), favoreciendo la dispersión de algunas especies (Malo y Suárez 1995, Leiva y Fernandez-Ales 2003) y modificando la distribución espacial de los nutrientes edáficos (Gómez Sal et al. 1992, Haynes y Williams 1993, Williams y Haynes 1995, Dorrough et al. 2006, Kayser et al. 2007, Li et al. 2010, Schnyder et al. 2010, Treydte et al. 2010). El resultado de la interacción de varios tipos de factores ecológicos es la respuesta diferencial de la vegetación, cuya estructura ha sido analizada en este caso atendiendo a algunas propiedades de interés ecológico (composición florística, diversidad de especies) y agronómico (producción primaria neta, calidad bromatológica).

En los valles ganaderos de la Patagonia chilena, la respuesta diferencial de las especies nativas y no nativas en zonas de contacto entre bosques y praderas cobra también especial relevancia. En estos valles son frecuentes los fragmentos de bosque nativo de lenga en una matriz general de pastizales abiertos (praderas) cuya presencia se ha visto favorecida por una intensa actividad ganadera. En las primeras décadas del siglo XX se introdujeron varias especies herbáceas no nativas (Silva et al. 1999), que han coexistido con las nativas con diferente éxito en función del tipo de la formación vegetal considerada –bosque o pradera- (Damascos y Rapoport 2002 Carabelli et al. 2006).

En este capítulo se examinan los cambios en la estructura (composición florística, diversidad biológica) de las comunidades herbáceas en cuatro zonas de contacto entre bosque de lenga y pradera abierta sometidas a una explotación ganadera extensiva. Con la hipótesis de que la cobertura arbolada (expresada por los valores de PAR transmitido) constituye el principal factor de influencia sobre la variabilidad florística de las comunidades herbáceas analizadas, se pretenden alcanzar los siguientes objetivos concretos:

- Identificar y caracterizar las tendencias principales de variación espacio-temporal de la composición florística de los pastizales en las zonas de contacto entre bosques de lenga y praderas ganaderas, así como los factores ecológicos responsables;
- Caracterizar la respuesta de la riqueza y de la diversidad biológica en las zonas de contacto entre bosques de lenga y praderas ganaderas y la relación con su carácter nativo o no nativo;
- Caracterizar la relación entre la variación florística de los pastizales y su producción primaria neta y consumo por parte del ganado.

6.2. Material y métodos

Se distribuyeron cuatro parcelas (80 x 10m) en la zona de contacto entre bosques densos y praderas, según la descripción realizada en el Capítulo 2.

Se determinaron las variables físicas (radiación PAR y propiedades fisicoquímicas del suelo), las coberturas por especie herbácea y demás variables de vegetación (recubrimientos leñosos, herbáceas, hojarasca, suelo desnudo, troncos caídos y excrementos), la producción primaria neta de las plantas herbáceas (PPN) y el consumo por parte del ganado según la metodología descrita en el Capítulo 2. Los registros de las variables de vegetación y las variables productivas fueron realizados en dos años consecutivos (2007 y 2008). Las variables físicas se registraron únicamente en el primer año (2007).

Los datos se refieren a cada uno de los 10 límites superior e inferior de los 9 pasillos que recorren el transecto no cercado de cada una de las cuatro parcelas seleccionadas.

Con los valores de abundancia de las especies se determinó la riqueza (número total de especies presentes) y la diversidad biológica (índice de Shannon, H') en cada pasillo o conjunto de pasillos dependiendo de la escala de análisis espacial, de cada parcela y año de estudio (Magurran 1988). También se calculó la riqueza media o densidad de especies en cada pasillo o conjunto de ellos, considerando el conjunto de las especies y la clasificación por su origen, ciclo de vida, grupo taxonómico y hábito forestal.

Como variables explicativas de la composición y de la diversidad biológica de los pastizales, en los 9 pasillos contiguos de cada parcela se registraron también los valores de PPN y consumo animal en los dos años contemplados. Dado que estos datos se refieren a 9 pasillos, el correspondiente a la línea de contacto entre ambos tipos de formación vegetal se asignó a la mancha de bosque, que contó con una muestra más (5 pasillos) que la pradera (4 pasillos). Las diferencias entre los tipos de formaciones vegetales (bosque vs. pradera) se analizaron mediante ANOVA de las variables transformadas por el logaritmo+1.

6.2.1. Variación espacio-temporal de la composición florística de los pastizales

Para identificar las principales tendencias de variación de la comunidad de herbáceas, los datos de abundancia de las especies se analizaron mediante un análisis multivariante de ordenación (análisis de correspondencias libre de tendencias, *Detrended Correspondence Analysis*, DCA; Hill y Gauch 1980). Se realizaron varios análisis con diferentes conjuntos de datos: en primer lugar los 40 pasillos de las cuatro parcelas consideradas simultáneamente en los dos años de estudio (análisis espacio-temporal), en segundo lugar los 10 pasillos de cada parcela por separado en el primer año de estudio (análisis espacial) y por último, los 20 pasillos de bosque y 20 de pradera por separado (análisis espacial por tipo de formación vegetal) de ese mismo año. El primer análisis pretende identificar si la tendencia principal de variación florística es espacial o temporal (interanual), y los posteriores consideran únicamente un año de estudio (2007) para analizar en detalle las tendencias de variación espacial. La selección del primer año de estudio (2007) se argumenta por ser el más parecido climáticamente a las condiciones meteorológicas del promedio 1980-2000 (Capítulo 2). En todos los análisis, la varianza explicada por cada eje se calculó como el cociente entre la inercia total del análisis y el valor propio (*eigenvalue*) del eje en cuestión.

La caracterización de los principales ejes de la ordenación (DCA) se realizó relacionando estadísticamente las coordenadas de las observaciones en cada eje con los valores de las variables relativas a las especies herbáceas (valores de abundancia de cada una de ellas), a las propiedades físicas de las observaciones (PAR, fisicoquímicas del suelo, recubrimientos) y a las propiedades productivas de los pastizales (PPN y consumo por grandes y medianos herbívoros). Los valores de las coordenadas de las observaciones se relacionaron también con los valores de riqueza y de diversidad biológica de los pastizales con el fin de detectar si ambos tipos de variables respondían a los mismos factores. Para identificar relaciones estadísticas entre variables se realizaron correlaciones de Pearson. Las diferencias estadísticas entre valores de coordenadas entre dos grupos de observaciones (años de estudio y tipo de formación vegetal, bosque vs. pradera) se calculó el estadístico T de Student de comparación de medias (Sokal y Rohlf 1979).

Para los análisis multivariantes se utilizó el programa Pc-Ord versión 4.0. Para los demás análisis se utilizaron los programas STATGRAPHICS Plus Version 5.0 y SPSS 19.0.

6.3. Resultados

6.3.1. Descripción general de la vegetación y del ambiente físico de bosques y praderas

La descripción inicial de la vegetación en los bosques y praderas muestreados se realiza para destacar las principales diferencias entre ambos tipos de formaciones. La Tabla 1a muestra los valores medios de las variables físicas (PAR y recubrimientos sobre el suelo de leñosas, herbáceas, hojarasca, suelo desnudo, troncos caídos, excrementos y musgos) y la Tabla 1b los valores de medios de las variables de vegetación (cobertura de las especies y riqueza) registrados

los dos tipos de formaciones vegetales en cada año de estudio. La Figura 2 muestra las tendencias asociadas a la posición en el transecto de los valores medios de riqueza y de cobertura de las especies herbáceas clasificadas según su origen y hábito forestal.

Tabla 1a. Valores medios (\pm error estándar) de las variables físicas en los bosques y praderas en cada año de estudio (n=20). Las diferencias entre tipos de formación vegetal (bosque vs. pradera) y entre años se compararon mediante ANOVA de dos factores (tipo de formación y año) de las variables transformadas por el logaritmo+1; se indica el valor del estadístico F y las probabilidades asociadas (p) de los efectos principales y su interacción (*p<0,05; **p<0,01; ***p<0,001; Ns: p>0,05). Letras diferentes indican diferencias significativas entre años de estudio dentro de cada tipo de vegetación (prueba T de Student; p<0,05).

	BOSQUES		PRADERAS		Tipo de formación	Año	Tipo de formación x Año
	2007	2008	2007	2008	F (p)	F (p)	F (p)
PAR transmitida (%)	32,9 (8,4)	--	100,0 (0,0)	--	30,4 ***	--	--
Matorral (%)	12,2 (2,8)	10,1 (3,2)	5,5 (1,9)	8,4 (2,3)	2,7 Ns	0,1 Ns	1,3 Ns
Herbáceas (%)	40,9 (5,2)	47,3 (5,2)	71,9 (2,6)	73,1 (3,0)	31,4 ***	0,4 Ns	0,4 Ns
Suelo descubierto (%)	7,2 (1,9)	5,4 (1,3)	6,5 (1,4)	5,1 (1,4)	0,1 Ns	0,7 Ns	0,1 Ns
Hojarasca (%)	37,7 (4,8)	52,0 (5,4)	6,8 (1,6)	13,8 (3,3)	70,2 ***	3,9 Ns	0,2 Ns
Troncos caídos (%)	18,2 (2,8)	19,2 (3,1)	12,9 (2,1)	23,5 (3,6)	0,1 Ns	1,7 Ns	0,7 Ns
Excrementos (%)	0,9 (0,4)	1,6 (0,5)	1,7 (0,7)	1,8 (0,4)	1,0 Ns	1,6 Ns	0,1 Ns
Musgos (%)	0,4 (0,2)	0,0 (0,0)	0,1 (0,1)	0,0 (0,0)	1,9 Ns	5,5 **	1,9 Ns
Brotos de lenga (0,5m ²)	5,2 (1,8) ^a	1,5 (0,9) ^b	0,0 (0,0)	0,0 (0,0)	25,0 ***	5,5 **	5,5 **
PPN (g m ⁻²) [#]	203,6 (39,4)	164,7 (32,9)	353,0 (24,6)	247,7 (26,8)	19,2 ***	1,7 Ns	0,5 Ns
Consumo (g m ⁻²) [#]	149,7 (36,7)	120,7 (26,9)	260,7 (30,8)	249,3 (32,2)	21,2 ***	0,0 Ns	0,1 Ns
N total (%) [#]	0,87 (0,05)	--	0,89 (0,06)	--	0,1 Ns	--	--
N disponible (ppm) [#]	43,8 (4,9)	--	28,8 (5,5)	--	6,31 *	--	--
S total (%) [#]	0,09 (0,09)	--	0,09 (0,01)	--	0,1 Ns	--	--
S disponible (ppm) [#]	5,9 (0,6)	--	7,8 (0,7)	--	3,9 Ns	--	--
P (ppm) [#]	72,5 (7,2)	--	40,5 (8,1)	--	9,7 **	--	--
K (ppm) [#]	468,3 (27,8)	--	365,3 (33,2)	--	5,5 *	--	--
pH [#]	6,17 (0,02)	--	6,22 (0,03)	--	1,8 Ns	--	--
Materia orgánica (%) [#]	24,0 (1,2)	--	22,5 (1,3)	--	1,1 Ns	--	--

[#] n=20 en el bosque y n=16 en la pradera (el corredor central [0 m] se considera de bosque).

Respecto a las variables físicas, la mayoría no mostraron diferencias significativas entre bosques y praderas. El suelo descubierto, troncos caídos, musgos, y la abundancia de excrementos mostraron una amplia dispersión de valores (elevado error estándar de la media), y se distribuyeron homogéneamente en ambos tipos de formación vegetal. Los matorrales fueron ligeramente más abundantes en los bosques que en las praderas, si bien las diferencias entre los tipos de formación vegetal no fueron significativas.

A nivel del suelo, la hojarasca de lenga fue más abundante en los bosques y estuvo casi ausente en las praderas. La cobertura de herbáceas fue sin embargo significativamente mayor en las praderas, al igual que la PPN y el consumo animal. De hecho estas dos últimas variables estuvieron correlacionadas positivamente con la cobertura herbácea (r Pearson = 0,563 y 0,440, respectivamente; p<0,05). Se registraron brotes de lenga solamente en los bosques, en número superior en el año 2007 que en 2008. Esta diferencia se manifiesta que el primer año de muestreo (2007) coincidió con un año de fructificación masiva (la lenga es una especie vecera). El resto de variables físicas y de la vegetación no difirieron significativamente entre años de estudio. El suelo de los bosques presentó más nitrógeno (N) en forma disponible, más fósforo (P) y más potasio (K)

que las praderas. Los dos tipos de formación vegetal no se diferenciaron en el resto de las variables fisicoquímicas consideradas.

Tabla 1b. Valores medios (\pm error estándar) de las variables de vegetación en los bosques y praderas en cada año de estudio (n=20). Las diferencias entre tipos de formación vegetal (bosque vs. pradera) y entre años se compararon mediante ANOVA de dos factores (tipo de formación y año) de las variables transformadas por el logaritmo+1; se indica el valor del estadístico F y las probabilidades asociadas (p) de los efectos principales y su interacción (*p<0,05; **p<0,01; ***p<0,001; Ns: p>0,05). Letras diferentes indican diferencias significativas entre años de estudio dentro de cada tipo de vegetación (prueba T de Student; p<0,05).

	BOSQUES		PRADERAS		Tipo de formación	Año	Tipo de formación x Año
	2007	2008	2007	2008			
<i>Acaena ovalifolia</i>	5,2 (1,2)	5,1 (1,3)	0,8 (0,3)	0,6 (0,3)	24,9 ***	0,0 Ns	0,0 Ns
<i>Acaena pinnatifida</i>	0,6 (0,3)	1,0 (0,4)	9,0 (1,6)	8,6 (1,7)	17,3 ***	0,1 Ns	0,0 Ns
<i>Adenocaulon chilense</i>	1,7 (0,5)	1,4 (0,5)	0,7 (0,5)	0,3 (0,2)	5,4 *	0,7 Ns	0,0 Ns
<i>Arrhenatherum elatius</i>	0,0 (0,0)	0,0 (0,0)	0,0 (0,0)	0,0 (0,0)	2,0 Ns	0,0 Ns	0,0 Ns
<i>Blechnum penna-marina</i>	0,7 (0,5)	0,4 (0,4)	0,4 (0,4)	0,3 (0,2)	0,3 Ns	0,2 Ns	0,1 Ns
<i>Botrychium dusenii</i>	0,0 (0,0)	0,0 (0,0)	0,1 (0,0)	0,0 (0,0)	3,2 Ns	3,2 Ns	7,3 **
<i>Bromus setifolius</i>	0,7 (0,3)	0,1 (0,1)	0,3 (0,1)	0,1 (0,0)	1,0 Ns	4,7 *	0,9 Ns
<i>Cerastium arvense</i>	0,1 (0,1)	0,3 (0,2)	4,3 (0,9)	3,9 (0,7)	45,8 ***	0,1 Ns	0,2 Ns
<i>Cerastium glomeratum</i>	0,0 (0,0)	0,1 (0,1)	0,1 (0,0)	0,2 (0,1)	0,4 Ns	1,1 Ns	0,0 Ns
<i>Crepis capillaris</i>	0,0 (0,0)	0,0 (0,0)	0,1 (0,1)	0,4 (0,2)	9,5 **	3,5 Ns	3,5 Ns
<i>Dactylis glomerata</i>	8,5 (2,0)	14,1 (3,3)	17,7 (2,6)	25,1 (2,8)	13,7 ***	5,7 *	0,1 Ns
<i>Elymus angulatus</i>	0,0 (0,0)	0,1 (0,1)	0,4 (0,2)	0,1 (0,0)	3,9 Ns	2,1 Ns	5,0 *
<i>Festuca gracillima</i>	0,0 (0,0)	0,0 (0,0)	0,2 (0,1)	0,0 (0,0)	1,9 Ns	1,9 Ns	1,9 Ns
<i>Fragaria chiloensis</i>	0,3 (0,2)	0,3 (0,2)	2,8 (1,2)	1,9 (1,0)	6,6 *	0,3 Ns	0,4 Ns
<i>Galium aparine</i>	0,3 (0,2)	1,1 (0,9)	0,0 (0,0)	0,0 (0,0)	2,4 Ns	0,7 Ns	0,7 Ns
<i>Geranium magellanicum</i>	1,2 (0,3)	1,6 (0,5)	4,1 (0,8)	3,2 (0,5)	19,7 ***	0,2 Ns	1,6 Ns
<i>Geum magellanicum</i>	0,0 (0,0)	0,0 (0,0)	0,2 (0,1)	0,0 (0,0)	2,0 Ns	3,2 Ns	2,0 Ns
<i>Holcus lanatus</i>	0,8 (0,5)	0,7 (0,4)	6,1 (0,9)	6,6 (1,0)	11,6 **	0,4 Ns	1,2 Ns
<i>Hypochaeris radicata</i>	3,4 (1,1)	3,9 (0,9)	8,8 (1,2)	6,7 (1,5)	55,0 ***	0,1 Ns	0,2 Ns
<i>Madia sativa</i>	0,1 (0,1)	0,0 (0,0)	0,8 (0,4)	0,5 (0,3)	6,5 *	0,6 Ns	0,3 Ns
<i>Osmorhiza chilensis</i>	4,2 (1,1)	7,8 (2,3)	0,5 (0,2)	0,6 (0,3)	18,0 ***	2,0 Ns	1,8 Ns
<i>Plantago lanceolata</i>	0,0 (0,0)	0,0 (0,0)	1,1 (0,4)	2,5 (0,9)	13,1 ***	1,9 Ns	1,9 Ns
<i>Poa pratensis</i>	0,3 (0,2)	0,5 (0,3)	3,5 (0,9)	1,1 (0,4)	13,9 ***	4,3 Ns	6,0 *
<i>Rumex acetosella</i>	0,2 (0,1)	0,0 (0,0)	0,9 (0,2)	0,7 (0,2)	20,2 ***	1,8 Ns	0,0 Ns
<i>Silene magellanica</i>	0,0 (0,0)	0,0 (0,0)	0,0 (0,0)	0,0 (0,0)	3,7 Ns	0,2 Ns	0,2 Ns
<i>Stellaria media</i>	0,0 (0,0)	0,9 (0,4)	0,0 (0,0)	0,0 (0,0)	4,9 *	4,9 *	4,9 *
<i>Taraxacum officinale</i>	4,5 (1,0)	7,5 (1,7)	16,4 (2,5)	21,5 (1,6)	52,6 ***	5,2 *	0,3 Ns
<i>Trifolium repens</i>	3,3 (1,3)	5,4 (1,7)	9,9 (1,4)	11,1 (1,6)	16,8 ***	1,2 Ns	0,1 Ns
<i>Veronica arvensis</i>	0,0 (0,0)	0,0 (0,0)	0,0 (0,0)	0,0 (0,0)	2,1 Ns	0,0 Ns	0,5 Ns
<i>Veronica serpyllifolia</i>	1,0 (0,5)	0,0 (0,0)	0,2 (0,1)	0,1 (0,1)	2,3 Ns	4,3 *	3,5 Ns
<i>Vicia nigricans</i>	0,1 (0,1)	0,1 (0,1)	0,1 (0,1)	0,0 (0,0)	0,1 Ns	0,9 Ns	0,4 Ns
Nativas (%)	49,6 (6,9)	45,2 (7,1)	22,4 (2,7)	17,1 (2,6)	26,7 ***	1,1 Ns	0,1 Ns
Anuales (%)	1,4 (0,4)	3,1 (1,4)	6,0 (1,3)	5,0 (1,0)	26,6 ***	0,7 Ns	0,1 Ns
Gramíneas (%)	22,9 (3,3)	24,4 (4,1)	32,1 (2,8)	34,5 (2,0)	10,8 ***	0,4 Ns	0,1 Ns
Leguminosas (%)	6,8 (2,4)	7,4 (2,1)	11,5 (1,3)	11,5 (1,4)	6,5 **	0,1 Ns	0,1 Ns
Otras familias (%)	70,3 (4,9)	68,1 (5,5)	56,4 (2,6)	54,0 (2,5)	9,8 **	0,4 Ns	0,1 Ns
Forestales (%)	44,4 (7,8)	44,1 (8,0)	2,7 (1,1)	2,5 (1,5)	63,4 ***	0,1 Ns	0,1 Ns
Indiferentes (%)	31,4 (5,2)	30,8 (5,4)	38,0 (3,2)	40,8 (3,0)	5,1 **	0,1 Ns	0,2 Ns
No forestales (%)	24,3 (4,3)	25,1 (4,2)	59,2 (3,2)	56,7 (3,3)	75,8 ***	0,1 Ns	0,2 Ns
Riqueza media (S)	8,3 (0,8)	8,3 (0,8)	14,3 (0,5) ^a	12,6 (0,6) ^b	43,7 ***	0,8 Ns	0,5 Ns
S nativas	3,8 (0,3)	3,7 (0,4)	4,9 (1,9) ^a	3,6 (0,3) ^b	1,7 Ns	3,5 Ns	1,6 Ns
S no-nativas	4,6 (0,6)	4,7 (0,5)	9,4 (0,4)	9,0 (0,4)	55,5 ***	0,1 Ns	0,1 Ns
S anuales	0,5 (0,1)	0,7 (0,2)	1,6 (0,4)	1,8 (0,2)	52,1 ***	0,5 Ns	0,1 Ns
S perennes	7,8 (0,7)	7,7 (0,7)	12,7 (0,1) ^a	10,8 (0,4) ^b	37,7 ***	1,5 Ns	0,7 Ns
S gramíneas	1,6 (0,2)	1,5 (0,2)	3,8 (0,4) ^a	3,1 (0,2) ^b	55,6 ***	1,4 Ns	1,1 Ns
S leguminosas	0,7 (0,1)	0,7 (0,2)	1,1 (0,2)	1,0 (0,0)	19,0 ***	0,1 Ns	0,1 Ns
S otras familias	6,0 (0,6)	5,9 (0,6)	9,1 (0,1)	8,3 (0,4)	31,6 ***	0,5 Ns	0,2 Ns
S forestales	2,6 (0,3)	2,5 (0,3)	1,3 (0,4) ^a	0,7 (0,2) ^b	37,5 ***	3,2 Ns	2,0 Ns
S indiferentes	2,6 (0,4)	2,2 (0,3)	5,0 (0,2)	4,3 (0,3)	40,3 ***	1,1 Ns	0,1 Ns
S no forestales	3,0 (0,4)	3,4 (0,5)	7,7 (0,3)	7,4 (0,4)	71,8 ***	0,1 Ns	0,2 Ns

En total se registraron 24 especies herbáceas en los bosques y 30 en las praderas. En general la riqueza media de especies fue menor en el bosque que en la pradera (Tabla 1b). La riqueza de especies nativas no difirió entre bosques y praderas. Las nativas constituyeron aproximadamente la mitad de las especies registradas, tanto en los bosques como en las praderas, sin embargo los bosques presentaron mayor cobertura de especies nativas que las praderas (Tabla 1b y Fig. 2). En las praderas predominaron las especies no nativas, tanto en términos de su riqueza como de su cobertura media. Esta última tendió a ser tanto mayor cuanto más alejado está el pasillo de la zona de contacto (Fig. 2), invirtiéndose esta tendencia en la medida que nos adentramos en el bosque.

La riqueza y abundancia media de especies anuales fueron significativamente mayores en las praderas. La mayoría de las especies no eran gramíneas ni leguminosas; estas dos familias presentaron mayor número de especies y mayor abundancia en las praderas que en los bosques. Como era esperable, las especies de hábito forestal fueron más numerosas y presentaron mayor cobertura en el interior del bosque, al contrario que las de hábito no forestal; por su parte, las especies indiferentes al ambiente forestal fueron más numerosas y más abundantes en las praderas que en los bosques (Tabla 1b y Fig. 2).

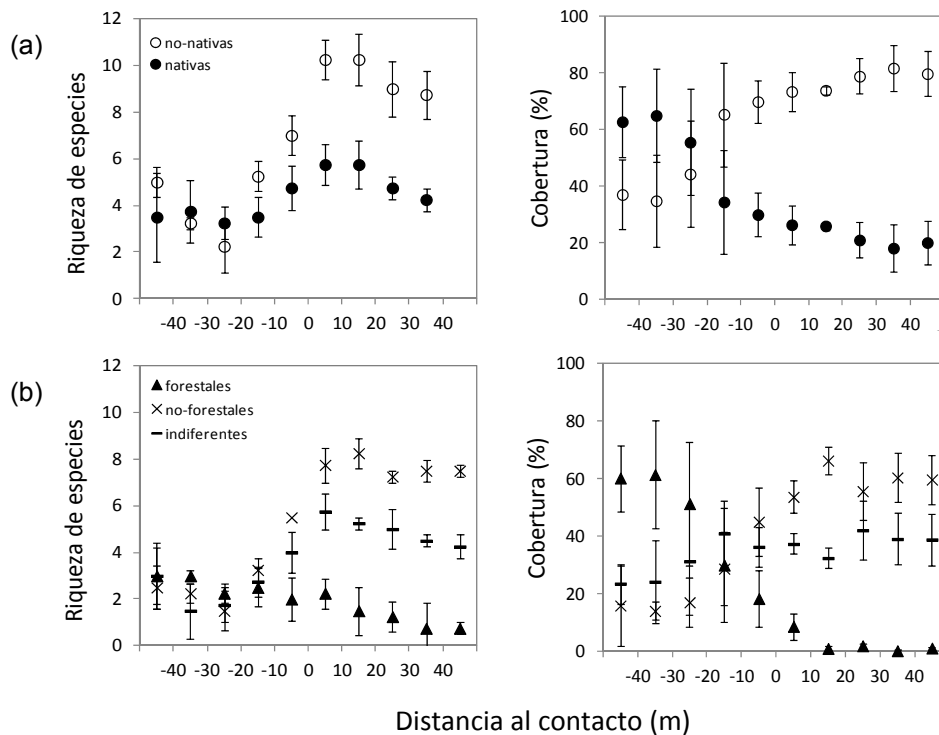


Figura 2. Variación en los transectos de las cuatro parcelas estudiadas de los valores medios de riqueza y la cobertura relativa de las especies clasificadas por diferentes criterios: nativas y no nativas (a) y hábito forestal (b). N=4. Las barras indican el error estándar de la media. Los valores absolutos del eje de abcisas indican la distancia de los pasillos a la zona de contacto entre bosques (coordenadas negativas) y praderas (coordenadas positivas).

6.3.2. Tendencias principales de variación espacio-temporal de la composición florística

La identificación de las principales tendencias de variación florística de los pastizales se ha realizado mediante análisis multivariantes de ordenación (DCA) sobre los datos muestreados en la totalidad de los pasillos de las cuatro parcelas y en los dos años contemplados. La Figura 3 muestra la posición de los 80 pasillos (10 pasillos x 4 parcelas x 2 años) en el plano factorial formado por los dos ejes principales de la ordenación. La consideración conjunta de ambos años permite detectar si la variación espacial (variación entre pasillos de diferentes parcelas) de la composición florística de los pastizales es más importante que la variación interanual.

El eje principal separa bien los pasillos de bosques y de praderas, independientemente del año en que estos han sido muestreados. La variación interanual era en este caso menos relevante que la variación espacial. Para comprobarlo estadísticamente, se realizó un análisis de T de Student con los valores medios de las coordenadas de los pasillos entre los dos años, y se comprobó que las diferencias no eran significativas ($t = -0,27$; $p > 0,05$). El mismo resultado se obtuvo al considerar el segundo eje ($t = -1,28$; $p > 0,05$). El segundo eje parece diferenciar entre los pasillos de bosque y poco entre los pasillos de praderas. La marcada dispersión de los pasillos del bosque observada en el plano factorial parece indicar una mayor heterogeneidad florística de los pastizales de esta formación vegetal respecto a los pasillos de las praderas, que aparecieron más concentrados en plano.

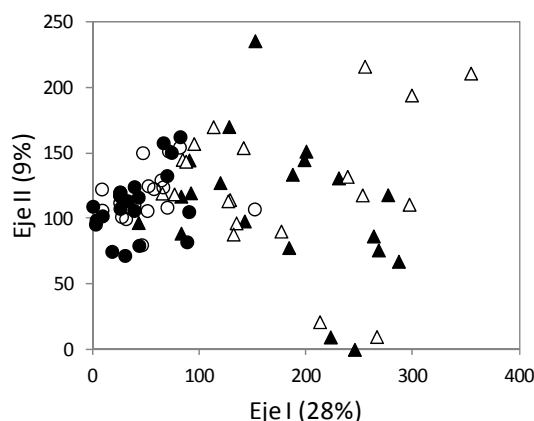


Figura 3. Posición de los 80 pasillos en el plano definido por los dos primeros ejes del análisis de ordenación (DCA) realizado sobre datos de abundancia de especies herbáceas. Los triángulos y los círculos corresponden respectivamente a los pasillos de bosque y de pradera. Se han considerado conjuntamente todos los pasillos de las cuatro parcelas y de los 2 años de estudio (2007: símbolos negros; 2008: símbolos blancos).

Las coordenadas de las observaciones en el eje I del DCA se correlacionaron en mayor medida con la cobertura de la vegetación herbácea, los valores de PAR, la posición de los pasillos en el transecto y la cobertura de hojarasca (Tabla 2). Los valores de PPN, de consumo animal, la cobertura de matorral y de troncos muertos mostraron también relaciones significativas con la

Tabla 2. Valores de correlación (r de Pearson) entre las coordenadas de las observaciones (n=80) en los dos primeros ejes de la ordenación (DCA) y los valores de un conjunto de variables físicas y de vegetación (* p<0,05; ** p<0,01). Se han seleccionado las variables que se correlacionaron significativamente con alguno de los ejes.

		Eje I	Eje II			Eje I	Eje II
Ambiente físico	Posición en el transecto	-0,759**		Abundancia	<i>Acaena ovalifolia</i>	0,586**	-0,441**
	PAR transmitida (%)	-0,848**		De	<i>Acaena pinnatifida</i>	-0,617**	
	Matorral (%)	0,280*		Especies	<i>Adenocaulon chilense</i>	0,249*	
	Hojarasca (%)	0,703**			<i>Bromus setifolius</i>		0,257*
	Troncos muertos (%)	0,277*			<i>Calceolaria biflora</i>		0,281*
	N total (%) [#]		0,503**		<i>Cerastium arvense</i>	-0,569**	
	N-disponible (%) [#]		0,584**		<i>Crepis capillaris</i>	-0,296*	
	P (ppm) [#]	0,624**			<i>Dactylis glomerata</i>	-0,474**	0,355**
	K (ppm) [#]	0,399*	0,501**		<i>Elymus spp.</i>	-0,240*	
	MO (%) [#]		0,388*		<i>Fragaria chiloensis</i>	-0,253*	-0,246*
Diversidad biológica	Riqueza total	-0,757**			<i>Galium aparine</i>	0,371**	0,313**
	H' Shannon (2 ^{H'})	-0,741**			<i>Geranium magellanicum</i>	-0,487**	
	Riqueza de nativas	-0,285*	-0,264*		<i>Hypochoeris radicata</i>	-0,686**	-0,247*
	Riqueza de no-nativas	-0,805**			<i>Holcus lanatus</i>	-0,534**	
	Porcentaje de nativas (%)	0,639**	-0,442**		<i>Madia sativa</i>	-0,316**	
Propiedades agronómicas	Herbáceas (%)	-0,782**	0,226*		<i>Osmorhiza chilensis</i>	0,647**	0,269*
	PPN (g m ⁻²) [#]	-0,526**	0,316**		<i>Plantago lanceolata</i>	-0,352**	
	Consumo (g m ⁻²) [#]	-0,484**	0,251*		<i>Poa pratensis</i>	-0,348**	
					<i>Rumex acetosella</i>	-0,480**	
					<i>Stellaria media</i>		0,222*
					<i>Taraxacum officinale</i>	-0,666**	
					<i>Trifolium repens</i>	-0,567**	
					<i>Veronica serpyllifolia</i>		0,343**
				Nativas		0,817**	-0,425**
				Anuales		-0,225*	
				Gramíneas		-0,587**	0,386**
				Leguminosas		-0,525**	
				Otras familias		0,678**	-0,383**
				Forestales		0,952**	
				Indiferentes		-0,510**	0,522**
				No forestales		-0,890**	

[#] n = 72 (variables medidas en los 9 corredores de cada parcela).

tendencia principal de variación florística, aunque con menores valores de correlación. Los signos de esas correlaciones indican que un extremo de la composición florística de los pastizales se relaciona con altos valores de PAR, de cobertura de vegetación herbácea y con altos valores de PPN y de consumo animal. Este extremo coincide con una gran presencia de pasillos de praderas (extremo izquierdo del eje I del DCA) cuyas especies más características (cuya abundancia mostró alta correlación con el eje I del DCA) son principalmente no nativas, tales como *Hypochoeris radicata*, *Taraxacum officinale*, *Trifolium repens*, *Cerastium arvense*, *Holcus lanatus*, *Geranium magellanicum*, *Rumex acetosella*, *Dactylis glomerata*, *Plantago lanceolata*, *Poa pratensis*, *Elymus spp.*, y *Fragaria chiloensis*, y solamente dos eran nativas *Acaena pinnatifida* y *Madia sativa*. En general, las especies que presentaron mayor cobertura relativa en este extremo fueron anuales, gramíneas o leguminosas, y presentaron hábito no forestal o indiferente. Por el contrario, los pastizales con una composición florística más diferente a los anteriores tienden a relacionarse con valores bajos de los factores antes mencionados y con valores altos de

hojarasca, cobertura de matorral y de troncos muertos y de los nutrientes P y K. Estos pastizales suelen corresponder a pasillos de bosques (extremo derecho del eje I del DCA), caracterizados por la mayor abundancia de especies nativas como *Osmorhiza chilensis*, *Acaena ovalifolia* y *Adenocaulon chilense*, y por la no nativa *Galium aparine* y, en general, aumentó la cobertura relativa de especies con hábito forestal.

Las coordenadas del eje I del DCA mostraron una correlación altamente significativa con los índices de diversidad de los mismos. La correlación es alta tanto para el índice de riqueza total de especies y de diversidad biológica de Shannon (H'), como para la riqueza de especies nativas y de no nativas. El signo de estas correlaciones da idea de una tendencia a aumentar el valor de estos índices hacia el extremo izquierdo del eje I de la ordenación que se corresponde con una mayoría de pasillos de pradera. Sin embargo, el porcentaje de especies nativas respecto del total y su cobertura relativa aumentaron en los pastizales de bosque menos parecidos florísticamente a los anteriores. Considerando todas las observaciones, la posición en el transecto a lo largo de las dos formaciones vegetales se correlacionó con la variación de tanto la riqueza como la diversidad biológica (r de Pearson = 0,572 y 0,494, respectivamente; $p < 0,05$); se observó lo mismo en las no nativas (r de Pearson = 0,681; $p < 0,05$), pero no en las nativas (r de Pearson = 0,082; $p > 0,05$).

La segunda tendencia de variación florística (eje II del DCA) segrega bien algunos pasillos de bosque. Este eje se correlacionó con la cobertura de la vegetación herbácea y con las variables de PPN y consumo animal. Este resultado podría estar indicando un uso diferencial del espacio por parte de estos últimos (mayor o menor intensidad de pastoreo) afectando así la composición de los pastizales. Los pastizales situados en el extremo superior del eje II presentaron altos valores de cobertura de herbáceas, PPN y consumo animal, de materia orgánica en el suelo y de otros nutrientes edáficos (N en las dos formas y K), y estuvieron caracterizados por especies tanto no nativas (*Dactylis glomerata*, *Veronica serpyllifolia*, *Galium aparine* y en menor medida *Stellaria media*) como nativas (*Calceolaria biflora*, *Osmorhiza chilensis* y *Bromus setifolius*). En estos pastizales predominaron las especies gramíneas y las especies con hábito indiferente. Los pastizales en el extremo inferior, que presentaban menor cobertura de herbáceas y menor PPN y consumo, estuvieron caracterizados por las nativas *Acaena ovalifolia*, *Fragaria chiloensis* y la no nativa *Hypochoeris radicata*. En general, este eje la riqueza de especies nativas, el porcentaje que éstas representan de la riqueza total y su cobertura relativa tendieron a disminuir hacia el extremo con más cobertura de herbáceas, más PPN y más consumo.

Para observar con mayor detalle la variación exclusivamente espacial de las cuatro parcelas contempladas se ha realizado un análisis de ordenación (DCA) con los datos florísticos registrados en los pasillos de cada una de ellas, consideradas por separado. El resultado de la ordenación anterior, sin apenas diferencias entre los dos años muestreados, justifica que estos análisis se hayan realizado con los datos de un único año (se seleccionó el año 2007 porque era más representativo de las condiciones meteorológicas promedio). La Figura 4 muestra la posición de los pasillos en el plano factorial formado por los dos ejes principales de la ordenación. En todos

los casos, los primeros ejes de las cuatro ordenaciones segregan los pasillos de bosque (hacia el extremo derecho de los ejes) de los de pradera (concentrados en el extremo contrario).

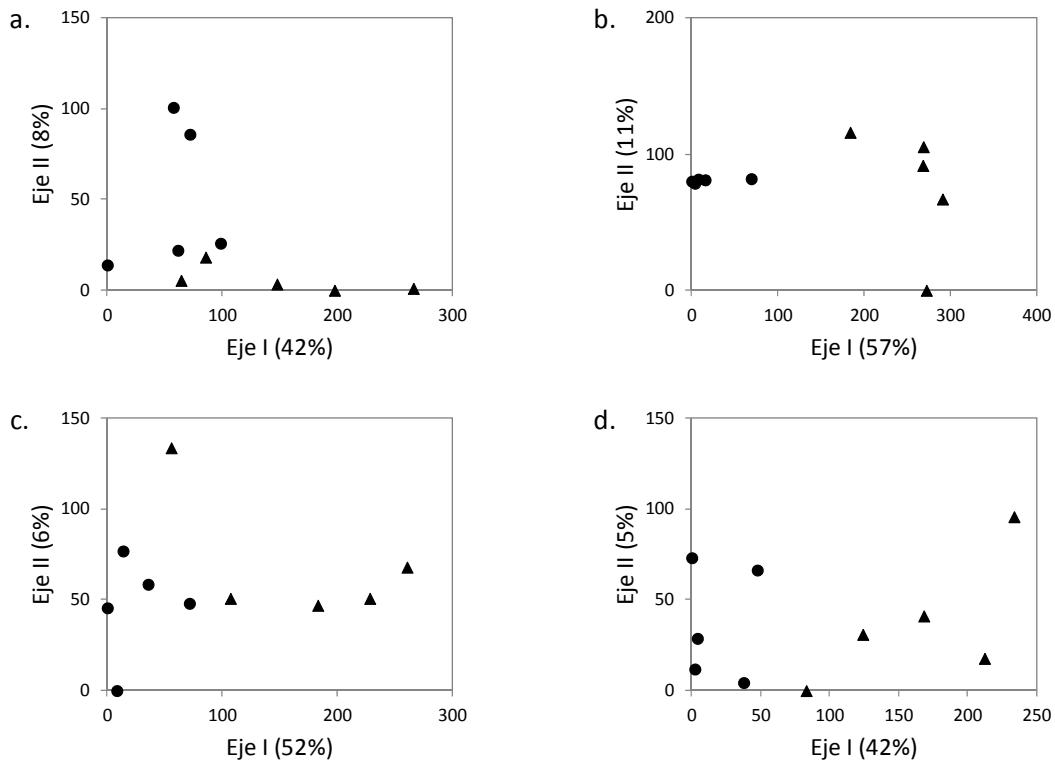


Figura 4. Posición de los 40 pasillos de cada una de las cuatro parcelas muestreadas (a, b, c y d) en el año 2007 en el plano definido por los dos primeros ejes del análisis de ordenación (DCA). Entre paréntesis se indica la varianza explicada por cada eje. Los triángulos y los círculos corresponden respectivamente a los pasillos de bosque y de pradera.

La posición del pasillo en el transecto que atraviesa la parcela y los valores de PAR transmitida a través del dosel fueron las variables más relacionadas con el primer eje de la ordenación (Tabla 3) en todas las parcelas analizadas. Otras variables también se correlacionaron con este eje en alguna de las parcelas, como es el caso de la cobertura de herbáceas, que muestra una alta correlación con la variación florística de los pastizales de dos de las parcelas. Sin embargo, las variables de interés ganadero como la PPN y el consumo animal solamente se correlacionaron con la tendencia principal de variación florística en una de ellas (parcela b; los valores de estas variables aumentaron en la misma medida que aumenta la cantidad de PAR) y esta tendencia no se observó con claridad en el resto de las parcelas contempladas.

Las especies que caracterizaron los extremos de variación florística, coincidieron en varias de las parcelas analizadas. En el caso de los pasillos de praderas, fueron *Acaena pinnatifida*, *Cerastium arvense*, *Hypochaeris radicata*, *Holcus lanatus* y *Taraxacum officinale*, en su mayoría especies no nativas con hábito no forestal. Los pastizales con una composición florística más diferente a los anteriores, por lo general de zonas de bosque, se caracterizan por especies nativas como *Acaena ovalifolia* y *Osmorhiza chilensis*. Los valores de riqueza total, de diversidad biológica (H' Shannon)

y de riqueza de especies no nativas manifiestan en todas las parcelas una variación significativa con la principal tendencia de variación florística detectada por los primeros ejes de las ordenaciones. La tendencia observada es a aumentar los valores de estos índices hacia el extremo negativo de los ejes, que aglutinan una alta proporción de pasillos de praderas. Un resultado a destacar es que la variación de la riqueza total coincidió con la variación de la riqueza de no nativas, mientras que sólo en una de las cuatro parcelas se detectó una relación significativa entre la principal tendencia florística con la riqueza de especies nativas.

La segunda tendencia de variación florística estuvo relacionada con diferentes variables dependiendo de la parcela. Es posible que estos resultados estén condicionados por la composición florística de algunos pasillos singulares dentro de cada parcela, lo que impide que se manifieste la misma tendencia de variación florística de los pastizales entre diferentes parcelas y enmascara la influencia de otros factores.

Tabla 3. Valores de correlación (r de Pearson) entre las coordenadas de las observaciones (n=10) en los dos primeros ejes de la ordenación (DCA) y los valores de un conjunto de variables físicas y de vegetación en cada una de las cuatro parcelas muestreadas (a, b, c y d) en el año 2007 (* p<0,05; ** p<0,01). Se han seleccionado las variables que se correlacionaron significativamente con alguno de los ejes en al menos dos parcelas.

		Eje I				Eje II			
		a.	b.	c.	d.	a.	b.	c.	d.
Ambiente físico	Posición en el transecto	-0,829 **	-0,876 **	-0,898 **	-0,933 **				
	PAR transmitida (%)	-0,850 **	-0,961 **	-0,888 **	-0,953 **				
	Matorral (%)	0,693 *							
	Suelo desnudo (%)	-0,753 *						0,759 *	
	Hojasca (%)		0,944 **						
	Excrementos (%)				0,724 *	0,898 **			
	N total (%) [#]	-0,773 *	-0,915 **		0,955 **				
	N disponible (ppm) [#]	0,668 *			0,761 *				
	P (ppm) [#]		0,855 **	0,927 **	0,772 *				
	MO (%) [#]	-0,803 **			0,936 **				
Abundancia de especies	<i>Acaena ovalifolia</i>	0,808 **	0,709 *	0,900 **			-0,708 *		
	<i>Acaena pinnatifida</i>	-0,633 *		-0,786 **	-0,732 *				
	<i>Bromus setifolius</i>		-0,698 *		0,735 *				
	<i>Cerastium arvense</i>	-0,712 *	-0,634 *		-0,807 **				
	<i>Dactylis glomerata</i>			-0,649 *		0,850 **		0,687 *	
	<i>Holcus lanatus</i>	-0,767 **	-0,908 **		-0,826 **				
	<i>Hypochaeris radicata</i>		-0,697 *	-0,861 **	-0,825 **				
	<i>Rumex acetosella</i>		-0,725 *		-0,757 *				
	<i>Taraxacum officinale</i>	-0,818 **	-0,948 **	-0,763 *					
	<i>Trifolium repens</i>	-0,701 *	-0,886 **						
	Nativas	0,849 **	0,961 **	0,780 **		-0,723 *			
	Anuales	-0,808 **			-0,759 *	0,666 *			
	Forestales	0,969 **	0,986 **	0,974 **					
	No forestales	-0,861 **	-0,962 **	-0,936 **	-0,957 **				
Diversidad biológica	Riqueza total	-0,831 **	-0,956 **	-0,820 **	-0,723 *				-0,696 *
	Shannon (2 ^H)	-0,859 **	-0,949 **	-0,810 **	-0,803 **				-0,633 *
	Riqueza de nativas			-0,694 *					-0,777 **
	Riqueza de no-nativas	-0,864 **	-0,958 **	-0,807 **	-0,724 *				
	Porcentaje de nativas (%)	0,682 *	0,840 **			-0,691 *			0,686 *
Propiedades agronómicas	Herbáceas (%)	-0,727 *	-0,957 **						
	PPN (g m ⁻²) [#]		-0,894 **			0,693 *			
	Consumo (g m ⁻²) [#]		-0,863 **			0,805 **			

[#] n = 9 (variables medidas en los 9 corredores de cada parcela).

Un resultado relevante de los análisis anteriores es el que destaca la relación existente entre la variación florística de los diferentes pasillos y su posición en el transecto que recorre cada parcela (Tabla 3). Esta relación es recogida por los primeros ejes de las ordenaciones de los pasillos en

todas las parcelas contempladas. El resultado podría indicar que existe redundancia entre posición en el transecto y los valores de PAR registrados en los pasillos. Es decir, que los pasillos situados en los extremos más alejados de la línea de contacto mostrarían composiciones florísticas diferentes, por estar sometidos a valores de PAR también diferentes. Esto sería aplicable a los pasillos de bosque, pero no es válido en los pasillos de pradera ya que en ellos los valores de PAR son máximos (100%) en todos los casos.

Para comprobarlo, se han examinado las relaciones entre la posición del pasillo en el transecto y los valores de coordenadas de los pasillos en el eje I (Fig. 5). La figura muestra un cambio brusco de pendiente en las coordenadas al pasar de los pasillos de bosque a los de pradera. En estos últimos la relación lineal de la composición florística con la posición en el transecto se difumina en todas las parcelas, salvo en una (parcela c). La escasez de repeticiones en cada parcela impide tratar estadísticamente el resultado, pero las gráficas parecen indicar que la tendencia principal de variación florística en las zonas de contacto entre bosques y praderas responde a un conjunto diferente de factores en el interior del bosque y en la pradera. La

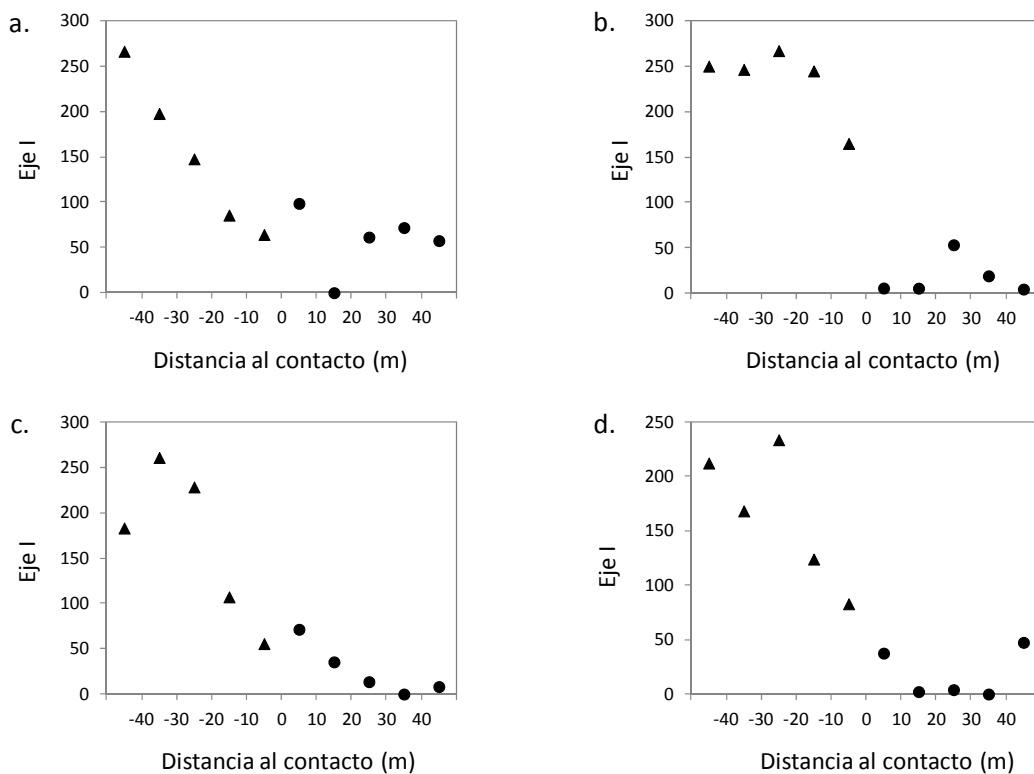


Figura 5. Relación entre la variación principal de la composición florística de los pastizales y la posición de los mismos en el transecto que recorre cada parcela de estudio (a, d, c y d). El cuadro pequeño muestra la relación de los valores de PAR registrados en cada punto del trayecto.

extinción progresiva de los valores de PAR hacia el interior del bosque explicaría la variación florística de los pastizales bajo arbolado, mientras que la heterogeneidad florística de los pasillos propios de zonas abiertas de pradera no estaría asociada a la proximidad al contacto con el bosque.

Para comprobar la hipótesis anterior, se han analizado los dos subconjuntos de pasillos (de bosque y de pradera) por separado, con el objetivo de identificar los principales factores responsables de la variación florística de cada uno de ellos. Este análisis de los pasillos de bosque y de pradera considerados aisladamente confirmó que las tendencias de variación florística difieren en cada tipo de formación vegetal, tal y como anunciaban los resultados anteriores. La Figura 6 muestra la posición de los pasillos en el plano definido por los dos primeros ejes del análisis de ordenación para cada tipo de formación vegetal.

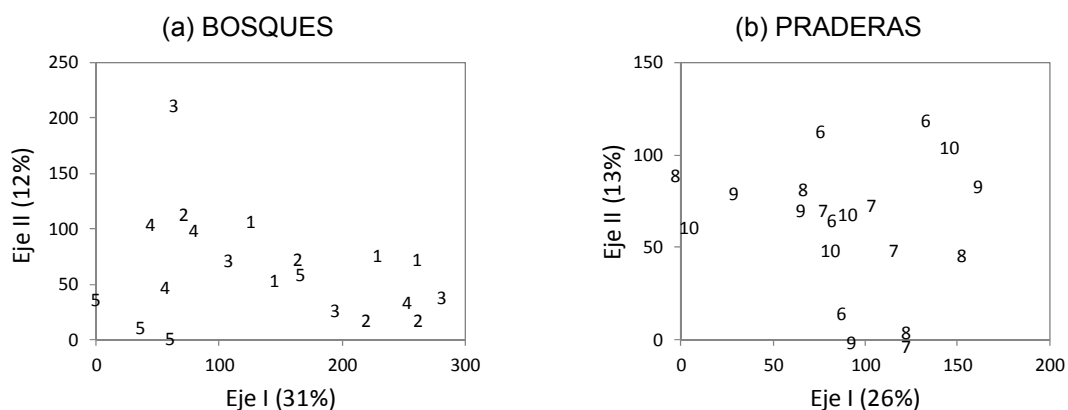


Figura 6. Posición de los 20 pasillos de bosque (a) y 20 de pradera (b) de las cuatro parcelas de estudio (año 2007) en el plano definido por los dos primeros ejes del análisis de ordenación (DCA). Entre paréntesis se indica la varianza explicada por cada eje. Los números corresponden a la posición de los pasillos en el transecto que recorre las parcelas, desde el situado en el interior del bosque (1) hasta el más alejado del mismo (10).

La Tabla 4 informa de los factores que mejor explican las tendencias de variación florística de bosques y de praderas. En los pastizales de bosques, la PAR fue la variable que alcanzó valores más altos de correlación con las coordenadas del eje principal de la ordenación. En ellos se observa una relación significativa con su posición en el transecto. Ambos resultados indican una disminución progresiva de PAR, y consecuentemente un cambio de composición, a medida que las observaciones se alejan de la línea de contacto con la pradera. Cerca de esta línea la composición de los pastizales se caracteriza por una mayor abundancia de *Taraxacum officinale*, *Dactylis glomerata*, *Trifolium repens*, *Holcus lanatus*, y *Cerastium arvense* y también por una mayor cobertura de vegetación herbácea, mayores valores de PPN y mayor consumo animal, así como mayor diversidad y riqueza de especies (total, de nativas y de no nativas). Estas variables estarían probablemente condicionadas por la mayor disponibilidad de PAR en las proximidades a la línea de contacto. En los pastizales de zonas más interiores del bosque, con mayor cobertura de hojarasca y de musgos, abundan especies como *Acaena ovalifolia* y *Osmorhiza chilensis*, ambas nativas.

La segunda tendencia de variación florística de los pastizales de bosque se relacionó con la abundancia de excrementos, cuya mayor recubrimiento estuvo asociado a una mayor abundancia de *Bromus stamineus* y *Veronica serpyllifolia* y menor de *Acaena pinnatifida*. El resultado parece

indicar una tendencia de variación florística influenciada por el uso diferencial que el ganado hace de las zonas del interior del bosque.

Tabla 4. Valores de correlación (r de Pearson) entre las coordenadas de las observaciones (n=20) en los dos primeros ejes de la ordenación (DCA) y los valores de un conjunto de variables físicas y de vegetación en los pasillos de bosques (a) y praderas (b) analizados por separado (* p<0.05; ** p<0.01). Se han seleccionado las variables que se correlacionaron con alguno de los ejes en alguno de los tipos de formación vegetal

		(a) BOSQUES		(b) PRADERAS	
		Eje I	Eje II	Eje I	Eje II
Ambiente físico	Posición en el transecto	-0,531*			
	PAR transmitida (%)	-0,707**		--	--
	Matorral (%)	0,456*		0,522*	0,447*
	Suelo desnudo (%)				
	Hojarasca (%)	0,692**		0,625**	
	Troncos muertos (%)				
	Excrementos (%)		0,619**	-0,611**	
	Musgos (%)	0,587**			
	N disponible #		0,764**		
	P #	0,452*		-0,599*	
MO #				0,567*	
pH #				-0,759**	
Abundancia de especies	<i>Acaena ovalifolia</i> Ruiz et Pav,	0,553*			0,459*
	<i>Acaena pinnatifida</i> Ruiz et Pav,		-0,456*		
	<i>Adenocaulon chilense</i>				0,507*
	<i>Bromus setifolius</i> J. Presl		0,525*		
	<i>Cerastium arvense</i> L,	-0,495*			-0,741**
	<i>Crepis capillaris</i>				-0,483*
	<i>Elymus angulatus</i>			0,572**	
	<i>Dactylis glomerata</i> L,	-0,584**		-0,699**	
	<i>Fragaria chiloensis</i>			0,657**	
	<i>Holcus lanatus</i> L,	-0,532*			-0,731**
	<i>Hypochaeris radicata</i> L,	-0,455*		0,854**	
	<i>Madia sativa</i>				-0,652**
	<i>Osmorhiza chilensis</i> H, et A,	0,448*			
	<i>Plantago lanceolata</i>				-0,471*
	<i>Poa pratensis</i> L.			-0,629**	
	<i>Rumex acetosella</i> L,				-0,612**
	<i>Taraxacum officinale</i> Weber	-0,668**			
	<i>Trifolium repens</i> L,	-0,544*			
	<i>Veronica serpyllifolia</i>		0,698**	-0,549*	
	Nativas	0,974**		0,845**	
	Anuales				-0,850**
	Forestales	0,976**			
	Indiferentes	-0,807**	0,689**	-0,922**	0,558*
No forestales	-0,805**		0,847**	-0,470*	
Gramíneas	-0,812**	0,498*	-0,657**		
Leguminosas	-0,621**				
Otras familias	0,867**		0,764**		
Diversidad biológica	Riqueza	-0,731**			
	Shannon (2 ^{H'})	-0,701**		0,786**	-0,473*
	Riqueza de nativas	-0,474*		0,745**	
	Riqueza de no nativas	-0,743**			
Porcentaje de nativas (%)	0,633**		0,796**		
Propiedades agronómicas	Herbáceas (%)	-0,617**			
	PPN (g m ⁻²) #	-0,646**			
	Consumo (g m ⁻²) #	-0,565**			

n=20 en el bosque y n=16 en la pradera (el corredor central [0m] se considera de bosque).

En los pasillos de pradera la tendencia principal de variación florística estuvo relacionada con la cobertura de hojarasca, de matorral y los excrementos de los animales pero, al contrario que los

pasillos de bosque, no se relacionó con la posición en el transecto. Los pasillos en el extremo derecho del eje principal presentaron mayor abundancia de matorrales y de hojarasca y estuvieron caracterizados por *Hypochaeris radicata*, *Fragaria chiloensis* y *Elymus angulatus* y presentaron mayores valores de diversidad biológica (H' de Shannon) y de riqueza de nativas que los pastizales en el extremo con menos matorral y menos hojarasca. Los pasillos del extremo opuesto estuvieron caracterizados por una mayor abundancia de excrementos y de *Dactylis glomerata*, *Poa pratense* y *Veronica serpyllifolia*.

La segunda tendencia de variación florística de los pastizales de pradera también se relacionó con la abundancia de matorrales y fue independiente de las demás variables consideradas. El extremo con más matorrales se relacionó con la abundancia de las nativas *Adenocaulon chilense* y *Acaena ovalifolia* y con menores valores de diversidad biológica (H' de Shannon). El extremo con menos matorrales estuvo caracterizado por las no nativas *Cerastium arvense*, *Holcus lanatus* y *Rumex acetosella*. El signo de la correlación con la diversidad biológica es opuesto al de la correlación con el eje I, lo que indica una influencia compleja de la cobertura de leñosas (en este caso, matorrales) sobre los valores de este parámetro.

La abundancia de matorrales en las praderas con las variables de vegetación (Fig. 7) se relacionó positivamente con la abundancia de especies nativas, pero no con su riqueza ni con las variables de interés ganadero (PPN y consumo animal). La cobertura de matorrales tampoco estuvo relacionada con las variables fisicoquímicas del suelo ($p > 0,05$).

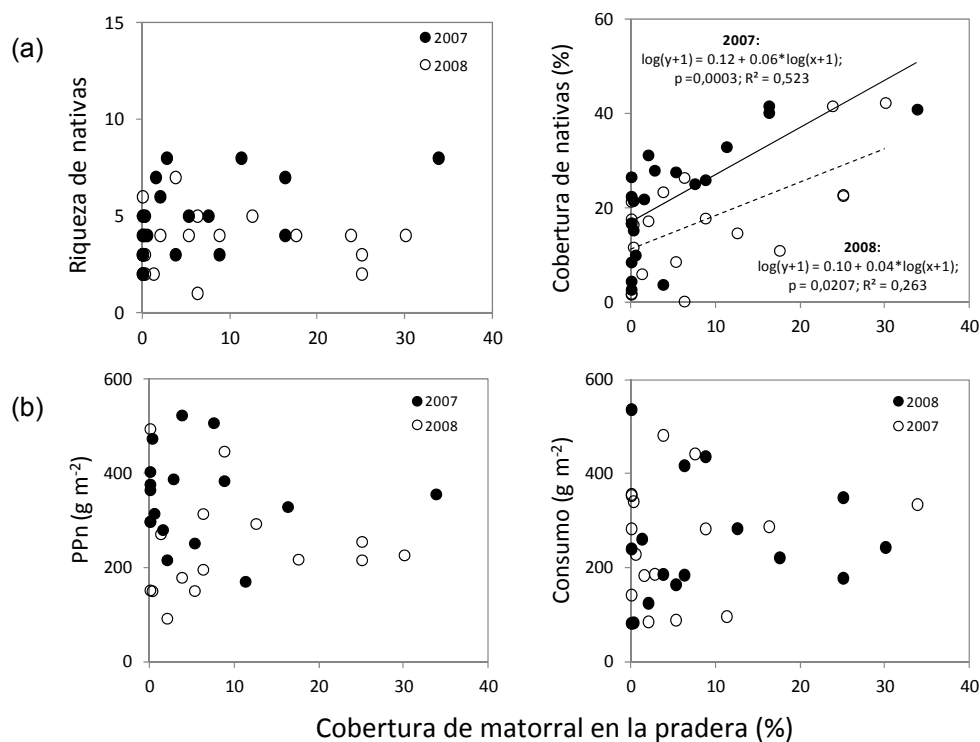


Figura 7. Variación de los valores medios de riqueza y la cobertura relativa de las especies nativas (a) y las variables productivas (b) con la cobertura de matorrales en las praderas.

6.4. Discusión y conclusiones

La principal fuente de variación florística de los pastizales en las zonas de contacto entre bosques y praderas fue de origen espacial. El efecto de la variación meteorológica interanual fue menos relevante que la variación espacial en la composición florística y en los parámetros de diversidad. La escasa variabilidad florística interanual manifestada en los pastizales analizados podría estar asociada al elevado porcentaje de especies de ciclo de vida perenne y la baja ocurrencia de especies con ciclo de vida anual. En los ecosistemas dominados por especies anuales la composición florística varía ampliamente entre años (Hobbs y Mooney 1991, Montalvo et al. 1993, Knapp et al. 2002, Osem et al. 2002). En nuestro caso, las comunidades herbáceas analizadas contienen un porcentaje elevado de especies perennes cuya respuesta a cambios meteorológicos interanuales suele ser menos rápida que en los terófitos. Dado que se han contemplado solamente dos años de estudio, y además consecutivos, sería recomendable apoyar esta idea con datos que incluyan un mayor rango temporal.

Cuando se analizan las tendencias principales de variación exclusivamente espacial de los pastizales, los resultados permiten identificar unos pocos factores relevantes responsables de dicha variación. La principal tendencia florística se asocia a la variación en los valores de PAR (redundantes con los valores de cobertura de leñosas), y una segunda tendencia superpuesta que se relaciona con la diferente capacidad productiva de los bosques y con el uso que el ganado hace de los mismos. Estos resultados destacan que la composición florística de los pastizales es en gran medida fruto de la combinación de un aspecto estructural de la vegetación (cobertura leñosa) y de un componente dinámico o funcional (capacidad productiva) en el que participan factores de diferente naturaleza (ambiente físico expresado a través de los valores de PAR y comportamiento animal).

6.4.1. Factores estructurales: Cobertura arbórea y arbustiva

Los resultados obtenidos apoyan la hipótesis de que la cobertura de arbolado constituye un factor principal de influencia sobre la variabilidad florística de los pastizales analizados (Fig. 8a). El resultado es coherente con trabajos que han explicado la estructura de las comunidades herbáceas con el ambiente lumínico, microclimático y edáfico generado por los árboles en bosques tropicales (Kapos 1989, Williams-Linera 1990, Laurance 1991, Young y Mitchell 1994, Didham y Lawton 1999, Oosterhoorn y Kappelle 2000) y templados (Bratton 1976, Belsky et al. 1989, Stoutjesdijk y Barkman 1992, Fraver 1994, Matlack 1994, Chen et al. 1995, Gehlhausen et al. 2000, Feldhake 2001, Hildebrand-Vogel 2002, Carabelli et al. 2006, Barbier et al. 2008). La radiación transmitida a través del dosel sintetiza adecuadamente la variación de otras variables microclimáticas como la temperatura y humedad del aire (Matlack 1993, Barbier et al. 2008) y la fertilidad y humedad del suelo (Cadenasso et al. 2003).

La influencia de la distancia a la zona de contacto se manifestó en los pastizales del interior del bosque, y no tanto en los propios de la pradera. Esta relación podría deberse al cambio en el ambiente físico y biológico del interior del bosque en la medida que nos alejamos de la zona de

contacto. Los pastizales más cercanos al borde recibirían más PAR que los situados en el interior, si bien esta circunstancia depende de la estructura (forma y tamaño) del borde (Brothers y Singarn 1992, Matlack 1993, Chen et al. 1995, Murcia 1995, Jose et al. 1996, Didham y Lawton 1999, Fernández et al. 2002, Hufkens et al. 2009), de las características de la mancha de bosque (Marchand y Houle 2006) y del tiempo transcurrido desde que se creó el borde (Harper y Macdonald 2002, Harper et al. 2005, Alignier y Deconchat 2011). Además, la variación de las condiciones físicas en las zonas de borde no suele ser lineal (Cadenasso et al. 1997, Fernández et al. 2002, Ries et al. 2004). Las características de la matriz circundante (Kupfer et al. 2006) son también condicionantes a tener en cuenta. En cualquier caso el resultado sugiere que la distancia al contacto entre los dos tipos de vegetación no es, por sí solo, un indicador de la variabilidad florística de estos pastizales, especialmente en el lado de la pradera.

La tendencia principal de variación florística espacial fue representada por especies características de las situaciones más extremas de dicha tendencia. Así, especies como *Hypochaeris radicata*, *Taraxacum officinale*, *Acaena pinnatifida*, *Cerastium arvense*, *Trifolium repens* y *Holcus lanatus*, en su mayoría especies no nativas adaptadas al pastoreo en sus regiones de origen, caracterizaron los pastizales abiertos, mientras que especies como *Osmorhiza chilensis* y *Acaena ovalifolia*, ambas nativas, caracterizaron los ambientes más sombríos con valores bajos de PAR y generalmente alejados de la línea de contacto entre bosques y praderas.

La variación de los índices de diversidad biológica considerados (riqueza y H' de Shannon) estuvo relacionada con la principal tendencia de variación de la composición florística de los pastizales. Ambos índices tendieron a aumentar sus valores en la medida que las condiciones ambientales son menos parecidas a las favorecidas por el arbolado más denso (menores valores de PAR). En otros bosques templados se ha observado una similar disminución de la riqueza y un aumento de la cobertura de herbáceas (Meiners y Pickett 1999). En nuestro caso, el patrón detectado estuvo condicionado por el comportamiento de las especies no nativas, siendo estas las principales responsables de los cambios de riqueza a lo largo de la variación florística detectada. Los análisis de cada una de las cuatro parcelas refuerzan estos resultados, ya que en cada una de ellas se observó la misma relación entre la composición florística y los índices de diversidad. En estos sistemas, las no nativas están asociadas a la presencia de ganado (Damascos y Rapoport 2002). El resultado informa de la capacidad de las especies no nativas, propias de ambientes originales poco o nada arbolados, por colonizar zonas de bosque cuya baja cobertura arbolada o su posición cercana a zonas de contacto con praderas permite un mayor paso de la radiación solar. En consecuencia, la heterogeneidad interna de los bosques, que combinan zonas con mayor o menor insolación, a modo de un mosaico de luces y sombras, cobra especial relevancia en este caso para explicar la variación florística de los pastizales y ciertos valores de conservación. La expresión de la relación entre composición florística e intensidad de pastoreo (estimada como consumo animal) fue más consistente cuando se analizaron los pastizales de zonas de bosque, y no fue evidente cuando se analizaron pastizales propios de zonas abiertas sin arbolado, posiblemente porque en estos últimos la intensidad de pastoreo sea más uniforme espacialmente y en los primeros covaría con la cantidad de radiación.

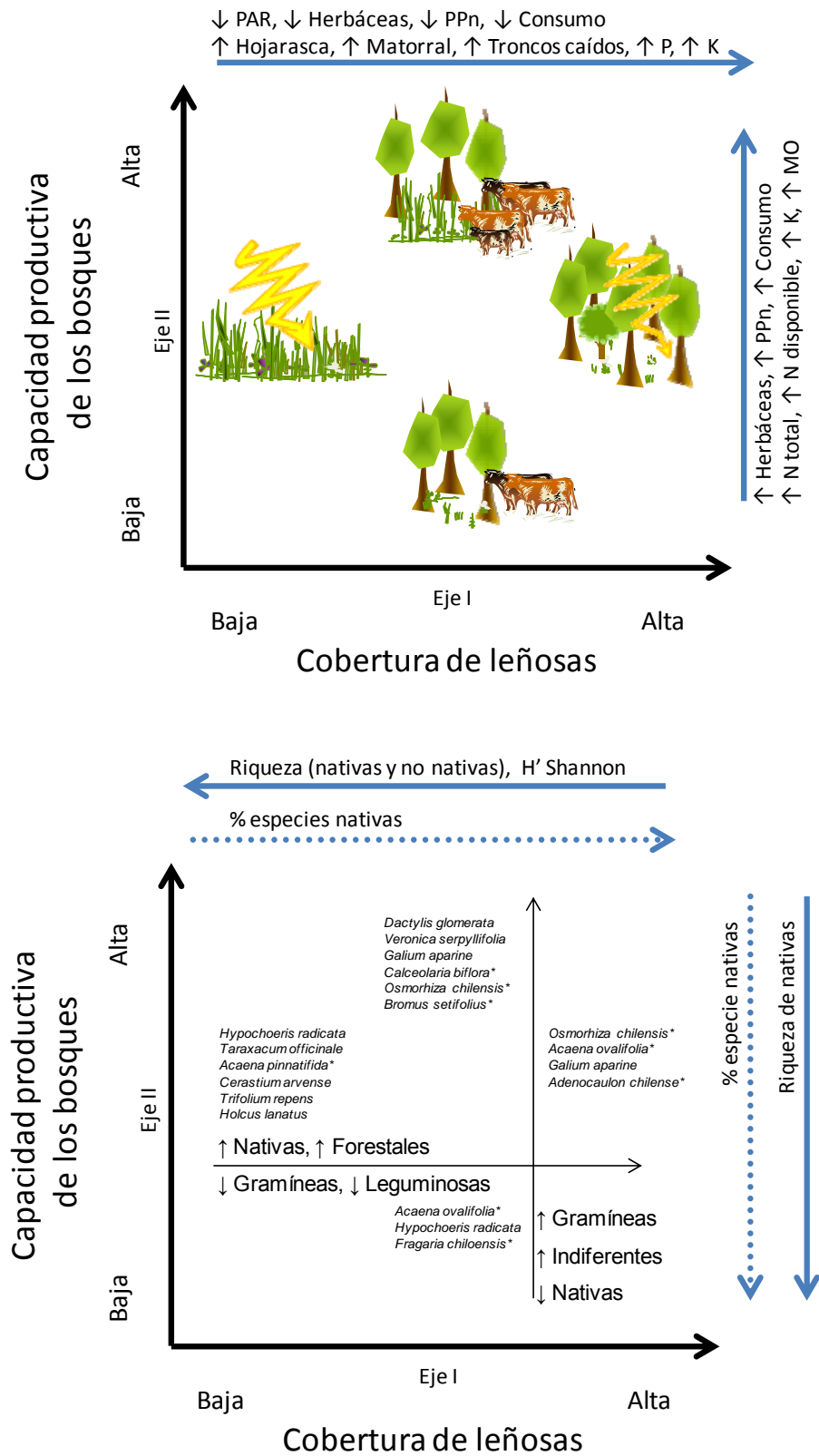


Figura 8a. Esquema sintético de las principales tendencias de variación espacial de la composición florística de los pastizales de bosques y praderas.

Cuando se consideraron aisladamente bosques y praderas, el efecto de la cobertura de leñosas sobre la composición florística de los pastizales se expresó de diferente forma en cada tipo de vegetación. En los bosques, la principal variación florística estuvo relacionada con los valores de PAR que permite transmitir la diferente cobertura arbolada. Esto condiciona a su vez una menor cobertura de herbáceas y mayor abundancia de hojarasca en el suelo de los bosques (Fig. 8b). Las tendencias observadas en el conjunto de los pasillos estaban dirigidas por las tendencias de la composición florística en el interior del bosque.

En las praderas abiertas la principal tendencia de variación florística de los pastizales estuvo relacionada con la cobertura de matorrales y de hojarasca (esta última probablemente asociada a la primera) (Fig. 8c). En el área de estudio, todas las especies arbustivas son nativas y en su mayoría caducifolias de medio porte, alrededor de 1,5m (*Berberis microphylla*, *B. serratodentata*, *Maytenus disticha*, *Ovidia andina*, *Ribes cucullatum*, *R. magellanicum*); algunas son perennifolias, de porte mayor de 1,5 m (*Chusquea culeou*) o menor de 50 cm (*Senecio magellanicus*). El resultado anterior indica que, en ausencia de cobertura arbórea, los matorrales tienen un papel protagonista sobre la composición de los pastizales, en cierta medida equivalente a la ejercida por los árboles (*“trubs”: trees and shrubs*; Le Houérou 2006). Los matorrales son un factor clave en los pastizales de ambientes áridos y semiáridos, por el aporte de hojarasca y su influencia en las variables edáficas (Ovalle et al. 1990, Gutierrez et al. 1993, Aguiar y Sala 1994). La acumulación de hojarasca condiciona el reciclaje de nutrientes, favoreciendo la devolución al suelo parte de los utilizados para el crecimiento de las plantas (Facelli y Pickett 1991), si bien en nuestro caso no se manifestó una relación estadística directa entre la abundancia de matorrales y los valores de los nutrientes edáficos. El resultado pone en evidencia la relevancia de los matorrales en ambientes donde la humedad edáfica no es tan limitante como en los climas desérticos, ya que estos consumen en gran medida el agua superficial y dan menos sombra que los árboles, lo que constituye efecto beneficioso para las herbáceas (Gómez-Aparicio et al. 2009).

Las herbáceas que caracterizan pastizales de praderas con más matorral fueron *Hypochoeris radicata*, *Fragaria chilensis* y la gramínea nativa *Elymus angulatus*, por lo general especies de hábito no forestal. Las especies propias del extremo contrario (praderas sin matorral) fueron las no nativas *Dactylis glomerata*, *Poa pratensis* y *Veronica serpyllifolia*, especies que ya se habían relacionado con los pastizales de más alto valor forrajero. La riqueza y la diversidad biológica también mostraron, como la composición florística, variación asociada a la cobertura de matorrales, y aparentemente independiente de la distancia al contacto con el bosque. No obstante, es posible que más lejos de 40 m disminuya el número de las especies herbáceas que proliferan en las proximidades de los bosques, bien porque las condiciones sean demasiado difíciles o porque la distancia limita la dispersión desde el bosque, lo que haría disminuir la riqueza total del pastizal (Meiners y Pickett 1999). Los matorrales en las áreas de praderas podrían proporcionar a las plantas herbáceas, protección frente al pastoreo y eventualmente frente a la

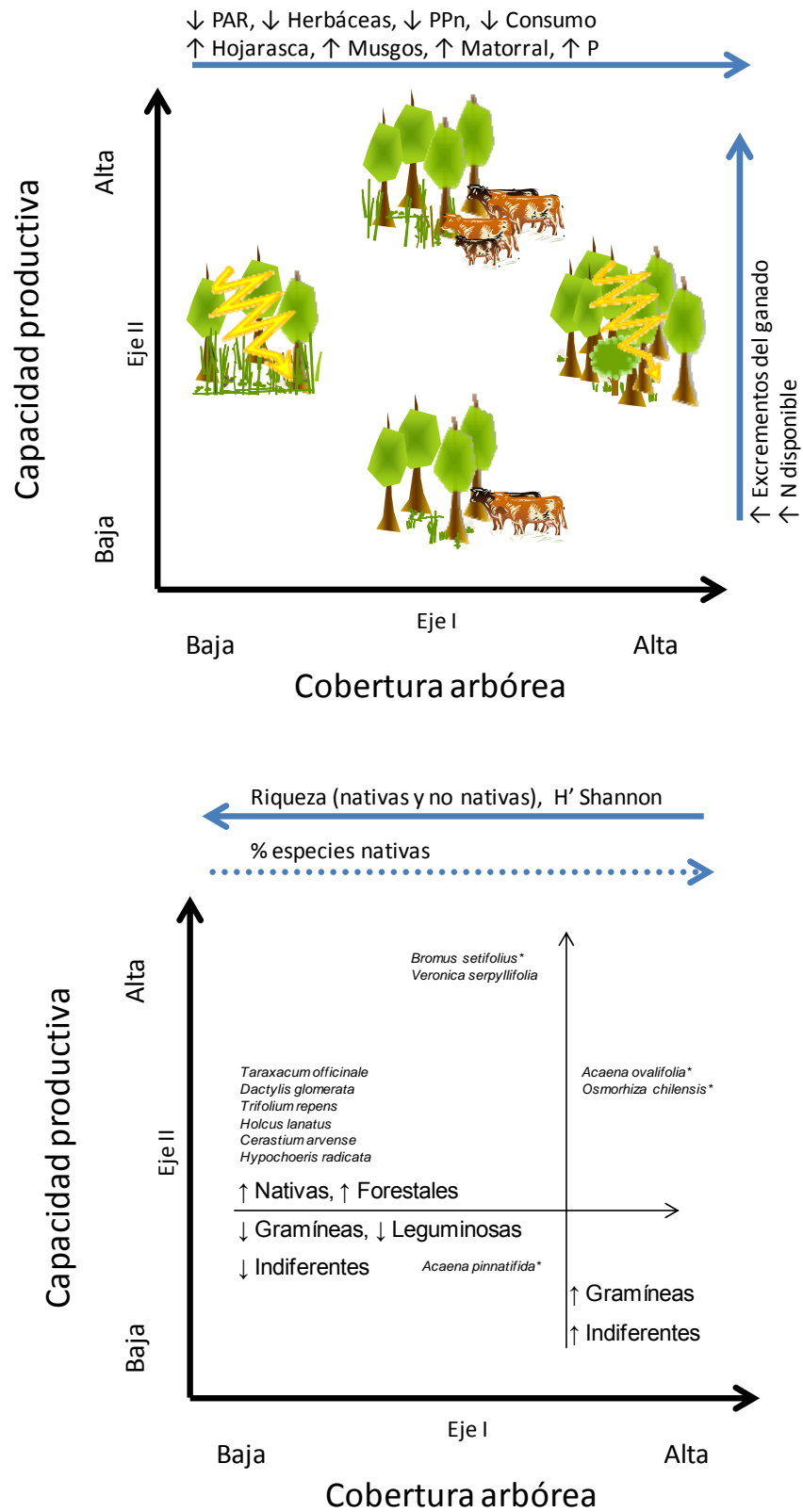


Figura 8b. Esquema sintético de las principales tendencias de variación espacial de la composición florística de los pastizales de bosque.

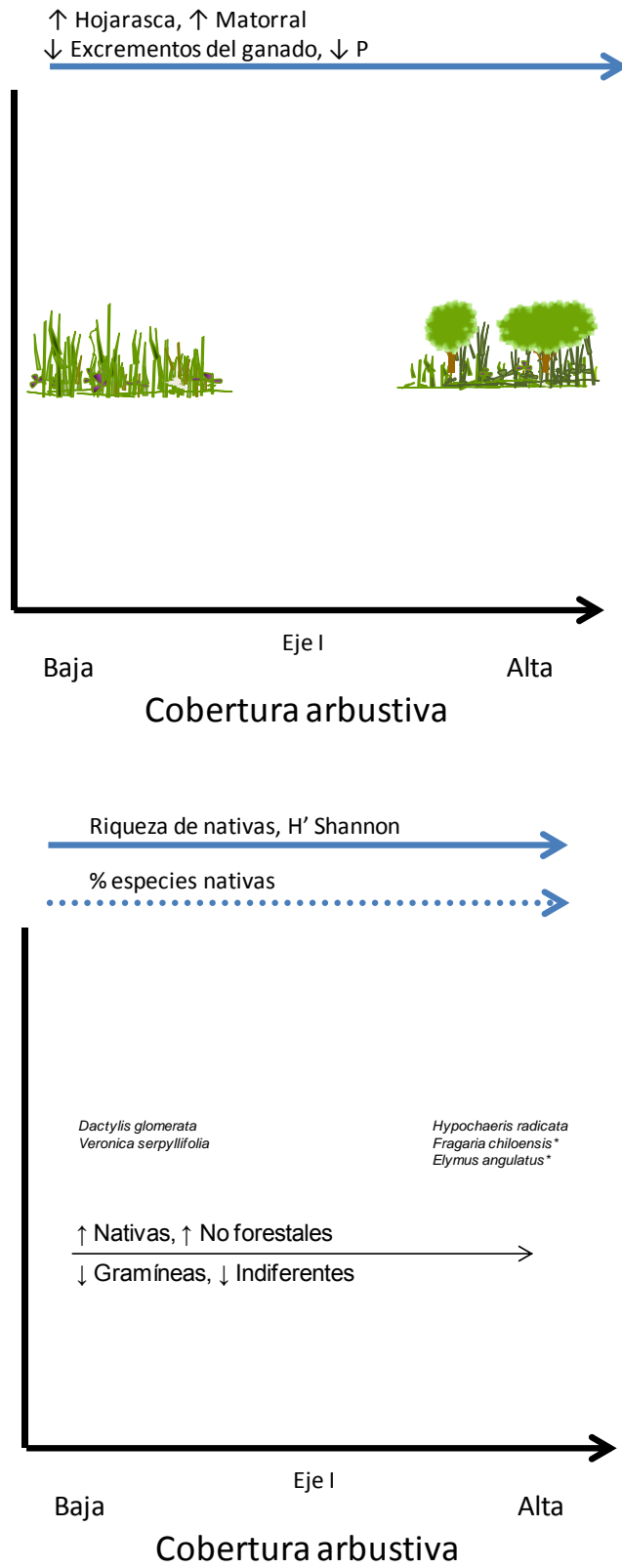


Figura 8c. Esquema sintético de las principales tendencias de variación espacial de la composición florística de los pastizales de pradera.

excesiva sequía (Jaksic y Fuentes 1980). La protección frente al pastoreo se manifiesta en estos pastizales por la menor cobertura de excrementos asociada a la alta cobertura de matorrales. Este efecto de protección beneficia especialmente a algunas nativas en la matriz abierta de pradera, típicamente dominada por especies no nativas. El resultado pone de manifiesto la importancia del matorral en el sistema ganadero analizado como una valiosa herramienta para conservar determinados valores naturalísticos y condicionar la estructura de los pastizales.

6.4.2. Factores dinámicos/funcionales: Capacidad productiva de los bosques y comportamiento animal

La diferente capacidad productiva (ambiente más o menos favorable para la producción herbácea) encontrada en el interior de las áreas de bosque constituye un factor sintético que añade variabilidad florística a los pastizales analizados. Esta capacidad se expresa como un efecto funcional relacionado con los valores de producción primaria neta de los pastizales y también con el consumo de hierba por los herbívoros (Fig. 8a). Ambos factores están seguramente relacionados (de Miguel 1999) y en su origen dependen (aunque no existe evidencia estadística de ello) de la cantidad de insolación de cada fragmento de bosque. La consideración conjunta de pastizales de bosques y de praderas (con máximos valores de PAR) en un mismo análisis de ordenación posiblemente enmascare esta última relación. En cualquier caso, los resultados indican una respuesta estructural de los pastizales a las condiciones más o menos favorables del interior del bosque para la producción primaria herbácea en la que el comportamiento de los grandes herbívoros juega un importante papel. Los animales centrarían su atención en zonas de bosque con mayor producción primaria ejerciendo así una influencia superpuesta al origen estructural de dicha producción (seguramente mayor insolación) por el efecto del pisoteo o del mayor consumo herbáceo.

La capacidad productiva constituye también un factor principal que explica la segunda tendencia de variación florística de los pastizales propios de bosques, pero en este caso expresada por la abundancia de ciertos nutrientes y por el aporte de excrementos del ganado (Fig. 8b). El papel de estos últimos como fuente de propágulos y de nutrientes, y transportados por los animales de unos lugares a otros, es bien conocido (Gómez Sal et al. 1992, de Miguel 1999). Los resultados mostraron que los pasillos de bosque donde se encontraron más excrementos presentaron más altos niveles de nitrógeno edáfico y en ellos se registró mayor abundancia de gramíneas y de especies con hábito forestal indiferente, en concreto de *Bromus stamineus* y de *Veronica serpyllifolia*; la primera es considerada como una especie de alto interés forrajero (Matthei 1986); la segunda es una especie cosmopolita con un amplio rango de tolerancia a condiciones climáticas y edáficas. Los resultados apoyan el papel de los excrementos de ganado en la fertilización nitrogenada del suelo de los pastizales de bosque (Capítulo 4) y destacan la importancia del comportamiento del ganado sobre la composición e interés forrajero de este tipo de pastizales.

Un factor dinámico como el comportamiento diferencial que el ganado hace del territorio se encuentra asociado también a la principal tendencia de variación florística de los pastizales de

zonas abiertas de pradera (Fig. 8c). Los pastizales con mayor cobertura de matorrales presentaron menos excrementos, si bien esta diferencia no afectó su valor de producción primaria neta o el consumo animal, ni la fertilidad del suelo. El resultado sugiere que en las praderas la influencia del ganado en la composición florística se basa principalmente en su papel como vector de dispersión de propágulos (Malo y Suárez 1999) y no tanto en su efecto fertilizador a través de los excrementos. Resultados previos (Capítulo 4) ya habían mostrado que la abundancia de excrementos no estaba relacionada con la concentración de nutrientes edáficos en las praderas.

6.4.3. Implicaciones para la gestión ganadera

Globalmente, la existencia de manchas de bosque en praderas ganaderas favorece más altos valores de riqueza y diversidad biológica de los pastizales, ya que el arbolado permite la persistencia de especies herbáceas asociadas al arbolado que estarían ausentes en las praderas desarboladas.

Los resultados han destacado la importancia de la estructura y configuración del arbolado en la variabilidad florística de los pastizales. La gestión ganadera no sólo debe contemplar la mayor o menor cobertura de las manchas de bosque, sino también otras características que tienen que ver con las zonas de contacto con las praderas. La estructura de la vegetación arbolada de dichas zonas así como el tamaño y la forma de los fragmentos de bosque (más o menos circulares o lineales) condicionan la cantidad de luz que entra en los mismos desde las praderas, afectado así la estructura de los pastizales. Frente a una posible restauración del paisaje con fines productivos, los resultados avalan un diseño lineal de los fragmentos de bosque y un mayor número de fragmentos pequeños frente a una misma cobertura continua. Estos aspectos favorecen una mayor penetración lateral de la luz en el interior del bosque y con ella una mayor producción herbácea que atrae a su vez un mayor consumo por parte del ganado. Esta recomendación supone sin embargo una pérdida de especies nativas del sistema, cuyo ambiente más favorable se localiza en zonas arboladas muy densas y menores valores de insolación. La conservación de valores productivos y de diversidad biológica en los fragmentos de bosque probablemente requiera de una combinación de formas y tamaños de estos. En cualquier caso, un ambiente forestal heterogéneo que favorezca un mosaico de zonas con diferente grado de insolación (valores de PAR) permite el suministro de recursos forrajeros al ganado a la vez que mantener valores razonables de diversidad biológica combinando especies nativas y no nativas. Esta heterogeneidad genera efectos sinérgicos sobre ciertos valores productivos. Así, por ejemplo, la presencia de ganado en el interior del bosque contribuye a mejorar el valor forrajero y naturalístico de estos favoreciendo la presencia de gramíneas nativas de calidad como *Bromus stamineus*.

Un resultado de interés aplicado es la importancia de los matorrales en la variación de los pastizales situados en zonas abiertas de pradera. La presencia de matorrales favorece a ciertas especies nativas que posiblemente encuentren cierto cobijo en los mismos en zonas alejadas de los bosques. Por el contrario, dicha presencia parece condicionar el pastoreo del ganado, cuyos excrementos tienden a acumularse en lugares alejados del matorral. En cualquier caso, la cobertura de matorral se expresa en este estudio como una herramienta de enorme interés para

gestionar un sistema silvopastoral, tanto por su mayor facilidad de implantación como por la equivalencia de su papel funcional respecto al manifestado por el arbolado. En este sentido conviene destacar la difícil restauración del paisaje mediante árboles de lenga, con una regeneración natural muy limitada (Veblen 1989, Mascareño 1987, Veblen et al. 1979). Además, algunos matorrales podrían ser utilizados por el ganado para para ramoneo (“quila”, *Chusquea culeou*; Veblen et al. 1979) o como recurso complementario en la explotación ganadera (“calafate”, *Berberis mycrophylla*; “uvilla”, *Ribes magellanicum*). El estudio muestra una correlación entre la variación florística de los pastizales y sus valores de diversidad biológica. Este patrón se observa a varias escalas de detalle espacial (a escala de parcela y de cada formación vegetal). Por lo general, cuanto más abierta es la vegetación arbolada más diversidad se encuentra, si bien esta suele estar dominada por especies no nativas. Por el contrario, en las zonas de praderas abiertas este tipo de especies tiende a resguardarse en zonas con abundante matorral, donde se registra también una mayor diversidad total. El resultado debería ser tenido en cuenta a la hora de diseñar un plan de manejo ganadero.

La promoción de pastizales con determinada composición florística (por ejemplo la deseada con fines forrajeros) supone de forma consecuente un cambio apreciable en los valores de riqueza total y de especies nativas. Ambas características mantienen una fuerte dependencia y una respuesta similar a un mismo conjunto de factores.

7. Respuesta de los pastizales al abandono ganadero reciente

7.1. Introducción

El pastoreo con ganado doméstico es una de las principales actividades humanas en los bosques templados del sur del continente americano (Relva y Veblen 1998, Vázquez 2002, Kitzberger et al. 2005, Relva et al. 2010, Quinteros et al. 2012). En la Patagonia chilena, los grandes fuegos de principios del siglo XX y la introducción del ganado condujeron a la deforestación de grandes superficies de bosque nativo (Veblen y Lorenz 1988), y al desplazamiento de grandes herbívoros silvestres como el huemul (*Hippocamelus bisulcus*) y el guanaco (*Lama guanicoe*) (Jaksic et al. 2002). El paisaje resultante de tales incendios es un mosaico con fragmentos de bosque nativo en una matriz general de praderas dedicadas a la explotación ganadera (Veblen et al. 1996). En ambos tipos de comunidades coexisten especies nativas de la Patagonia chilena y argentina con especies no nativas (principalmente euromediterráneas), algunas introducidas deliberadamente por los colonos por su interés forrajero (Silva et al. 1999).

En el contexto del Cambio Global, el abandono de la actividad ganadera es un proceso frecuente en varias regiones en el mundo con importantes consecuencias ambientales y socioeconómicas (Lyuri 2008). En la Patagonia, la reducción de la frecuencia de fuegos y de la carga de herbívoros observadas en las últimas décadas (Veblen y Lorenz 1988, Veblen y Markgraf 1988, Kitzberger y Veblen 1999, Gowda et al. 2012) podrían estar favoreciendo una respuesta de las comunidades biológicas similar al proceso de abandono cuyas consecuencias ecológicas son objeto de atención constante por parte de la ecología teórica (Clements 1916, Margalef 1963, Connell y Slatyer 1977, Crawley 1983, Pickett et al. 1987, Milchunas et al. 1988, Smith y Huston 1989, Hobbs y Huenneke 1992, Milchunas y Lauenroth 1993, Grime et al. 1997, Díaz et al. 2001, Kahmen y Poschold 2004, Cingolani et al. 2005a, McIntyre y Lavorel 2007). Caracterizar dicha respuesta no sólo aporta información científica relevante sino que también puede ser de gran utilidad para evaluar y dimensionar las estrategias para una gestión silvopastoral coherente con las potencialidades del medio. Una estrategia metodológica habitual para entender el efecto del pastoreo es comparar la respuesta de la vegetación al abandono ganadero, con la observada considerando una explotación activa. El experimento permite comprobar ciertas hipótesis asumidas en el proceso de cambio de los ecosistemas tras una perturbación (sucesión ecológica) y sus implicaciones en la gestión agronómica de la explotación ganadera.

Varios trabajos han destacado los efectos del pastoreo sobre la dinámica de regeneración natural de los bosques patagónicos (Relva y Veblen 1998, Pastur et al. 2002, Vázquez 2002, Cavieres y Fajardo 2005, Kitzberger et al. 2005, Blackhall et al. 2008, Vila y Borrelli 2011) y sobre la estructura de los pastizales bajo el dosel arbóreo, si bien estos últimos han sido objeto de una

menor atención (Relva et al. 2010, Quinteros et al. 2012). Esto contrasta con el amplio conocimiento existente sobre la estructura y la dinámica sucesional de las comunidades de pastizal de otras regiones en el mundo (Pineda et al. 1981a, Gómez Sal 1986, Milchunas et al. 1988, Noy-Meir et al. 1989, McNaughton 1985, González Bernáldez 1991, Hobbs y Mooney 1995, Knapp et al. 1999, Meiners et al. 2002, Eriksson et al. 2002, Kahmen y Poschlod 2004, Peco et al. 2006, Moola y Vasseur 2008, García-Ruiz y Lana-Renault 2011, Pakeman 2011).

El pastoreo con ganado es uno de los factores más importantes en la estructura y dinámica de las comunidades de pastizal, modificando su composición florística y diversidad (Crawley 1983, McNaughton 1985, Milchunas et al., 1988, 1989, Pacala y Crawley 1992, Milchunas y Lauenroth 1993, Hobbs 1996, Collins et al. 1998, Stohlgren et al. 1999, Adler et al. 2001, Díaz et al. 2001, Olf y Ritchie 1998, De Bello et al. 2006, Asner et al. 2009), así como su biomasa y tasa de renovación (Margalef 1974, McNaughton 1979, Huntly 1991, Oesterheld et al. 1992, Milchunas y Lauenroth 1993, de Mazancourt et al. 1998, de Mazancourt y Loreau 2000, Leriche et al. 2001). En algunos pastizales, una carga ganadera adecuada (Connell 1978) promueve altos valores de producción primaria neta, diversidad biológica y valor bromatológico en los pastizales (McNaughton 1979, Casado et al 1985, Montalvo et al. 1988, McNaughton et al. 1989) mientras que en condiciones de abandono, la biomasa acumulada que no consume el ganado induce importantes cambios en las comunidades (Margalef 1974) y puede limitar el desarrollo de algunas especies herbáceas (Montalvo 1992). La respuesta de las comunidades de pastizal al pastoreo ha dado lugar a un cuerpo teórico y empírico considerable que pretende identificar las características morfológicas y funcionales más relevantes relacionadas con esta actividad (McIntyre et al. 1999), así como los atributos (estados posibles de esas características que representa cada especie) afectados positiva o negativamente por la misma (Montalvo et al. 1991, Lavorel et al. 1999, Díaz et al. 2001, Cingolani et al. 2005b, de Bello et al. 2005, 2006, Díaz et al. 2007, Kahmen y Poschlod 2008). La interpretación de la respuesta del conjunto de atributos que se expresan en cada especie da lugar a diferentes estrategias (o síndromes de respuesta) para defenderse o tolerar el pastoreo (Grime et al. 1997, Lavorel et al. 1997, Landsberg et al. 1999, Westoby 1998, Kahmen y Poschlod 2004, 2008, de Miguel et al. 2010).

El presente trabajo identifica y caracteriza la respuesta de las comunidades herbáceas al cese del pastoreo (abandono ganadero) en cuatro zonas de contacto entre bosque nativo de lenga y praderas. Se analiza la respuesta de tres aspectos estructurales de los pastizales: composición florística, diversidad biológica y ciertos atributos morfofuncionales. El objetivo no es tanto describir el proceso de sucesión secundaria de un pastizal abandonado, sino caracterizar las diferencias existentes entre este último y otro cercano sometido a un pastoreo activo. Los resultados son interpretados en función de la combinación de dos aspectos principales: abandono/pastoreo activo y efecto del arbolado/no efecto del arbolado. Se pretende identificar patrones de respuesta en función de cada aspecto mencionado y de su combinación (diseño bifactorial). Esta combinación de factores (pastoreo y arbolado) se ha explorado pocas veces (Belsky et al. 1993b). Es importante destacar que la respuesta es caracterizada después de un año de abandono del

pastoreo por grandes herbívoros (abandono reciente), quedando pendiente de estudio una caracterización a más largo plazo.

Las hipótesis propuestas se refieren a la convergencia florística entre los pares de cuadrantes del diseño bifactorial: tipo de uso (abandono/pastoreo activo) y tipo de formación vegetal (efecto del arbolado/no efecto del arbolado). Asumiendo un enfoque sucesional determinista (Clements 1916), cabe pensar que en un escenario de abandono ganadero, se observe con el tiempo un mayor parecido entre los pastizales de bosque abandonado y de pradera abandonada (convergencia sucesional) y un progresivo menor parecido entre los pastizales de bosque abandonado y pradera bajo pastoreo activo (divergencia sucesional). La convergencia o divergencia mencionadas en sus parámetros estructurales (composición florística, diversidad biológica, atributos morfo-funcionales) debería ser tanto más evidente cuanto mayor sea el tiempo transcurrido desde el cese del pastoreo (Casado et al. 1985, Noy-Meir et al. 1989, Pucheta et al. 1998, Olf y Ritchie 1998, Peco et al. 2006, Golodets et al. 2010). En nuestro estudio el tiempo transcurrido desde el abandono es sólo de un año, por lo que las respuestas observadas podrían resultar menos evidentes que las planteadas en las hipótesis.

El cambio en la composición florística como consecuencia de los cambios de uso ganadero (pastoreo/abandono) implica el reemplazo o sustitución de unas especies por otras. Estos cambios en la estructura de los pastizales asociados al abandono ganadero se han estudiado en el contexto de la sucesión ecológica, identificándose para cada ecosistema las especies o grupos de especies propias de cada estado sucesional, en pastizales mediterráneos (Pineda et al 1981a, Casado et al. 1985, Gómez Sal et al. 1986, Puerto et al. 1990, Peco et al. 2006) y otro tipo de pastizales (Matlack 1994, Meiners et al. 2002, Kahmen y Poschlod 2004). Generalmente, estos cambios también alteran la diversidad biológica de la comunidad. La teoría de la perturbación intermedia (Connell 1978) predice que la diversidad será máxima a niveles intermedios de pastoreo, como resultado de la coexistencia de un elevado número de especies asociada a una perturbación moderada que impide que las especies desplieguen todo su potencial competitivo, como se ha comprobado en muchos pastizales sometidos a pastoreo continuado (Huston 1979, 1994, Milchunas et al. 1988). La ausencia y la intensificación del pastoreo disminuirían la diversidad de especies (Huston 1979) debido en el primer caso a la dominancia de algunas que capitalizarían mejor los recursos disponibles y en el segundo a la imposibilidad de recuperar la biomasa perdida, aunque estos efectos dependen de la disponibilidad de recursos y la historia de pastoreo (Milchunas et al. 1988, Proulx y Mazumder 1998, Cingolani et al. 2005a).

En relación con las características morfo-funcionales, la mayoría de los trabajos han estudiado su respuesta a alguno de los dos factores considerados de forma aislada. Por ejemplo, en una revisión exhaustiva del efecto del pastoreo en diversos sistemas de pastizal, Díaz y colaboradores (2007) afirman que el pastoreo favorece principalmente a las especies con ciclo de vida más corto (anuales frente a perennes), a las plantas bajas frente a las altas, y a las que crecen postradas frente a las que crecen preferentemente en vertical. Así, la ausencia de pastoreo favorecería a las especies herbáceas perennes de porte erecto, mientras que las postradas o en roseta y las

anuales tenderían a desaparecer (Noy-Meir et al. 1989). La superficie foliar específica (SLA, por sus siglas en inglés) es la relación del área foliar por unidad de biomasa de las hojas (Cornelissen et al. 2003). El SLA, o su inverso el LMA (Poorter et al. 2009), informan de varios caracteres que describen la forma y comportamiento fisiológico de las plantas. Las especies con alto SLA suelen tener mayor capacidad fotosintética y respiratoria, y mayor tasa de crecimiento (Reich et al. 1997), así como mayor concentración de nutrientes (nitrógeno y minerales) y agua (Poorter et al. 2009). Es común utilizar este parámetro en la descripción de las estrategias de las plantas (Grime et al. 1997, Westoby et al. 2002) frente a diferentes factores ambientales, ya que éste sitúa a la especie en un gradiente 'adquisitivo-conservativo' (Díaz et al. 2004) que expresa el compromiso entre la inversión energética que hace la planta en maximizar la obtención de recursos y su crecimiento vegetativo (especies con SLA alto, estrategia 'adquisitiva'), frente a maximizar la acumulación de estos recursos y su persistencia (especies con SLA bajo, estrategia 'conservativa') (Reich et al. 1997 y Wright et al. 2004 identifican un gradiente similar, que denominan '*leaf economics spectrum*'). En relación con la respuesta morfo-funcional a los cambios de uso ganadero, generalmente se acepta que las especies con SLA más alto (crecimiento más rápido) presentan mayor tolerancia al pastoreo (Díaz et al. 2001). Además, existe evidencia empírica de que las especies con SLA más bajo son evitadas por los herbívoros (Pérez-Harguindeguy et al. 2003), lo que expresaría cierta resistencia al pastoreo. Pero el efecto del arbolado afecta también de manera compleja a las características morfo-funcionales de la comunidad. Para maximizar la captura de radiación, bajo el arbolado predominarían las hojas más grandes, con SLA más alto y planas, o el crecimiento preferentemente vertical, respecto a las zonas desarboladas (Givnish 1986, Chapin et al. 1990). La interacción de ambos factores (pastoreo y arbolado) complica el pronóstico por la aparición de correlaciones entre los atributos (Lavorel y Garnier 2002) y porque puede generar escenarios biofísicos complejos. Por ejemplo, la mayor acumulación de biomasa por el abandono ganadero puede reducir la insolación a nivel del suelo, imitando así el efecto de sombra que proporciona el dosel arbóreo.

7.2. Material y métodos

Se distribuyeron cuatro parcelas (80 x 10m) en la zona de contacto entre bosques densos y praderas, según la descripción realizada en el Capítulo 2.

Se determinaron las coberturas por especie herbácea y demás variables de físicas y de vegetación (recubrimientos leñosos, herbáceas, hojarasca, suelo desnudo, troncos caídos y excrementos, radiación PAR y propiedades fisicoquímicas del suelo), la PPN y el consumo por parte del ganado según la metodología descrita en el Capítulo 2.

Los registros de las variables de vegetación fueron realizados en dos años consecutivos (2007 y 2008) y durante el periodo de máximo crecimiento vegetativo (diciembre-enero). Los datos se refirieron a cada uno de los 10 pasillos que recorren los dos transectos (cercado y no cercado) de cada una de las cuatro parcelas seleccionadas. Algunas variables, como la producción primaria

neta (PPN) y el consumo del ganado fueron registradas en el área comprendida entre pasillos contiguos (denominados corredores).

Con los valores de abundancia de las especies se determinó la riqueza (número total de especies presentes) en cada pasillo o conjunto de pasillos dependiendo de la escala de análisis espacial, de cada parcela y para cada año de estudio (Magurran 1988).

Tabla 1. Lista de características morfo-funcionales y sus correspondientes atributos utilizados para caracterizar las especies. Se indica la relación estadística de los atributos con los grupos de especies clasificadas por su origen (nativa o no nativa), grupo taxonómico (gramíneas, leguminosas y resto), hábito forestal (forestal, no forestal o indiferente al ambiente forestal) y nicho espacial (generalista, especialista, nicho intermedio). La tabla proporciona el valor de la probabilidad asociada al estadístico exacto de Fisher (p) de las asociaciones estadísticamente significativas ($p < 0,05$), y el signo de la asociación: (+) más o (-) menos especies de las que se esperarían por azar.

Características	Atributos	Grupo de especies asociado
Ciclo de vida ^{1,2,3,4}	1. Anuales	
	2. Perennes	
Altura (cm) ^{4,5,6,7}	3. Bajo (<16)	
	4. Medio (16-30)	
	5. Alto (>30)	(+) Gramíneas (p = 0,016)
Palatabilidad ^{4,8,9}	6. Bajo	(+) Hábito forestal (p = 0,009)
	7. Medio	
	8. Alto	(-) Hábito forestal (p = 0,032); (+) Gramíneas (p=0,001); (-) Otras familias (p = 0,001)
Esfuerzo reproductivo (% biomasa reprod./vegetativa) ^{10,11}	9. Bajo	(+) Hábito forestal (p = 0,039)
	10. Medio	
	11. Alto	(+) Gramíneas (p = 0,002); (-) Otras familias (p < 0,001)
Forma principal de crecimiento ^{3,12,13}	12. Horizontal	(+) Otras familias (p = 0,001); (+) Gramíneas (p = 0,027)
	13. Vertical	(+) Gramíneas (p = 0,004); (-) Otras familias (p = 0,015)
	14. Roseta	(+) Compuestas (p = 0,047)
Órganos clonales ^{3,7,11,13,18}	15. Sí	(+) Otras familias (p = 0,027)
	16. No	
Inclinación de las hojas ^{16,17}	17. Hojas planas (< 45°)	(+) Hábito forestal (p = 0,047)
	18. Hojas inclinadas (>45°)	(+) Gramíneas (p = 0,026)
Área foliar (mm ²) ^{6,14,15}	19. Bajo (<200)	
	20. Medio (200-600)	
	21. Alto (>600)	(+) Hábito forestal (p = 0,044)
SLA (mm ² mg ⁻¹) ^{4,5,6,19}	22. Bajo (<16)	
	23. Medio (16-30)	(+) Hábito no forestal (p = 0,038)
	24. Alto (>30)	

Referencias bibliográficas utilizadas para la selección de las características: 1 (McIntyre et al. 1999), 2 (Aerts y Chapin 2000), 3 (Kahmen et al. 2002), 4 (Díaz et al. 2007), 5 (Westoby 1998), 6 (Westoby et al. 2002), 7 (Gross et al. 2009), 8 (Cingolani et al. 2005b), 9 (Perez-Harguindeguy et al. 2003), 10 (Obeso 2002) 11 (Moola y Vasseur 2008), 12 (Landsberg et al. 1999), 13 (Kleyer 1999), 14 (Ackerly y Reich 1999), 15 (Ackerly et al. 2002), 16 (Niinemets y Fleck 2002), 17 (Falster y Westoby 2003b); 18 (Huber et al. 2008), 19 (Poorter et al. 2009).

Las especies fueron clasificadas por su origen nativo o no nativo, por grandes grupos taxonómicos (gramíneas, leguminosas y resto) y por una clasificación elaborada previamente por nosotros en el Capítulo 5: hábito forestal (forestal, no forestal o indiferente al ambiente forestal) y nicho espacial (generalista, especialista, nicho intermedio). También se calculó la riqueza media o densidad de

especies considerando la clasificación por su origen, grupo taxonómico, hábito forestal y nicho espacial en cada pasillo o conjunto de ellos.

Las especies fueron también caracterizadas en función de 8 características morfo-funcionales cuya relación con el arbolado y con el pastoreo ha sido suficientemente documentada (Tabla 1). Cada especie fue asignada a 2 ó 3 atributos de cada característica morfo-funcional, obteniéndose un total de 22 atributos. La asignación se realizó utilizando información bibliográfica de individuos adultos tipo de cada especie en estado de floración que fueron recolectados en la zona de estudio entre los meses de febrero y marzo de 2008. Los valores de área foliar y área foliar específica (SLA) se cuantificaron en el laboratorio midiendo el área de 10 hojas de al menos 5 individuos diferentes de cada especie extraídos al azar del conjunto de las parcelas (Garnier et al. 2001, Cornelissen et al. 2003).

La asociación significativa entre el carácter nativo o no nativo de la especie, su nicho espacial y su hábito forestal con los atributos morfo-funcionales se determinó mediante el test exacto de Fisher calculado sobre tablas de contingencia de 2 x 2.

7.2.1. Enfoque metodológico utilizado

La respuesta de los pastizales al abandono ganadero se abordó analizando las diferencias entre los pares de transectos cercado y no cercado, en cada año de estudio. Este enfoque pretende ajustarse a los objetivos del estudio, que no sonl tanto describir los cambios temporales (sucesionales) que se producen en un pastizal cuando este es abandonado como caracterizar las diferencias existentes entre estos cambios y los acontecidos en los pastizales sometidos a un pastoreo activo. Por ello, la estrategia metodológica empleada ha sido la de comparar las características de los pastizales cercados y no cercados en el año 2008 y descontar las diferencias encontradas derivadas de la variabilidad espacial inicial de dichos pastizales (diferencias entre ellos en 2007). De esa forma se calcula una diferencia neta que describe la distinta evolución de los pastizales sometidos a cada tipo de uso. Esto permite observar si la dinámica de las comunidades vegetales analizadas tras el abandono reciente es parecida o no a la observada en los pastizales pastoreados, lo que evita confundir el efecto del abandono ganadero con el efecto de la variación meteorológica interanual (que puede ser muy relevante al considerar sólo un año de abandono) y elaborar también interpretaciones útiles para la gestión. El año 2007 es por tanto utilizado como referencia de la variabilidad espacial inicial existente entre los transectos, ya que en dicho año todos los pastizales estaban sometidos al pastoreo extensivo.

De acuerdo a lo anterior, se han calculado las diferencias netas observadas en los pastizales descontando a las diferencias observadas en 2008 las ya existentes en 2007:

$$\Delta \text{ neta (X)} = (\text{X}_{\text{cercado}} - \text{X}_{\text{no cercado}})_{2008} - (\text{X}_{\text{cercado}} - \text{X}_{\text{no cercado}})_{2007}$$

siendo X la variable de respuesta analizada en cada caso. Diferencias netas positivas indican que las diferencias entre pasillos (o conjuntos de pasillos) equivalentes de los dos transectos de una misma parcela habrían aumentado en 2008, es decir, tras un año de abandono ganadero los

transectos se diferenciaban más de lo que se diferenciaban en 2007, lo que se interpreta como un divergencia de tendencia derivada del abandono ganadero.

Se analizaron 4 variables respuesta relativas a la estructura de los pastizales: composición florística, riqueza de especies, atributos morfo-funcionales y agrupaciones de especies en función de diferentes criterios (nativa o no nativa, ciclo de vida, grupo taxonómico y hábito forestal). La composición florística y la riqueza se analizaron separadamente en cada una de las cuatro parcelas de estudio. En el análisis de los grupos de especies y sus atributos morfo-funcionales, las parcelas se consideraron conjuntamente en los análisis estadísticos.

Para analizar la respuesta de la composición florística, en cada año de estudio se calculó la disimilitud florística entre los pares cercado y no cercado de cada parcela. El análisis se realizó a diferentes escalas de detalle espacial, con el objetivo de detectar la escala a la que los patrones de repuesta se manifiestan más nítidamente (escala de máxima segregación espacial), desde la escala de mayor detalle posible (pasillos) hasta la de menor detalle (dos manchas de bosque vs pradera) generada mediante la reunión progresiva de los pasillos contiguos.

En cada año de estudio, la disimilitud florística se calculó también entre todas las posibles combinaciones de cuadrantes del diseño factorial de cada parcela: manchas de bosque, pradera, cercado y no cercado, (Figura 2). Como índice de disimilitud se utilizó el de Sørensen estandarizado (coeficiente de Kulczynski o distancia Manhattan; Faith et al. 1987) con los datos de abundancia media de las especies.

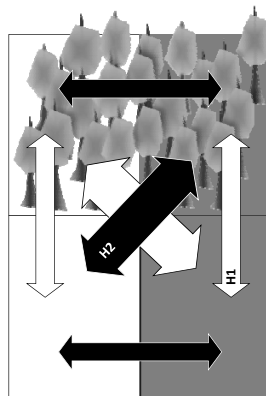


Figura 2. Ejemplo de interpretación del cambio florístico observado tras un año de abandono ganadero entre los pares de cuadrantes del diseño factorial de cada parcela analizada. El color de las flechas indica el signo de la diferencia: flechas negras (diferencia neta positiva, divergencia florística: la disimilitud aumenta en el segundo año) y flechas blancas (negativa, convergencia florística: la disimilitud disminuye en el segundo año). El grosor de las flechas es proporcional a la magnitud (valor absoluto) de las diferencias. El ejemplo incorpora las hipótesis de trabajo: convergencia de los pastizales de bosque y de pradera sometidos a abandono ganadero (H1) y divergencia entre los pastizales de bosque abandonados y los de praderas bajo pastoreo activo (H2).

En cada año de estudio, los valores medios de abundancia y de riqueza de diferentes grupos de especies entre los dos tipos de uso se compararon utilizando modelos lineales mixtos. Estos

modelos minimizan la existencia de posibles autocorrelaciones espaciales de los pasillos y la de la variabilidad asociada a un factor (aleatorio) (Raudenbush y Bryk 2002, Diez y Pulliam 2007). En este caso, se evaluó el efecto del año (factor fijo) considerando la variabilidad asociada a los pasillos y a las parcelas (factores aleatorios).

Para detectar las respuestas de la riqueza al tratamiento se cuantificaron los reemplazos de las especies reemplazadas entre los dos años. Así, se contaron las especies que apareciendo en el segundo año estaban ausentes en el primer año, y las que estando presentes en el primero desaparecieron en el segundo. Los reemplazos se registraron en los bosques y praderas cercados y no cercados de todas las parcelas analizadas.

Para detectar la significación estadística de tales reemplazos con la naturaleza de las especies (nativas, forestales, gramíneas, etc.) y con los atributos morfo-funcionales se utilizaron “perfiles de frecuencias corregidas” (PFC). Este método compara el número de presencias de cada grupo de especies en cada estado de la variable considerada con el número de presencias en el conjunto de los estados posibles (Godron et al. 1965, Gómez Sal 1982). En nuestro caso se consideraron dos estados posibles de la variable: modifican su presencia entre años (bien porque la especie aparece en el segundo año cuando estaba ausente en el primero, o bien porque estando presente en el primero, no aparece en el segundo), o no la modifican. Se consideraron separadamente los dos tipos de uso (abandono ganadero vs pastoreo activo).

El cálculo de las frecuencias corregidas requiere calcular previamente las denominadas frecuencias relativas, que resultan de dividir la frecuencia absoluta del grupo de especies considerado (número de veces que el grupo es registrado) en un tipo concreto de uso, por el número total de registros de dicho grupo en dicho tipo de uso. La frecuencia corregida se obtiene dividiendo la frecuencia relativa por la frecuencia media del grupo en el conjunto de las observaciones. Así,

		Modifican su presencia		
		sí	no	
Grupos de especies	Presentan atributo 'x'	a	b	m = a+b
	No presentan atributo 'x'	c	d	n = c+d
		r = a+c	s = b+d	N = m+n+r+s

$$PFC = \frac{a / r}{m / N}$$

Esta medida de frecuencia corregida da idea de la “importancia” del grupo entre las especies que modifican su presencia. Un valor de PFC igual a la unidad indica indiferencia del grupo de especies por ese estado de la variable; valores tanto menores o mayores indican sensibilidad negativa o positiva, respectivamente. Los límites utilizados como rechazo de indiferencia que se consideran habitualmente son 0,75 para sensibilidades negativas y 1,2 para sensibilidad positiva (Gómez Sal 1982, de Miguel 1989, Cuevas Moreno 2003).

Los modelos mixtos se calcularon en el entorno de programación R (versión 2.11.1) con la librería *nlme* (Pinheiro y Bates 2000). Para los demás análisis estadísticos se utilizaron los programas STATGRAPHICS Plus Version 5.0 y SPSS 19.0.

7.3. Resultados

7.3.1. Respuesta de la composición florística de los pastizales

La Figura 3 muestra los valores de disimilitud (índice de Sørensen) entre pares de pasillos o grupos de pasillos en cada año de estudio (2008 y 2007), y la diferencia neta entre ambos para tres escalas de detalle espacial. Los pastizales tendieron a aumentar su parecido florístico (menores valores de disimilitud) en los transectos en la medida en que disminuyó la escala espacial de análisis. Esta tendencia se observó tanto en los valores de cada año como en las diferencias netas entre ellos. La escala de mayor detalle (pasillo) reveló la mayor variabilidad de valores de disimilitud, que además fueron generalmente más altos (menor parecido florístico) en los pasillos de bosque que en los de pradera (Fig 3A). A escala de menor detalle los valores absolutos de disimilitud florística, netos y de cada año, disminuyeron notablemente. Este resultado sugiere que el efecto del abandono en la composición florística implica a factores que actúan sobre todo a escala de gran detalle espacial (pasillo). Sin embargo, los valores netos de disimilitud deben ser interpretados también en función de su signo. Aunque las diferencias florísticas entre los pastizales abandonados y los sometidos a pastoreo activo son pequeñas, como así denuncian los bajos valores absolutos netos de disimilitud encontrados (la mayoría eran cercanos a 0), dichos valores son positivos o negativos según los casos, sin que se observe un patrón de respuesta relacionado con la posición que ocupan en el transecto. Cuando dicho transecto se divide en tres grandes sectores (mancha de bosque, borde y pradera), son las zonas de borde (pasillos de contacto entre bosque y pradera) los que presentan los valores netos de disimilitud más próximos a cero (Fig 3B). A la escala de menor detalle espacial (dos manchas de bosque y pradera), son las praderas las que registran los valores netos de disimilitud más próximos a cero, generalmente negativos. Los bosques presentan tanto valores negativos como positivos, según la parcela (Fig 3C). Puede por tanto destacarse que a todas las escalas espaciales consideradas los resultados muestran una respuesta errática de la composición florística de los pastizales al abandono reciente, resultado que es particularmente notable en los bosques.

La Figura 4 sintetiza las diferencias florísticas netas (diferencia florística en el año 2008 menos la diferencia florística inicial, sin abandono, en 2007) entre todos los pares de cuadrantes que resultan de combinar los dos factores utilizados en el diseño factorial de las parcelas: dos tipos de formación vegetal (bosque y pradera) y dos tipos de uso (abandono y pastoreo activo). La figura da idea de la respuesta diferencial de los pastizales de bosque y de pradera al abandono reciente de la actividad ganadera y permite su comparación con la evolución de los pastizales sometidos al pastoreo extensivo tradicional.

Considerando el conjunto de las parcelas analizadas no se observa ninguna regularidad clara en la respuesta florística de los pastizales al abandono ganadero. Aunque en general predomina la convergencia florística entre los pares de cuadrantes (flechas blancas) no se observa un mismo comportamiento de ninguno de ellos en las cuatro parcelas analizadas. Cada parcela manifiesta una respuesta florística diferente al resto.

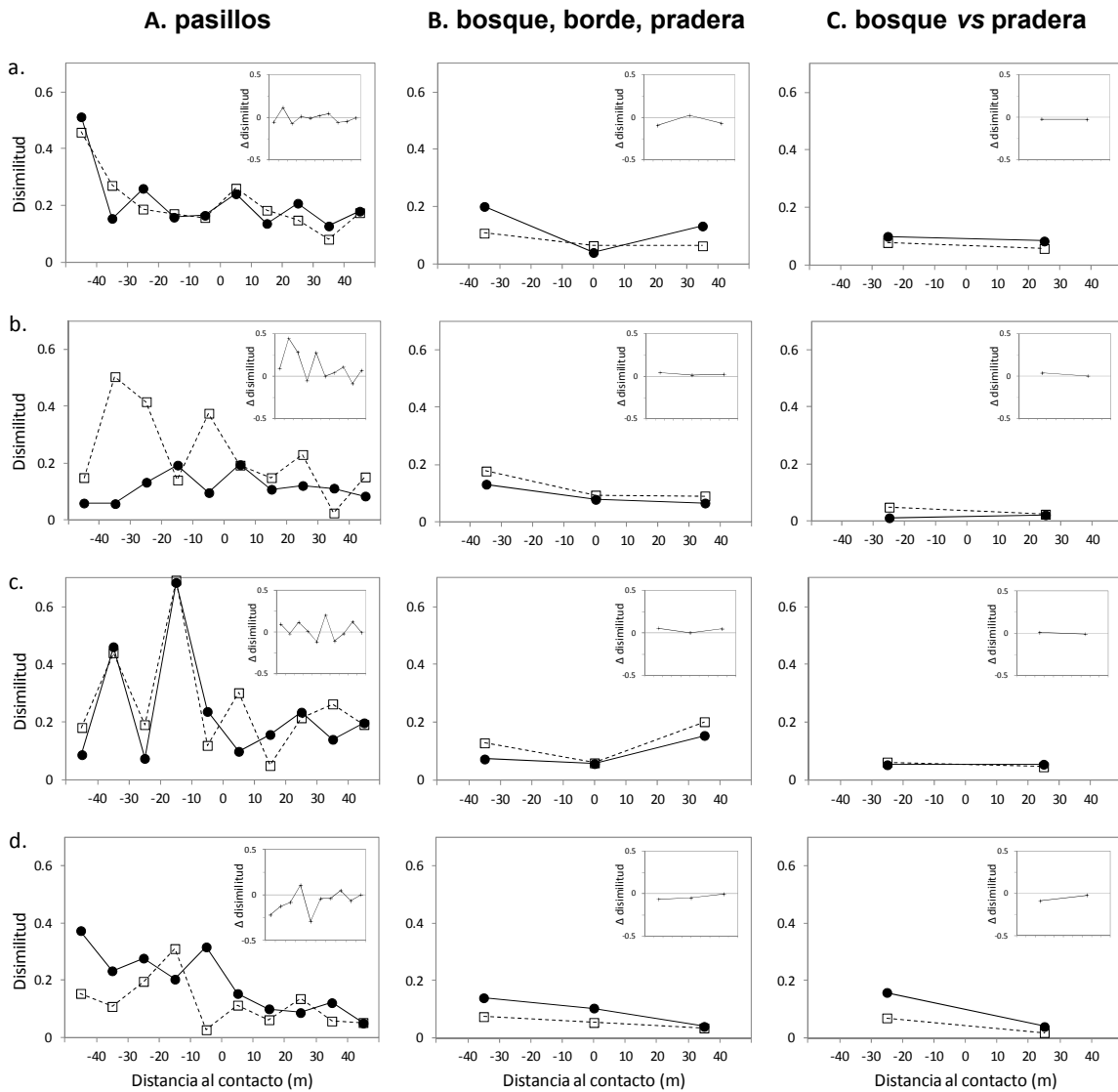


Figura 3. Valores de disimilitud florística (índice de Sørensen) entre pastizales recientemente abandonados y pastoreados en cada parcela analizada (a, b, c y d) y año de estudio (2007: símbolos negros; 2008: símbolos blancos), considerando diferentes escalas espaciales (agrupaciones progresivas de los 10 pasillos contiguos). Los cuadros pequeños muestran la diferencia neta de disimilitud florística entre años; valores positivos indican aumento de la disimilitud en el segundo año (divergencia florística) y los negativos disminución (convergencia florística).

El resultado no permite confirmar las hipótesis inicialmente planteadas. Al cabo de un año de abandono ganadero, solamente en una parcela se observó divergencia en la composición florística entre los bosques abandonados y los pastizales no cercados sometidos a pastoreo activo

(situación H2 en la Figura 2). Por el contrario, en la mayoría de las parcelas se observa una convergencia florística entre ambos tipos de comunidades, siendo este el patrón más regular de los encontrados. Además, sólo en dos de las cuatro parcelas se detecta una convergencia en la composición florística de los pastizales abandonados de pradera y de bosque (situación H1 en la Figura 2).

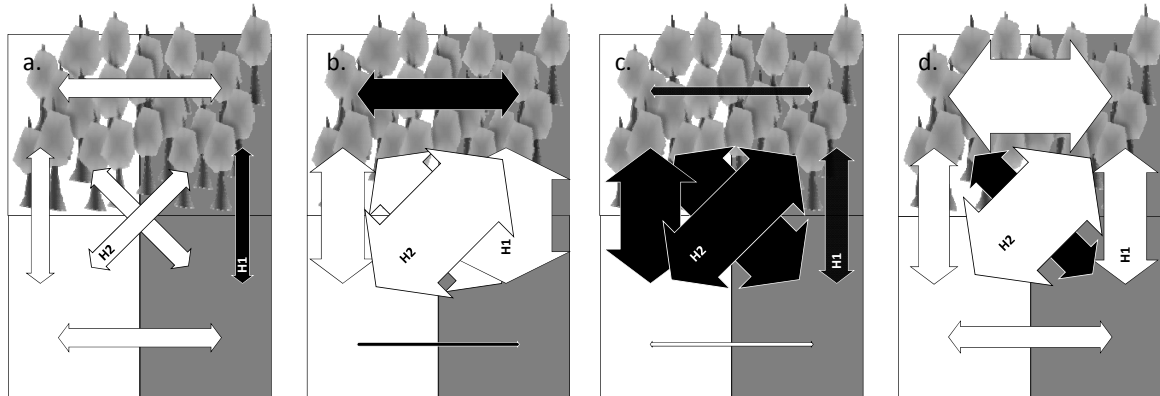


Figura 4. Diferencias netas de disimilitud florística entre años de estudio calculadas entre todos los posibles pares de cuadrantes en los bosques y praderas cercados y no cercados de cada parcela (a, b, c y d). El color de las flechas indica el signo de la diferencia: las flechas negras indican divergencia florística (la disimilitud aumenta en el segundo año:) y las flechas blancas indican convergencia florística (la disimilitud disminuye en el segundo año:). El grosor de la flecha es proporcional al valor numérico de la diferencia.

Las diferencias de estructura entre los pastizales pastoreados y recientemente abandonados se han caracterizado también analizando la respuesta de las especies de herbáceas clasificadas en función de varios criterios: nativas y no nativas, ciclo de vida (anuales y perennes), grupo taxonómico (gramíneas, leguminosas y resto), hábito forestal (forestales, no forestales e indiferentes) y nicho espacial (generalista, especialista y nicho intermedio). Las diferencias de abundancia de estos grupos de especies entre los pastizales cercados y no cercados en cada año se muestran en la Tabla 2.

Los resultados no mostraron cambios significativos de abundancia de ninguno de los grupos de especies al abandono reciente de los pastizales de bosque. Las únicas diferencias significativas entre tipos de especies se observaron en las praderas, en concreto en especies nativas, leguminosas y de hábito forestal indiferente. Sin embargo estos cambios no son de gran relevancia ya que no superaron el 10% de la abundancia relativa del grupo. La cobertura de nativas aumentó en promedio un 6,8%, mientras que las leguminosas disminuyeron un 8,8%, y un 6,4% las especies de hábito forestal indiferente. La cobertura de especies con diferente tipo de nicho espacial (generalista, intermedias, indiferente) no manifestaron cambios significativos, si bien las especies generalistas mostraron una tendencia marginalmente significativa ($p=0,072$) a disminuir su abundancia en las praderas abandonadas.

Tabla 2. Diferencias intra e interanuales de cobertura de distintos grupos de especies entre los pastizales cercados y no cercados de bosques y praderas. Los signos positivos indican que la cobertura era mayor dentro del cercado dentro de cada año analizado. El valor de t de Student se calcula con las diferencias de cobertura entre años transformadas por el logaritmo +1; para cada modelo se indica el valor del estadístico t, la probabilidad asociada (p) del factor fijo (año) y la varianza explicada por el factor aleatorio (pasillos anidados en parcelas). Se destacan en negrita las diferencias significativas. Letras diferentes indican diferencias significativas entre años. n=80

	BOSQUES				PRADERAS			
	2007	2008	Año t (p)	Parcela { Pasillo % varianza	2007	2008	Año t (p)	Parcela { Pasillo % varianza
Nativas	+0,9	+2,6	0,5 (0,652)	44,8%	-3,8 ^b	+3,0 ^a	2,8 (0,011)	52,6%
Gramíneas	-1,3	+4,1	1,3 (0,245)	51,5%	-4,5	-1,3	1,0 (0,331)	54,5%
Leguminosas	-1,5	-4,3	-0,8 (0,444)	20,1%	+3,3 ^a	-5,5 ^b	-3,7(0,002)	0,1%
Otras familias	+2,8	+0,3	-0,3 (0,763)	48,2%	+1,2	+6,9	1,9 (0,074)	58,7%
Hábito forestal	-0,2	-1,1	-0,1 (0,966)	55,0%	+1,1	+1,4	0,1 (0,932)	67,1%
Hábito no-forestal	+4,4	+0,4	-0,8 (0,452)	0,1%	-2,2	+3,8	1,4 (0,188)	63,8%
Hábito indiferente	-4,2	+0,7	1,1 (0,290)	48,7%	+1,1 ^a	-5,3 ^b	2,5 (0,023)	63,8%
Nicho generalista	3,9	0,6	-0,6 (0,552)	0,1%	-1,2	-5,9	-1,9 (0,072)	45,5%
Nicho especialista	-0,2	-0,7	-0,4 (0,695)	0,1%	-2,0	0,8	1,6 (0,122)	30,6%
Nicho intermedio	-3,7	0,1	1,2 (0,275)	0,1%	3,3	5,1	0,9 (0,393)	32,0%

7.3.2. Respuesta de la riqueza de especies

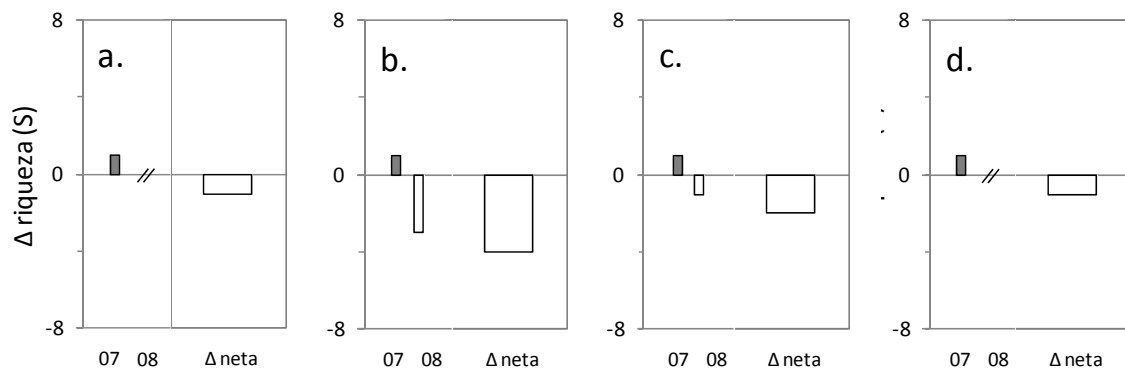
La Figura 5 muestra las diferencias de riqueza de especies entre los pares de cuadrantes cercados y no cercados en cada año, considerando separadamente los bosques y las praderas. La gráfica informa también de la diferencia neta de riqueza entre los dos años analizados (diferencias entre cuadrantes observadas en 2008 menos las observadas en el 2007).

Las tendencias observadas en los pastizales de bosque difirieron de las observadas en los pastizales de pradera. En los bosques, las diferencias netas entre años son siempre negativas, lo que indica que la riqueza de las zonas cercadas fue menor tras un año de abandono ganadero. Por el contrario en todas praderas las diferencias netas fueron positivas, es decir, en las praderas cercadas la riqueza de especies tras un año de abandono ganadero fue mayor.

El estudio del cambio de presencia (reemplazo) de las especies dentro y fuera de los cercados permitió profundizar en las tendencias observadas. De las 33 especies registradas en total, la mayoría modificaron su presencia en algún cuadrante de alguna parcela, tanto dentro como fuera de los no cercados. Sólo cuatro especies no se ajustaron a esta tendencia ya que no modificaron su presencia (*Arrhenatherum elatius*, *Dactylis glomerata*, *Geranium magellanicum*, *Taraxacum officinale*). Para identificar la naturaleza de las especies que manifestaban reemplazo en los pastizales pastoreados y en los abandonados, dicho reemplazo se relacionó con diferentes tipologías de las especies mediante Perfiles de Frecuencias Corregidas (PFC). Los resultados se muestran en las Tabla 4 a y 4b e informan del tipo de especies que tienden a aparecer y desaparecer en los diferentes cuadrantes de nuestro diseño bifactorial.

En los bosques recientemente abandonados, la disminución neta de riqueza observada (Figura 5) se explica porque aparecieron menos especies de las que lo hicieron en los bosques pastoreados (5 y 13 especies, respectivamente); mientras que el número de especies que desaparecieron fue similar en los dos tipos de uso (11 especies dentro y 14 especies fuera de los cercados). Los resultados de la Tabla 4 indican que el abandono ganadero en los bosques favorece la presencia de especies nativas, indiferentes al ambiente forestal, en detrimento de las de hábito forestal y no forestal, y con nicho especialista en detrimento de las generalistas.

BOSQUES



PRADERAS

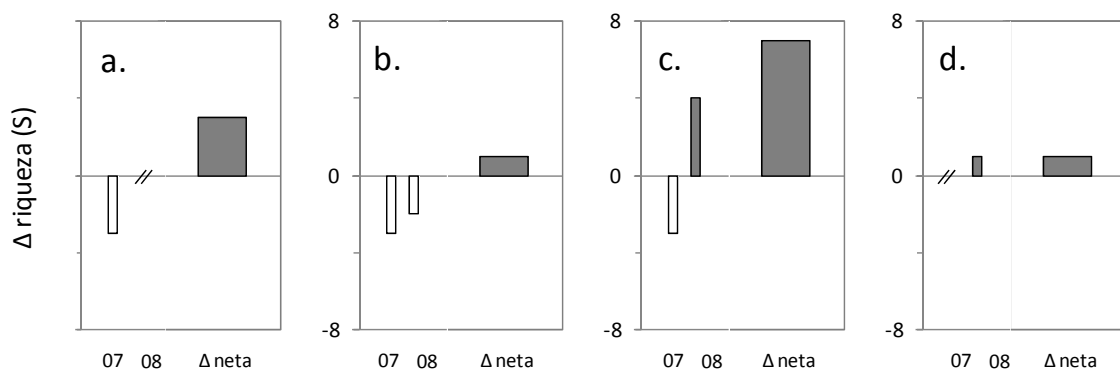


Figura 5. Diferencia absoluta de riqueza de especies entre los pastizales cercados y no cercados de bosques y praderas en cada parcela de estudio (a, b, c y d) y en cada año de estudio. Se muestra también la diferencia neta (Δ) entre años (2008 menos 2007). Se señalan en negro las diferencias positivas (incremento relativo de riqueza dentro del cercado) y en blanco las negativas (disminución relativa de riqueza dentro del cercado). Las dos barras cruzando el eje de abscisas indican la ausencia de diferencia.

Las nativas resultaron favorecidas por el abandono ganadero, ya que tendieron a aparecer (Tabla 4a) y no a desaparecer (Tabla 4b) dentro de los cercados. El abandono favorece también a especies de gramíneas respecto a sus homólogos pastoreados. En el caso de las leguminosas, su respuesta es poco nítida ya que solamente hay dos especies de este grupo (*Trifolium repens* y *Vicia nigricans*). Las especies de hábito forestal indiferente fueron altamente reemplazadas (muchas de ellas aparecieron y desaparecieron) dentro y fuera del cercado, pero mostraron una

fuerte tendencia a aparecer dentro de los cercados. Las tendencias observadas en relación con el nicho espacial de las especies indicaron que en los bosques abandonados tendieron a aparecer especies especialistas en mayor medida que en los bosques pastoreados, en detrimento de las generalistas, que suelen permanecer presentes fuera de los cercados.

Tabla 4. Número de especies reemplazadas en los bosques y praderas sometidos a pastoreo activo (transecto no cercado) y abandonados (transecto cercado). La intensidad y signo de la relación se indican mediante símbolos que expresan el valor de los Perfiles de Frecuencias Corregidas (PFC): +++ (PFC>2); ++ (2<PFC<1,5); + (1,5<PFC<1,2); - (0,75<PFC<0,5); -- (PFC<0,5); --- (PFC=0); la ausencia de símbolo indica indiferencia.

(a) especies que aparecen en 2008 y estaban ausentes en 2007

Grupo de especies	BOSQUES		PRADERAS	
	No cercado	Cercado	No cercado	Cercado
TOTAL	13	5	5	7
Nativas	5	3(+)	5(++)	4(++)
No nativas	8	2(-)	0(---)	3
Gramíneas	3(+)	2(++)	1	1(-)
Leguminosas	0(---)	1(+++)	0(---)	0(---)
Compuestas	1(--)	0(---)	1	1(-)
Otras familias	9(+)	2(-)	3	5(++)
Hábito forestal	3	0(---)	0(---)	2(++)
Hábito no forestal	6	1(--)	2	5(+)
Hábito indiferente	4	4(+++)	3(++)	0(---)
Nicho espacial generalista	1(--)	0(---)	0(---)	2(-)
Nicho espacial especialista	7(++)	2(+++)	3(++)	4(+++)
Nicho espacial intermedio	5(++)	3(++)	2(++)	1(-)

(b) especies que desaparecen en 2008 y estaban presentes en 2007

Grupo de especies	BOSQUES		PRADERAS	
	No cercado	Cercado)	No cercado	Cercado
TOTAL	14	11	11	4
Nativas	5	3(-)	8(++)	4(++)
No nativas	9	8(+)	3(-)	0(---)
Gramíneas	2	3	3	8(++)
Leguminosas	1	1(+++)	1(+)	0(-)
Compuestas	4(+)	2	1(-)	2(+++)
Otras familias	7	5	6	1(-)
Hábito forestal	3	2(-)	4(++)	2(+++)
Hábito no forestal	5	5	3(-)	1(-)
Hábito indiferente	6	4(+)	4	1(-)
Nicho espacial generalista	4(-)	3(-)	2(-)	2
Nicho espacial especialista	5(+)	4(+)	5(+)	2(++)
Nicho espacial intermedio	5(+)	4	4(+)	0(---)

Por su parte, en las praderas abandonadas aparecieron 7 especies y desaparecieron 4, mientras que en las pastoreadas aparecieron 5 y desaparecieron 11. Esto explica el aumento neto de riqueza observado en las praderas cercadas (Figura 5). Las praderas tras un año de abandono tendieron empobrecerse en especies gramíneas y compuestas (Tabla 4b) y a enriquecerse en especies de otras familias (Tabla 4a). Las especies nativas mostraron un alto reemplazo y tendieron a permanecer presentes tanto en las praderas cercadas como no cercadas. En las

praderas pastoreadas tendieron a desaparecer las especies forestales y a aparecer las indiferentes, mientras que las praderas abandonadas tendieron a empobrecerse en indiferentes; en éstas últimas se observó un alto reemplazo de especies de hábito forestal y una tendencia a aumentar las no forestales. En praderas cercadas y no cercadas, se observa un alto reemplazo de especies especialistas en su nicho espacial así como de nicho intermedio, con la diferencia de que en las cercadas tienden a aumentar las especialistas y a disminuir las de nicho intermedio.

7.3.3. Respuesta de características morfo-funcionales

La caracterización morfo-funcional de las especies registradas en las parcelas de estudio se muestra en la Tabla 6. El reemplazo de especies en los pastizales se ha relacionado también con los atributos morfo-funcionales de las especies, en especial con aquellos que guardan relación con el efecto de la sombra y del pastoreo. Los resultados se muestran en la Tabla 5.

Las plantas anuales muestran una fuerte dinámica de reemplazo en los bosques no cercados. En estos hay varias incorporaciones y desapariciones de este tipo de especies. Este patrón no se observa en los bosques cercados, donde la aparición de nuevas especies estuvo asociada negativamente con el ciclo de vida anual. La respuesta de las plantas anuales muestra también una fuerte dinámica de reemplazo en las praderas, tanto en las zonas cercadas como no cercadas.

La altura de las especies mostró respuestas diferentes dentro y fuera de los cercados. En los bosques y las praderas pastoreados, las especies que aparecieron eran en su mayoría de baja altura. Sin embargo, al cesar el pastoreo, la respuesta difirió entre bosques y praderas. En los bosques cercados tendieron a aparecer especies de mayor altura, mientras que en las praderas cercadas se observó una fuerte tendencia a desaparecer de las especies de altura intermedia, y las especies más altas y más bajas tendieron a permanecer presentes.

Las especies de palatabilidad media fueron altamente reemplazadas en bosques y en praderas, tanto en transectos pastoreados como abandonados. El resultado del balance global de especies reemplazadas señala que los bosques abandonados, al contrario que en los pastoreados, tendieron a enriquecerse en especies con palatabilidad elevada y desaparecieron varias especies con palatabilidad media, mientras que esta tendencia no fue evidente en las praderas. En ellas, al cesar el pastoreo, tienden a desaparecer las especies de palatabilidad más baja. En general, puede decirse que el abandono ganadero promueve un aumento de la palatabilidad del pastizal.

La respuesta al abandono ganadero de las especies clasificadas por su esfuerzo reproductivo no se manifestó con claridad en bosques ni praderas. La respuesta de la forma principal de crecimiento indicó que las rosetas tendieron a desaparecer en los bosques, tanto pastoreados como abandonados. En las praderas la respuesta fue diferente: en las pastoreadas, las rosetas tendieron a aparecer, mientras que en las abandonadas éstas tendieron a desaparecer. Las especies de crecimiento preferentemente vertical tendieron a desaparecer en las praderas pastoreadas. Respecto a los atributos foliares, la tendencia más clara fue la sensibilidad positiva

Tabla 5. Número de atributos reemplazados en los bosques y praderas sometidos a pastoreo activo (transecto no cercado) y abandonados (transecto cercado). La intensidad y signo de la relación se indican mediante símbolos que expresan el valor de Perfiles Frecuencias Corregidas (PFC): +++ (PFC>2); ++ (2<PFC<1,5); + (1,5<PFC<1,2); - (0,75<PFC<0,5); -- (PFC<0,5); --- (PFC=0); la ausencia de símbolo indica indiferencia.

(a) especies que aparecen en 2008 y estaban ausentes en 2007

Carácter	Atributos	BOSQUES		PRADERAS	
		No cercado	Cercado	No cercado	Cercado
Ciclo de vida	Anual	4(+)	0(---)	3(+++)	3(++)
	Perenne	9	5	2(-)	15
Altura (cm)	Bajo (<16)	4(+)	1	3(++)	3(+)
	Medio (16-30)	6	1(--)	1(--)	3
	Alto (>30)	3(-)	3(++)	1	1(-)
Palatabilidad	Bajo	4	0(---)	0(---)	1
	Medio	7(+)	2	4(++)	5(+)
	Alto	2(--)	3(++)	1(-)	1(--)
Esfuerzo reproductivo (% biomasa reprod./vegetativa)	Bajo	4	2(+)	1	1(-)
	Medio	5	1(--)	2	4(+)
	Alto	4	2(+)	2	2
Forma principal de crecimiento	Horizontal	3	3	1(--)	3
	Vertical	3	2(++)	1	1
	Roseta	7	0(---)	3(++)	3
Órganos clonales	sí	4	2	0(--)	2
	no	9	3	5(+)	5
Inclinación de las hojas	Hojas planas (<45°)	8	0(---)	2(-)	5(+)
	Hojas inclinadas (>45°)	5	5(+++)	3(+)	2(-)
Área foliar (mm ²)	Bajo (<200)	6(+)	2(+)	4(+++)	4(++)
	Medio (200-600)	3	2(+)	1(-)	0(---)
	Alto (>600)	4	1(-)	0(--)	3(+)
SLA (mm ² mg ⁻¹)	Bajo (<16)	3(++)	0(---)	0(---)	0(---)
	Medio (16-30)	7	4(+)	2	3
	Alto (>30)	3	1(-)	3(++)	4(++)

(b) especies que desaparecen en 2008 y estaban presentes en 2007

Carácter	Atributos	BOSQUES		PRADERAS	
		No cercado	Cercado	No cercado	Cercado
Ciclo de vida	Anual	5(++)	2	2	1(+)
	Perenne	9	9	9	3
Altura (cm)	Bajo (<16)	4(+)	4(+)	1(--)	0(---)
	Medio (16-30)	5	4	5	4(+++)
	Alto (>30)	5	3	5(+)	1
Palatabilidad	Bajo	3	0(---)	2	1(++)
	Medio	8(+)	7(+)	5	2
	Alto	3(-)	4	4	1(-)
Esfuerzo reproductivo (% biomasa reprod./vegetativa)	Bajo	4	1(--)	3	1
	Medio	5	5	4	1(-)
	Alto	5	5(+)	4	2(+)
Forma principal de crecimiento	Horizontal	6	4	4	1(-)
	Vertical	2(-)	2	4(+)	1(+)
	Roseta	6(+)	5(+)	3	2(++)
Órganos clonales	sí	4	4	3	1(-)
	no	10(+)	7	8	3
Inclinación de las hojas	Hojas planas (<45°)	7	6	6	3(+)
	Hojas inclinadas (>45°)	7	5	5	1(-)
Área foliar (mm ²)	Bajo (<200)	7(++)	6(+)	3	1(-)
	Medio (200-600)	4	4(+)	3	1
	Alto (>600)	3(-)	1(--)	5(+)	2(++)
SLA (mm ² mg ⁻¹)	Bajo (<16)	3(+)	1(-)	2	1(+)
	Medio (16-30)	8	8(+)	8(+)	2
	Alto (>30)	3	2(-)	1(--)	1

Tabla 6. Caracterización morfo-funcional de las especies herbáceas.

Especie	Familia	Hábito forestal	Ciclo de vida	Órganos clonales	Forma de crecimiento	Altura ¹	Palatabilidad ¹	Hojas inclinadas >45°	Esfuerzo reproductivo ¹	Área foliar ³	SLA ⁴
<i>Acaena ovalifolia</i> Ruiz et Pav.	Rosaceae	forestal	perenne	sí	horizontal	2	1	no	1	3	2
<i>Acaena pinnatifida</i> Ruiz et Pav.	Rosaceae	no forestal	perenne	sí	horizontal	2	1	sí	1	2	1
<i>Adenocaulon chilense</i> Less.	Compositae	forestal	perenne	no	roseta	2	1	sí	1	3	2
<i>Arrhenatherum elatius</i> (L.) P.Beauv.	Poaceae	no forestal	perenne	no	vertical	3	3	sí	3	3	3
<i>Bromus setifolius</i> J. Presl.	Poaceae	indiferente	perenne	no	vertical	3	3	sí	3	2	2
<i>Calceolaria biflora</i> Lam.	Scrophulariaceae	forestal	perenne	no	roseta	2	1	no	2	3	2
<i>Cerastium arvense</i> L.	Caryophyllaceae	no forestal	anual	no	horizontal	1	2	sí	2	1	3
<i>Cerastium glomeratum</i> Thuill.	Caryophyllaceae	indiferente	anual	no	horizontal	1	2	sí	1	1	3
<i>Crepis capillaris</i> (L.) Wallr.	Compositae	no forestal	anual	no	roseta	2	2	sí	3	1	2
<i>Dactylis glomerata</i> L.	Poaceae	indiferente	perenne	no	vertical	3	3	sí	3	3	3
<i>Elymus angulatus</i> spp.	Poaceae	no forestal	perenne	no	vertical	3	3	sí	3	3	2
<i>Festuca</i> spp.	Poaceae	no forestal	perenne	no	vertical	2	3	sí	3	1	2
<i>Fragaria chiloensis</i> (L.) Duch.	Rosaceae	no forestal	perenne	sí	horizontal	2	1	sí	3	3	1
<i>Galium aparine</i> L.	Rubiaceae	forestal	anual	no	vertical	3	1	no	2	1	2
<i>Geranium magellanicum</i> Hook. f.	Geraniaceae	no forestal	perenne	sí	horizontal	1	2	no	1	2	2
<i>Geum magellanicum</i> Pers.	Rosaceae	forestal	perenne	no	roseta	3	2	sí	1	3	2
<i>Holcus lanatus</i> L.	Compositae	no forestal	perenne	no	vertical	3	3	sí	3	2	3
<i>Hypochaeris radicata</i> L.	Poaceae	no forestal	perenne	no	roseta	1	2	no	2	2	1
<i>Madia sativa</i> Mol.	Compositae	indiferente	anual	no	roseta	2	2	sí	3	2	1
<i>Myosotis stricta</i> Link ex Roem.Schult.	Boraginaceae	no forestal	anual	no	roseta	1	2	sí	2	1	3
<i>Osmorhiza chilensis</i> H. et A.	Umbeliferae	forestal	perenne	sí	horizontal	2	2	no	2	3	3
<i>Plantago lanceolata</i> L.	Plantaginaceae	no forestal	perenne	no	roseta	2	2	no	2	3	1
<i>Poa pratensis</i> L.	Poaceae	indiferente	perenne	sí	roseta	3	3	sí	3	1	2
<i>Rumex acetosella</i> L.	Polygonaceae	indiferente	perenne	sí	horizontal	2	2	sí	2	1	2
<i>Silene magellanica</i> (Desr.) Bocquet	Caryophyllaceae	no forestal	perenne	no	roseta	1	2	sí	2	1	3
<i>Stellaria media</i> (L.) Vill.	Caryophyllaceae	forestal	anual	no	horizontal	2	2	sí	1	1	3
<i>Taraxacum officinale</i> Weber	Compositae	no forestal	perenne	no	roseta	2	3	no	2	3	2
<i>Trifolium repens</i> L.	Leguminosae	indiferente	perenne	sí	horizontal	2	3	no	2	2	2
<i>Urtica dioica</i> L.	Urticaceae	forestal	perenne	sí	vertical	3	1	no	1	3	2
<i>Veronica arvensis</i> L.	Scrophulariaceae	no forestal	anual	no	horizontal	1	2	no	2	1	3
<i>Veronica serpyllifolia</i> L.	Scrophulariaceae	indiferente	perenne	no	horizontal	1	2	no	2	1	2
<i>Vicia nigricans</i> Hook. et Arn.	Leguminosae	indiferente	perenne	sí	horizontal	3	3	sí	1	2	2
<i>Viola maculata</i> Cav.	Violaceae	forestal	perenne	sí	roseta	1	2	no	3	2	2

(1) 1: bajo, 2: medio, 3: alto; (2) 1: <= 15, 2: 16-30, 3: > 30 cm; (3) 1: <=200, 2: 200-600, 3: >= 600mm²; (4) 1: <16, 2: 16-30, 3: >31 mm² mg⁻¹.

de las hojas inclinadas en los bosques abandonados. En estos bosques no aparecieron especies con SLA bajo, que sí aparecieron fuera del cercado. En las praderas recientemente abandonadas destaca la tendencia a que aparezcan especies con hojas inclinadas, sean éstas pequeñas o grandes; en las praderas pastoreadas, se mantiene la tendencia de las hojas pequeñas, y las hojas grandes e inclinadas tienden a desaparecer. Las tendencias de SLA fueron similares entre praderas con diferente tipo de uso: en ambas tendieron a aparecer especies con SLA alto, y las pastoreadas además tendieron a empobrecerse en especies de SLA medio.

7.4. Discusión y conclusiones

7.4.1. Caracterización ecológica de la variación florística

La ausencia de una diferencia florística clara entre pastizales abandonados y bajo pastoreo activo puede deberse a dos características generales del sistema analizado. Por una parte, la dominancia de especies herbáceas con ciclo de vida perenne (véase el Capítulo 5) y por otra las bajas temperaturas medias del área de estudio. La respuesta de las especies al pastoreo depende en gran medida de su capacidad de permanencia en las siguientes generaciones. En el caso de las especies perennes la permanencia se asocia fundamentalmente a su capacidad de supervivencia (Milchunas y Lauenroth 1993), mientras que en las anuales se ésta depende de su capacidad de crecimiento y de fabricar semillas antes de ser cortadas por los herbívoros (Pineda et al. 1981a,b, Montalvo et al. 1993, Knapp et al. 2002, Osem et al. 2002, de Miguel et al. 2005, Acosta et al. 2008, Golodets et al. 2010). En una zona sin pastoreo activo, las especies perennes mantienen fácilmente su supervivencia lo que explicaría el escaso cambio florístico observado tras un año de abandono en pastizales con un alto porcentaje de este tipo de especies. Las bajas temperaturas provocarían un cierto retraso en la manifestación de la respuesta de la vegetación al abandono, ya que los procesos fisiológicos son más lentos (producción y respiración de plantas y de microorganismos del suelo) que en ecosistemas más cálidos (Eviner y Chapin 2003).

De acuerdo con lo planteado en las hipótesis de este capítulo, y asumiendo un enfoque sucesional determinista, cabría esperar que el cese de la actividad ganadera provocara una convergencia en la composición florística de los pastizales de pradera y de bosque sometidos a abandono ganadero (cercados). Por el contrario, lo esperable bajo el mismo enfoque sería encontrar una divergencia progresiva de la estructura de los pastizales de bosque abandonados y los de praderas bajo pastoreo activo. Sin embargo, tras un año de abandono ganadero no se observan patrones claros de respuesta de los pastizales que permitan confirmar tales hipótesis. Es probable que un solo año de abandono no sea suficiente para poner de manifiesto esos patrones. Aunque el enfoque metodológico utilizado permite aislar el efecto del abandono de la variabilidad florística interanual, es probable que esta última enmascare las tendencias de respuesta de los pastizales al abandono ganadero, que se hubieran expresado en caso de haber contemplado un periodo temporal más largo.

No obstante, los resultados revelaron algunas diferencias entre los pastizales bajo arbolado y de praderas en la respuesta de la composición florística y la riqueza de especies. Por un lado, la divergencia florística entre las zonas abandonadas y sometidas a pastoreo fue más notable en las praderas que en los bosques. En estos últimos, las respuestas fueron erráticas, lo que se podría interpretarse como un mayor retraso (quizás por un proceso de histéresis) en dicha respuesta respecto a las praderas. En cualquier caso, el resultado avala la necesidad de implementar un enfoque más complejo y dinámico de los cambios temporales que acontecen en este tipo de ecosistemas, cuyas tendencias a corto plazo no se ajustan a un modelo sucesional determinista. En general, se observa una fuerte dinámica de reemplazo de especies tanto en bosques como en praderas. Sin embargo, el número de reemplazos es menor en zonas abandonadas que bajo pastoreo activo, lo que apoya la importancia del pastoreo como agente dinamizador de la estructura de las comunidades herbáceas (McIntyre et al. 1999, Díaz et al. 2007).

La respuesta de la riqueza de especies al abandono ganadero difirió entre las formaciones de bosque y de pradera abierta. En los bosques, las zonas recientemente cercadas perdieron especies respecto a las pastoreadas, ya que en los cercados se incorporaron menos especies de las que se incorporaron fuera. Por el contrario, en las praderas se observó un incremento de riqueza de especies en los pastizales abandonados respecto a los pastoreados que se explicó porque dentro de los cercados tendieron a permanecer presentes más especies que fuera de los mismos. El resultado sugiere que el abandono ganadero promueve la permanencia (en la pradera) o el mayor desarrollo de determinadas especies en detrimento de otras (en el bosque), en definitiva, la estabilidad del conjunto de las especies que componían la comunidad en el momento inicial, antes de cesar el pastoreo. Además, el pastoreo pareció favorecer la convergencia en la estructura de los pastizales de bosques y praderas. Los pastizales de bosque tienen típicamente menos especies que los de pradera (véase el Capítulo 3) y, al cesar el pastoreo, estas diferencias se acentuaron (la riqueza aumentó en las praderas y disminuyó en los bosques). En otras palabras, sería precisamente el pastoreo el responsable de atenuar las diferencias de riqueza inherentes a cada tipo de formación vegetal, es decir, de mantener una estructura florística más homogénea entre las dos formaciones vegetales. Este efecto atenuador también se refiere a la composición de especies, ya que los pastizales pastoreados de bosque y de pradera tendieron a parecerse más entre sí mientras que esta convergencia florística fue menos evidente en los abandonados. Otros trabajos han sugerido un efecto similar (Milchunas et al. 1988, Coughenour 1991, Peco et al. 2006), que se explicaría porque el ganado promueve la distribución homogénea de los recursos edáficos, agua y nutrientes, y de los propágulos (Gómez Sal et al. 1992, Malo y Suárez 1995, Bertiller y Bisigato 1998, Haynes y Cronin 2006).

El aumento de riqueza en los pastizales de pradera abandonados contradice la expectativa inicial, y no coincide con la alta diversidad florística detectada en muchos sistemas ganaderos extensivos sometidos a una carga apropiada de ganado (Connell 1978, Milchunas et al. 1988, Huston 1994). A largo plazo, las condiciones impuestas por la presencia del ganado (extracción de biomasa, pisoteo, aporte de excrementos, etc.) probablemente aumenten la riqueza respecto a los pastizales no pastoreados, tanto de bosque como de pradera. Pero a corto plazo, el efecto del

pastoreo sobre la diversidad biológica puede manifestarse como la pérdida eventual de más especies que las promovidas o mantenidas por el mismo. En las praderas, el aumento de riqueza podría deberse a la mera acumulación de especies no consumidas por el ganado durante el primer año desde el cese del pastoreo, y que la influencia positiva del pastoreo en la diversidad se manifieste con un tiempo de abandono más prolongado. Sin embargo en los bosques, habría prevalecido el efecto del ganado como agente dispersor, y en su ausencia menos especies se habrían incorporado. En cualquier caso, los resultados animan a disponer de datos a más largo plazo sobre la evolución de las parcelas estudiadas, para lo cual recientemente se han iniciado nuevos muestreos de composición de las mismas (en colaboración con el INIA chileno) con la intención de repetirlos cada cinco años.

7.4.2. Respuesta de las especies nativas y no nativas al abandono ganadero reciente

Las especies nativas disminuyeron en número en las praderas abandonadas respecto a las pastoreadas, pero aumentaron su abundancia. En otras palabras, el crecimiento de algunas especies nativas se vio favorecido al cesar el pastoreo en estos pastizales, en detrimento de otras nativas y no nativas que disminuyeron su abundancia o desaparecieron. El resultado indica que las especies herbáceas nativas no constituyen un grupo de respuesta uniforme al abandono ganadero en las praderas abiertas: algunas desaparecieron al abandonar y otras aumentaron su cobertura en ausencia del ganado. Los grandes herbívoros silvestres que históricamente han pastoreado estos sistemas, como el huemul y el guanaco, podrían haber favorecido la persistencia de especies nativas tolerantes al pastoreo, en coexistencia con otras que respondían negativamente al mismo (Damascos y Rapoport 2002, Carabelli et al. 2006). Como resultado, actualmente ambos tipos de especies nativas forman parte de las comunidades herbáceas de estos fragmentos remanentes de bosque. En los pastizales bajo arbolado abandonados no se observó el mismo resultado, probablemente por su respuesta más tardía al abandono ganadero. En ellos la riqueza de nativas tendió a aumentar, en coherencia con el aumento del número de especies con hábito forestal. Es previsible que un abandono ganadero más prolongado de los pastizales de bosque favorezca especialmente a las nativas asociadas al arbolado, ya que éstas probablemente sean más intolerantes a la presencia del ganado (Damascos y Rapoport 2002).

7.4.3. Caracterización de la respuesta morfo-funcional de los pastizales al abandono ganadero

La interpretación de las tendencias de los atributos morfo-funcionales en los pastizales pastoreados y abandonados permitió definir las estrategias de las especies en las dos situaciones de explotación ganadera. Respecto a la respuesta al pastoreo, los pastizales de bosque y de pradera difirieron en la tendencia del área foliar específica (SLA), y no en el resto de características consideradas. Los resultados mostraron que, de acuerdo con la predicción inicial, las praderas pastoreadas tendieron a enriquecerse en especies con SLA alto; este atributo representa una estrategia de 'tolerancia' al pastoreo por expresar un rápido crecimiento (Díaz et

al. 2001). Lo mismo sucede con otros atributos como el ciclo de vida anual, hojas pequeñas, baja altura y palatabilidad media. Por su parte, los bosques pastoreados mostraron tendencias similares para esos atributos, salvo para el SLA; estos pastizales tendieron a enriquecerse en especies con SLA bajo. El SLA bajo generalmente se asocia con hojas gruesas y pobres en nutrientes foliares (Díaz et al. 2004), por lo que el resultado sugiere que las especies herbáceas de bosque representan una estrategia de respuesta al pastoreo relacionada con su 'resistencia' al mismo y muy probablemente dirigida sobre todo al uso eficiente de la luz y del resto de condiciones impuestas por el arbolado. Es posible que bajo el arbolado, la escasez de radiación determine mayor competencia por la luz, lo que limitaría el crecimiento de las plantas y explicaría la diferente respuesta respecto a los pastizales de praderas desarboladas. En otras palabras, la combinación de arbolado y pastoreo determinaría una estrategia conservativa (*sensu* Díaz et al. 2004), opuesta a la eminentemente adquisitiva que se manifiesta en los pastizales de praderas.

Respecto al abandono ganadero reciente, la respuesta más evidente entre las características examinadas fue la clasificación de las especies por su altura. Los resultados indicaron que el pastoreo tendió a reducir la importancia de las especies de mayor altura, tanto en bosques como en praderas. La altura expresa una variedad de respuestas a diferentes gradientes ambientales (Westoby et al. 2002, Moles et al. 2009), y el resultado es coherente con los estudios que destacan su relevancia al efecto del pastoreo en diferentes sistemas de pastizal (Díaz et al. 2001, 2007). Sin embargo, la respuesta de la altura difirió entre bosques y praderas. En las praderas recientemente abandonadas, ganaron protagonismo las especies de mayor y también las de menor altura, en detrimento de las de altura intermedia, mientras que el abandono solamente favoreció a las de mayor altura en los bosques. Es posible que en los dos tipos de pastizales, las especies de mayor altura constituyeran el dosel de herbáceas generado por la acumulación de biomasa no consumida por el ganado (en los bosques, este estaría constituido principalmente por gramíneas, pero esto fue evidente en las praderas). En las praderas, el dosel de herbáceas permitiría el desarrollo de las especies de menor altura, pero estas no habrían podido desarrollarse en los pastizales de bosque. Esta interpretación es coherente con la respuesta al abandono de las especies forestales, que se vieron favorecidas en los pastizales de pradera, pero no en los de bosque. Es posible que el dosel de herbáceas generado por el abandono ganadero en combinación con la cobertura arbolada determinara valores de radiación excesivamente bajos a nivel del suelo, hasta tal punto que impediría el desarrollo de cualquier especie de baja altura, incluso las de hábito forestal. En el primer año de abandono ganadero no se manifestó, en bosques ni en praderas, la alternativa de maximizar la captura de radiación a través de la disposición horizontal de las hojas (Niinemets y Fleck 2002, Falster y Westoby 2003b) como tampoco la alternativa de expandirse horizontalmente y/o a través de órganos clonales, contradiciendo la expectativa inicial ya que se trata de un tipo de crecimiento que podría representar una ventaja en ambientes sombreados (Huber et al. 2008). El resultado confirma la ventaja, prácticamente exclusiva, de las especies que maximicen el crecimiento en vertical en los pastizales recientemente abandonados de los dos tipos de formación vegetal. Además, la ausencia de respuesta del esfuerzo reproductivo podría interpretarse como que, al cesar el

pastoreo, la comunidad de herbáceas tampoco reforzó su potencial reproductivo, como se ha descrito en otros sistemas de pastizal (Westoby 1998, de Miguel et al., 2010), al menos después de un año de abandono. Es posible que el tiempo de abandono ganadero sea insuficiente para que se expresen estas respuestas y éstas podrían revelarse en un análisis posterior que considere un intervalo temporal más prolongado.

Por último, es relevante para la gestión ganadera la respuesta detectada en la palatabilidad de las especies herbáceas. Generalmente un pastoreo adecuado favorece una palatabilidad elevada en los pastizales (Adler et al. 2001), aunque esta relación es discutible en algunos ecosistemas templados (Díaz et al. 2007) y es posible que varíe según la disponibilidad de recursos y de la historia de pastoreo (Cingolani et al. 2005a). En los pastizales estudiados por nosotros, el abandono ganadero reciente favoreció a las especies de mayor palatabilidad, en los dos tipos de formación vegetal (en los bosques abandonados tendieron a aparecer más especies de palatabilidad elevada, y en las praderas desaparecieron menos especies de palatabilidad alta). Sin embargo el resultado debe interpretarse con cautela ya que representa una respuesta al abandono a muy corto plazo y quizás esté enmascarando otras propiedades morfofuncionales. Una alta palatabilidad suele asociarse a una alta biomasa fotosintética lo que representaría para las especies una ventaja para promover un crecimiento rápido y captura de la luz en condiciones de mayor y más alta biomasa acumulada por el abandono.

8. Conclusiones generales

1. Los resultados del estudio permiten confirmar la mayoría de las hipótesis propuestas con relación al efecto del arbolado sobre variables ecológicas y agronómicas de los pastizales. Aunque la producción primaria neta herbácea suele ser mayor en las praderas abiertas que en las zonas arboladas, algunas de estas zonas permiten mantener valores muy altos de producción primaria, mayores en términos absolutos que la mayoría de los registrados en los pastizales abiertos. Se ha comprobado que algunos pastizales bajo arbolado tienen mayor contenido proteico y que la calidad bromatológica no se ve substancialmente afectada por la presencia de ciertos tipos de arbolado. Sin embargo, los bosques densos mantienen mayores valores de riqueza de especies nativas que las zonas de praderas, si bien estos últimos registran los mayores valores de riqueza total. Las circunstancias anteriores cobran especial relevancia en la problemática ambiental de la región, necesitada de una gestión alternativa que mantenga una ganadería productiva sin perder el patrimonio natural asociado a la vegetación boscosa original. En general, los resultados obtenidos aportan argumentos científicos suficientes para avalar la implementación de un sistema de uso silvopastoral en la región.
2. El estudio identifica algunas características de las zonas arboladas que permiten alcanzar altos valores de producción primaria de los pastizales. Se trata de manchas de bosque que permiten cierto paso de luz a su interior (idealmente entre un 50 y un 70% de PAR), generando un mosaico de luces y sombras. Estos valores de radiación bajo el dosel favorecen cierto consumo de la hierba por parte del ganado, lo que desencadena un mecanismo de fertilización nitrogenada a través de sus excrementos que, a su vez, incrementa la producción herbácea. El flujo de radiación puede lograrse con una cobertura medio densa de arbolado o bien mediante manchas de bosque denso pero con determinada configuración espacial; por ejemplo, aquellas de tamaño y formas que faciliten el paso de la radiación difusa a través de sus bordes en contacto con las praderas. La promoción de este tipo de manchas coexistiendo con otras de praderas abiertas podría considerarse un escenario deseable para un plan de gestión silvopastoral. En cualquier caso, este escenario sería preferible a un paisaje dominado por arbolado disperso de tipo sabanoide o por praderas sin arbolado.
3. Los resultados obtenidos destacan el importante protagonismo que los matorrales podrían alcanzar en futuros planes de promoción de un paisaje silvopastoral. La presencia de matorrales en las praderas abiertas favorece el incremento de la riqueza de herbáceas nativas y una composición florística de los pastizales parecida a la encontrada en algunas manchas de bosque. El resultado evidencia la utilidad de los matorrales como herramientas de restauración ecológica dirigida a la conservación de la diversidad biológica nativa, lo que cobra especial relevancia considerando la lenta regeneración natural del arbolado de lenga.

4. El efecto del arbolado, especialmente su papel como filtro de la luz, y el derivado del pastoreo por el ganado vacuno son los dos factores principales que explican la variación espacial de la estructura –composición florística, morfofuncional y diversidad biológica- de los pastizales estudiados. Estos factores muestran mayor influencia que los asociados a los cambios meteorológicos interanuales. Las áreas de arbolado denso y las desprovistas de árboles son necesarias para garantizar la persistencia de algunas especies herbáceas nativas asociadas a los ecosistemas originales: el bosque de lenga y la estepa patagónica. La coexistencia de especies características de ambos tipos de vegetación permite maximizar la diversidad beta del sistema analizado.
5. El abandono ganadero reciente altera la composición florística y la diversidad de los pastizales de forma diferente en bosques y en praderas, si bien en general favorece a las especies herbáceas nativas. En las praderas se observa un aumento relativo de riqueza respecto a las zonas pastoreadas que podría deberse a la acumulación de la biomasa no consumida por el ganado, mientras que en los bosques la ausencia de éste favorece la disminución de la riqueza. En cualquier caso, es recomendable un análisis posterior que considere un tiempo de abandono ganadero más prolongado.

Capítulo 9.

9. Referencias

- Abule, E., Smit, G.N., Snyman, H.A., 2005. The influence of woody plants and livestock grazing on grass species composition, yield and soil nutrients in the Middle Awash Valley of Ethiopia. *Journal of Arid Environments* 60, 343-358.
- Ackerly, D.D., Reich, P.B., 1999. Convergence and correlations among leaf size and function in seed plants: a comparative test using independent contrasts. *American Journal of Botany* 86, 1272-1281.
- Ackerly, D.D., Knight, C.A., Weiss, S.B., Barton, K., Starmer, K.P., 2002. Leaf size, specific leaf area and microhabitat distribution of chaparral woody plants: contrasting patterns in species level and community level analyses. *Oecologia* 130, 449-457.
- Acosta, B., Sanchez-Jardon, L., del Pozo, A., Garcia-Ibanez, E., Casado, M.A., Montalvo, J., Pineda, F.D., 2008. Grassland species composition and morpho-functional traits along an altitudinal gradient in a Mediterranean environment: Relationship with soil water availability and evaporative dynamic. *Acta Oecologica-International Journal of Ecology* 34, 26-37.
- Adler, P., Raff, D., Lauenroth, W., 2001. The effect of grazing on the spatial heterogeneity of vegetation. *Oecologia* 128, 465-479.
- Aerts, R., Chapin, F.S., 2000. The mineral nutrition of wild plants revisited: a re-evaluation of processes and patterns. *Advances in Ecological Research* 30, 1-67.
- Aguiar, M.R., Sala, O.E., 1994. Competition, facilitation, seed distribution and the origin of patches in a Patagonian steppe. *Oikos* 70, 26-34.
- Aguiar, M.R., Sala, O.E., 1999. Patch structure, dynamics and implications for the functioning of arid ecosystems. *Trends in Ecology & Evolution* 14, 273-277.
- Aide, T.M., Grau, H.R., 2004. Globalization, migration, and Latin American ecosystems. *Science* 305, 1915-1916.
- Alauzis, M.V., Mazzarino, M.J., Raffaele, E., Roselli, L., 2004. Wildfires in NW Patagonia: long-term effects on a *Nothofagus* forest soil. *Forest Ecology and Management* 192, 131-142.
- Alavalapati, J.R.R., Shrestha, R.K., Stainback, G.A., Matta, J.R., 2004. Agroforestry development: An environmental economic perspective, 1st World Congress of Agroforestry, Orlando, FL, pp. 299-310.
- Alignier, A., Deconchat, M., 2011. Variability of forest edge effect on vegetation implies reconsideration of its assumed hypothetical pattern. *Applied Vegetation Science* 14, 67-74.
- Altieri, M.A., 1999. The ecological role of biodiversity in agroecosystems. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 74, 19-31.
- Altieri, M. A., Rojas, A., 1999. Ecological Impacts of Chile's Neoliberal Policies, with Special Emphasis on Agroecosystems. *Environment, Development and Sustainability* 1, 55-72.
- Altieri, M.A., Nicholls, C.I., 2001. Ecological impacts of modern agriculture in the United States and Latin America. En *Globalization and the Rural Environment*, eds. O. Solbrig, R. Paalberg, F. di Castro, pp. 121-135. Harvard University Press.
- Alvear, F. 2003. El entorno socioeconómico y laboral de la XIª región de Aysén. Gral Carlos Ibañez del Campo. Documento de Trabajo nº 11. Gobierno de Chile. Dirección del Trabajo, Santiago, 41 pp. Disponible en <http://www.dt.gob.cl/documentacion/1612/w3-article-62505.html> (14/04/2012)
- AOAC, 1970. Official methods of analysis, 11th edn. Association of Official Analytical Chemists, Washington DC, USA.

- Armesto, J.J., Villagrán, C., Arroyo, M.K., 1996. Ecología de los bosques nativos de Chile. Universitaria, Santiago.
- Aronson, J., Ovalle, C., Avendaño, J., Longeri, L., del Pozo, A., 2002. Agroforestry tree selection in central Chile: biological nitrogen fixation and early plant growth in six dryland species. *Agroforestry Systems* 56, 155-166.
- Aronson, J., Del Pozo, A., Ovalle, C., Avendaño, J., Lavin, A., Etienne, M., 1998. Land use changes in central Chile. En *Landscape Degradation and Biodiversity in Mediterranean-type Ecosystems*, eds. P.W. Rundel, G. Montenegro, F. Jaksic, pp. 155-168. Springer Verlag, Berlin.
- Asner, G.P., Levick, S.R., Kennedy-Bowdoin, T., Knapp, D.E., Emerson, R., Jacobson, J., Colgan, M.S., Martin, R.E., 2009. Large-scale impacts of herbivores on the structural diversity of African savannas. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 106, 4947-4952.
- Attwill, P. M., Adams, M. A., 1993. Nutrient cycling in forests. *New Phytologist* 124:561-582.
- Auerswald, K., F. Mayer, H. Schnyder., 2010. Coupling of spatial and temporal pattern of cattle excreta patches on a low intensity pasture. *Nutrient Cycling in Agroecosystems* 88:275-288.
- Barbier, S., Gosselin, F., Balandier, P., 2008. Influence of tree species on understory vegetation diversity and mechanisms involved—A critical review for temperate and boreal forests. *Forest Ecology and Management* 254, 1-15.
- Bardgett, R.D., Keiller, S., Cook, R., Gilburn, A.S., 1998. Dynamic interactions between soil animals and microorganisms in upland grassland soils amended with sheep dung: A microcosm experiment. *Soil Biology and Biochemistry* 30, 531-539.
- Barnes, P., Wilson, B.R., Nadolny, C., Gowns, I., 2009. The influence of individual native trees and grazing regime on soil properties and groundcover patterns in a temperate landscape of New South Wales, Australia. *Rangeland Journal* 31, 405-415.
- Barnes, P., Wilson, B.R., Trotter, M.G., Lamb, D.W., Reid, N., Koen, T., Bayerlein, L., 2011. The patterns of grazed pasture associated with scattered trees across an Australian temperate landscape: an investigation of pasture quantity and quality. *Rangeland Journal* 33, 121-130.
- Bazzaz, F. A., 1979. The physiological ecology of plant succession. *Annual Review of Ecology and Systematics* 10:351-371.
- Belesky, D., 2005a. Growth of *Dactylis glomerata* along a light gradient in the central Appalachian region of the eastern USA: I. Dry matter production and partitioning. *Agroforestry Systems* 65, 81-90.
- Belesky, D., 2005b. Growth of *Dactylis glomerata* along a light gradient in the central Appalachian region of the eastern USA: II. Mechanisms of leaf dry matter production. *Agroforestry Systems* 65, 91-98.
- Belsky, A.J., 1992. Effects of trees on nutritional quality of understorey gramineous forage in tropical savannas. *Tropical Grasslands* 26, 12-20.
- Belsky, A.J., 1994. Influences of trees on savanna productivity - tests of shade, nutrients, and tree-grass competition. *Ecology* 75, 922-932.
- Belsky, A.J., Amundson, R.G., Duxbury, J.M., Riha, S.J., Ali, A.R., Mwonga, S.M., 1989. The effects of trees on their physical, chemical, and biological environments in a semi-arid savanna in Kenya. *Journal of Applied Ecology* 26, 1005-1024.
- Belsky, A.J., Mwonga, S.M., Amundson, R.G., Duxbury, J.M., Ali, A.R., 1993. Comparative effects of isolated trees on their undercanopy environments in high-rainfall and low-rainfall savannas. *Journal of Applied Ecology* 30, 143-155.
- Belsky, A.J., Canham, C.D., 1994. Forest gaps and isolated savanna trees. *BioScience* 44, 77-84.
- Belsky, A.J., Blumenthal, D.M., 1997. Effects of livestock grazing on stand dynamics and soils in upland forests of the interior West. *Conservation Biology* 11, 315-327.

- Benavides, R., Douglas, G., Osoro, K., 2009. Silvopastoralism in New Zealand: review of effects of evergreen and deciduous trees on pasture dynamics. *Agroforestry Systems* 76, 327-350.
- Benayas, J.M.R., Bullock, J.M., Newton, A.C., 2008. Creating woodland islets to reconcile ecological restoration, conservation, and agricultural land use. *Frontiers in Ecology and the Environment* 6, 329-336.
- Bernhard-Reversat, F., 1982. Biogeochemical cycle of nitrogen in a semi-arid savanna. *Oikos* 38, 321-332.
- Bertiller, M.B., Bisigato, A., 1998. Vegetation dynamics under grazing disturbance. The state-and-transition model for the Patagonian steppes. *Ecología austral* 8, 191-199.
- Blackhall, M., Raffaele, E., Veblen, T.T., 2008. Cattle affect early post-fire regeneration in a *Nothofagus dombeyi-Austrocedrus chilensis* mixed forest in Northern Patagonia, Argentina. *Biological Conservation* 141:2251-2261.
- Bratton, S.P., 1976. Resource division in an understory herb community: responses to temporal and microtopographic gradients. *The American Naturalist* 110, 679-693.
- Breshears, D.D., 2006. The grassland–forest continuum: trends in ecosystem properties for woody plant mosaics? *Frontiers in Ecology and the Environment* 4, 96-104.
- Breshears, D.D., Barnes, F.J., 1999. Interrelationships between plant functional types and soil moisture heterogeneity for semiarid landscapes within the grassland/forest continuum: a unified conceptual model. *Landscape Ecology* 14, 465-478.
- Brothers, T.S., Spingarn, A., 1992. Forest fragmentation and alien plant invasion of Central Indiana old-growth forests. *Conservation Biology* 6, 91-100.
- Buergler, A.L., Fike, J.H., Burger, J.A., Feldhake, C.M., McKenna, J.R. y Teutsch, C.D., 2006. Forage nutritive value in an emulated silvopasture. *Agronomy Journal* 98, 1265-1273.
- Cadenasso, M. L., Pickett, S.T.A., Weathers, K.C., Jones, C.G., 2003. A framework for a theory of ecological boundaries. *BioScience* 53, 750-758.
- Callaway, R.M., Nadkarni, N.M., Mahall, B.E., 1991. Facilitation and interference of *Quercus douglasii* on understory productivity in Central California. *Ecology* 72, 1484-1499.
- Campos Palacín, P., 1984. Economía y energía de la dehesa extremeña, Estudios. Instituto de Estudios Pesqueros y Alimentarios, Madrid, pp. 336.
- Canham, C.D., 1989. Different responses to gaps among shade-tolerant tree species. *Ecology* 70, 548-550.
- Carabelli, F.A., Orellana, I.A., Jaramillo, M.M., Gómez, M.F., 2006. Modification of the flora composition in edges of fragmented *Austrocedrus chilensis* forests in Patagonia. *Invest Agrar: Sist Recur For* 15, 42-49.
- Carpenter, S. R., H. A. Mooney, J. Agard, D. Capistrano, R. S. DeFries, S. Díaz, T. Dietz, A. K. Duraiappah, A. Oteng-Yeboah, H. M. Pereira, C. Perrings, W. V. Reid, J. Sarukhan, R. J. Scholes, A. Whyte., 2009. Science for managing ecosystem services: Beyond the Millennium Ecosystem Assessment. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 106:1305-1312.
- Casado, M. A., J. M. de Miguel, A. Sterling, B. Peco, E. F. Galiano, F. D. Pineda., 1985. Production and spatial structure of Mediterranean pastures in different stages of ecological succession. *Vegetatio* 64:75-86.
- Casado, M.A., Castro, I., Ramirez-Sanz, L., Costa-Tenorio, M., de Miguel, J.M., Pineda, F.D., 2004. Herbaceous plant richness and vegetation cover in Mediterranean grasslands and shrublands. *Plant Ecology* 170, 83-91.
- Cavieres, L. A., A. Fajardo., 2005. Browsing by guanaco (*Lama guanicoe*) on *Nothofagus pumilio* forest gaps in Tierra del Fuego, Chile. *Forest Ecology and Management* 204:237-248.
- Cech, P.G., Venterink, H.O., Edwards, P.J., 2010. N and P Cycling in Tanzanian Humid Savanna: Influence of Herbivores, Fire, and N-2-Fixation. *Ecosystems* 13, 1079-1096.

- Céspedes, L.F., 2005. Evaluación cualitativa de la adopción de tecnología básica de manejo silvícola por pequeños propietarios de la comuna de Coyhaique, XI Región de Aysén. Memoria para optar al Título Profesional de Ingeniero Forestal Facultad de Ciencias Forestales. Departamento de Manejo de Recursos Forestales. Universidad de Chile, Santiago, Chile.
- Chapin III, F. S., Schulze, E. D., Mooney, H. A., 1990. The ecology and economics of storage in plants. *Annual Review of Ecology and Systematics* 21, 423-447.
- Chen, J.Q., Franklin, J.F., Spies, T.A., 1992. Vegetation responses to edge environments in old-growth Douglas-fir forests. *Ecological Applications* 2, 387-396.
- Chen, J.Q., Franklin, J.F., Spies, T.A., 1995. Growing-season microclimatic gradients from clear-cut edges into old-growth Douglas-fir forests. *Ecological Applications* 5, 74-86.
- Chen, J.Q., Saunders, S.C., Crow, T.R., Naiman, R.J., Brosnoff, K.D., Mroz, G.D., Brookshire, B.L., Franklin, J.F., 1999. Microclimate in forest ecosystem and landscape ecology - Variations in local climate can be used to monitor and compare the effects of different management regimes. *BioScience* 49, 288-297.
- Christensen, M., Hahn, K., Mountford, E.P., Ódor, P., Standovár, T., Rozenberger, D., Diaci, J., Wijdeven, S., Meyer, P., Winter, S., Vrska, T., 2005. Dead wood in European beech (*Fagus sylvatica*) forest reserves. *Forest Ecology and Management* 210, 267-282.
- Cingolani, A.M., Noy-Meir, I., Diaz, S., 2005a. Grazing effects on rangeland diversity: a synthesis of contemporary models. *Ecological Applications* 15, 757-773.
- Cingolani, A.M., Posse, G., Collantes, M.B., 2005b. Plant functional traits, herbivore selectivity and response to sheep grazing in Patagonian steppe grasslands. *Journal of Applied Ecology* 42, 50-59.
- Clarke, P.J., 2003. Composition of grazed and cleared temperate grassy woodlands in eastern Australia: patterns in space and inferences in time. *Journal of Vegetation Science* 14, 5-14.
- Clements, F.E., 1916. *Plant succession: An analysis of the development of vegetation*, Washington Publ. No. 242. Carnegie Institute, Washington, DC.
- Collantes, M.B., Anchorena, J., 1993. Las malezas exóticas y plantas escapadas de cultivo en la región de estepa de Tierra del Fuego. *Parodiana* 8, 213-217.
- Collins, B.S., Pickett, S.T.A., 1987. Influence of canopy opening on the environment and herb layer in a northern hardwoods forest. *Vegetatio* 70, 3-10.
- Collins, S.L., Knapp, A.K., Briggs, J.M., Blair, J.M., Steinauer, E.M., 1998. Modulation of diversity by grazing and mowing in native tallgrass prairie. *Science* 280, 745-747.
- CONAF-CONAMA-BIRF., 1999. Catastro y evaluación de recursos vegetacionales nativos de Chile - Informe regional undécima Región. Corporación Nacional Forestal (CONAF) – CONAMA (Comisión Nacional de Medio Ambiente), Santiago de Chile.
- CONAMA., 2003a. Estrategia Nacional de la Biodiversidad. Comisión Nacional del Medio Ambiente. Disponible en <http://www.inia.cl/recursosgeneticos/descargas/EstrategiaNacionalBiodiversidad.pdf> (23/04/1012)
- CONAMA., 2003b. Estrategia y plan de acción para la biodiversidad en la XI Región de Aysén. Disponible en http://www.mma.gob.cl/biodiversidad/1313/articulos-48850_EstrategiaRegionalBiodiversidadPDA_11.pdf (23/04/1012)
- CONAMA., 2009. Convenio sobre diversidad biológica. Cuarto informe nacional de biodiversidad. Chile. Disponible en www.cbd.int/doc/world/cl/cl-nr-04-es.pdf (23/04/2012)
- Conget, C.F., Avila, M.N., 2010. Hacia un nuevo modelo forestal en Chile. *Bosque Nativo* 47, 25-35.
- Connell, J.H., Slatyer, R.O., 1977. Mechanisms of succession in natural communities and their role in community stability and organization. *The American Naturalist* 111, 1119-1144.
- Coomes, D.A., Grubb, P.J., 2000. Impacts of root competition in forests and woodlands: a theoretical framework and review of experiments. *Ecological Monographs* 70, 171-207.

- Cooper, P.J.M., Leakey, R.R.B., Rao, M.R., Reynolds, L., 1996. Agroforestry and the mitigation of land degradation in the humid and sub-humid tropics of Africa. *Experimental Agriculture* 32, 235-290.
- Cornelissen, J. H. C., Lavorel, S., Garnier, E., Díaz, S., Buchmann, N., Gurvich, D.E., Reich, P.B., ter Steege, H., Morgan, H.D., van der Heijden, M.G.A., Pausas, J.G. y Poorter, H. 2003. A handbook of protocols for standardised and easy measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany* 51, 335-380.
- Correa, M. N. 1969-1999. Flora Patagonica. Colección Científica del INTA, Instituto Nacional de Tecnología Agropecuaria, Buenos Aires.
- Coughenour, M. B., 1991. Spatial components of plant-herbivore interactions in pastoral, ranching, and native ungulate ecosystems. *Journal of Range Management* 44, 530-542.
- Crawley, M.J., 1983. *Herbivory: dynamics of plant-animal interactions*. University of California Press, Berkeley, California.
- Cruz, P., 1997. Effect of shade on the growth and mineral nutrition of a C4 perennial grass under field conditions. *Plant and Soil* 188, 227-237.
- Cubera, E., Moreno, G., 2007. Effect of single *Quercus ilex* trees upon spatial and seasonal changes in soil water content in dehesas of central western Spain. *Annals of Forest Science* 64, 355-364.
- Cuevas, J.G., 2002. Episodic regeneration at the *Nothofagus pumilio* alpine timberline in Tierra del Fuego, Chile. *Journal of Ecology* 90, 52-60.
- Cuevas Moreno, J.Á., 2003. Variabilidad espacio-temporal y uso del hábitat de comunidades de aves acuáticas en la cuenca media del Tajo. Tesis doctoral. Departamento Interuniversitario de Ecología. Universidad Complutense de Madrid, Madrid
- Damascos, M.A. Rapoport, E.H., 2002. Diferencias en la flora herbácea y arbustiva entre claros y áreas bajo dosel en un bosque de *Nothofagus pumilio* en Argentina. *Revista Chilena de Historia Natural* 75, 465-472.
- De Bello, F., Lepš, J.A.N., Sebastià, M.-T., 2005. Predictive value of plant traits to grazing along a climatic gradient in the Mediterranean. *Journal of Applied Ecology* 42, 824-833.
- De Blois, S., Domon, G., Bouchard, A., 2002. Landscape issues in plant ecology. *Ecography* 25, 244-256.
- De Mazancourt, C., Loreau, M., 2000. Effect of herbivory and plant species replacement on primary production. *The American Naturalist* 155, 735-754.
- De Mazancourt, C., Loreau, M., Abbadie, L., 1998. Grazing optimization and nutrient cycling: when do herbivores enhance plant production? *Ecology* 79, 2242-2252.
- De Miguel, J.M., 1989. Estructura de un sistema silvopastoral de dehesa. Vegetación, hábitats y uso del territorio por el ganado. Tesis doctoral. Departamento Interuniversitario de Ecología. Universidad Complutense de Madrid, Madrid.
- De Miguel, J.M., 1999. Naturaleza y configuración del paisaje agrosilvopastoral en la conservación de la diversidad biológica en España. *Revista Chilena de Historia Natural* 72, 547-557.
- De Miguel, J.M., 2002. Ecología, diversidad y desarrollo sostenible en sistemas agroforestales tradicionales en España. *Cuad. Soc. Esp. Cien. For.* 14, 23-31.
- De Miguel, J.M., Rodríguez, M.A., Gómez Sal, A., 1988. Selección de hábitat y distribución territorial de un grupo de vacas en ambiente de dehesa. *Options Mediterraneennes* 3, 299-303.
- De Miguel, J.M., Rodríguez, M.A., Gómez-Sal, A., 1997. Determination of animal behavior-environment relationships by correspondence analysis. *Journal of Range Management* 50, 85-93.
- De Miguel, J.M., Ramírez-Sanz, L., Castro, I., Costa-Tenorio, M., Casado, M.A., Pineda, F.D., 2005. Plant species richness and spatial organization at different small scales in western Mediterranean landscapes. *Plant Ecology* 176, 185-194.

- De Miguel, J.M., Casado, M.A., Del Pozo, A., Ovalle, C., Moreno-Casasola, P., Travieso-Bello, A.C., Barrera, M., Ricardo, N., Tecco, P.A., Acosta, B., 2010. How reproductive, vegetative and defensive strategies of Mediterranean grassland species respond to a grazing intensity gradient. *Plant Ecology* 210, 97-110.
- De Pablo, C.L., Peco, B., Galiano, E.F., Nicolas, J.P., Pineda, F.D., 1982. Space-time variability in mediterranean pastures analyzed with diversity parameters. *Vegetatio* 50, 113-125.
- Del Pozo, A., Ovalle, C., Casado, M.A., Acosta, B., De Miguel, J.M., 2006. Effects of grazing intensity in grasslands of the Espinal of central Chile. *Journal of Vegetation Science* 17, 791-798.
- Devkota, N.R., Kemp, P.D., Valentine, I., Hodgson, J., 1998. Performance of perennial ryegrass and cocksfoot cultivars under tree shade. *Proceedings Agronomy Society of New Zealand* 28, 129-135.
- Di Castri, F., 1981. Mediterranean type shrublands of the world. En Di Castri, F., Goodall, D.W., Specht, R.L. (Eds.), *Ecosystems of the world: Mediterranean type shrublands*. Elsevier, The Netherlands, pp. 1-52.
- Di Castri, F., Hajek, E., 1976. *Bioclimatología de Chile*. Universidad Católica de Chile, Santiago, Chile
- Díaz, S., Cabido, M., 1997. Plant functional types and ecosystem function in relation to global change. *Journal of Vegetation Science* 8, 463-474.
- Díaz, S., Noy-Meir, I., Cabido, M., 2001. Can grazing response of herbaceous plants be predicted from simple vegetative traits? *Journal of Applied Ecology* 38, 497-508.
- Díaz, S., Lavorel, S., McIntyre, S., Falczuk, V., Casanoves, F., Milchunas, D., Skarpe, C., Ruschk, G., Sternberg, M., Noy-meir, I., Landsberg, J., Zhang, W., Clark, H., Campbell, B., 2007. Plant trait response to grazing - a global synthesis. *Global Change Biology* 12, 1-29.
- Díaz, S., Hodgson, J.G., Thompson, K., Cabido, M., Cornelissen, J.H.C., Jalili, A., Montserrat-Martí, G., Grime, J.P., Zarrinkamar, F., Asri, Y., Band, S.R., Basconcelo, S., Castro-Díez, P., Funes, G., Hamzehee, B., Khoshnevi, M., Perez-Harguindeguy, N., Perez-Rontome, M.C., Shirvany, F.A., Vendramini, F., Yazdani, S., Abbas-Azimi, R., Bogaard, A., Boustani, S., Charles, M., Dehghan, M., de Torres-Espuny, L., Falczuk, V., Guerrero-Campo, J., Hynd, A., Jones, G., Kowsary, E., Kazemi-Saeed, F., Maestro-Martinez, M., Romo-Díez, A., Shaw, S., Siavash, B., Villar-Salvador, P., Zak, M.R., 2004. The plant traits that drive ecosystems: Evidence from three continents. *Journal of Vegetation Science* 15, 295-304.
- Didham, R.K., Lawton, J.H., 1999. Edge structure determines the magnitude of changes in microclimate and vegetation structure in tropical forest fragments. *Biotropica* 31, 17-30.
- Diez, J. M., Pulliam, H. R., 2007. Hierarchical analysis of species distributions and abundance across environmental gradients. *Ecology* 88, 3144-3152
- DMN, 1980-2006. *Anuarios Climatológicos*. Biblioteca de la Dirección Meteorológica Nacional, Santiago de Chile.
- DMN, 2007-2008. *Boletines Climatológicos*. Biblioteca de la Dirección Meteorológica Nacional, Santiago de Chile.
- Dodd, C.J.H., McLean, A., Brink, V.C., 1972. Grazing values as related to tree-crown covers. *Canadian Journal of Forest Research* 2, 185-189.
- Domínguez, E., Marticorena, C., Elvebakk, A., Pauchard, A., 2004. Checklist of the vascular flora of Pali Aike National Park, Patagonia, Chile. *Gayana Botánica* 61, 67-72.
- Domínguez, E., Elvebakk, A., Marticorena, C., Pauchard, A., 2006. Alien plants in Torres del Paine National Park, Chile. *Gayana Botánica* 63, 131-141.
- Donoso, C., 1981. Tipos forestales de los bosques nativos de Chile. Documento de Trabajo N°. 38. Investigación y Desarrollo Forestal. CONAF, PNUD-FAO. Publicación FAO Chile.
- Donoso, C., 1993. Bosques templados de Chile y Argentina. Variación, estructura y dinámica. *Ecología Forestal*, Editorial Universitaria, Santiago de Chile.

- Dorrough, J., Moxham, C., Turner, V., Sutter, G., 2006. Soil phosphorus and tree cover modify the effects of livestock grazing on plant species richness in Australian grassy woodland. *Biological Conservation* 130, 394-405.
- Duffy, J.E., 2002. Biodiversity and ecosystem function: the consumer connection. *Oikos* 99, 201-219.
- Elizalde, H.F., 2002. Producción y utilización intensiva de forrajes en Aisén y su posible aplicación a la zona húmeda de Magallanes. En: Strauch, O., Cárdenas, A. (Eds.), Manejo y mejoramiento de las praderas de la zona austral de Chile. Instituto de Investigaciones Agropecuarias, Punta Arenas. Disponible en <http://www.inia.cl/medios/tamelaike/public10/hfev7.pdf> (25/04/2012)
- Escudero, A., 1985. Efecto de arboles aislados sobre las propiedades químicas del suelo. *Revue d'Ecologie et de Biologie du Sol* 22:149-159.
- Escudero, A., B. García, J. M. Gómez Gutiérrez, E. Luis Calabuig., 1985. The nutrient cycling in *Quercus rotundifolia* and *Quercus pyrenaica* ecosystems "dehesas" of Spain. *Acta Oecologica* 6:73-86.
- Etienne, M., 1996. Research on temperate and tropical silvopastoral systems: a review. En *Western European Silvopastoral Systems*, ed. M. Etienne, pp. 5-19. INRA Editions, Paris, France.
- Eviner, V. T., Chapin III, F. S., 2003. Functional matrix: a conceptual framework for predicting multiple plant effects on ecosystem processes. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 34, 455-485.
- Facelli, J.M., Pickett, S.T.A., 1991. Plant litter - its dynamics and effects on plant community structure. *Botanical Review* 57, 1-32.
- Fagan, W. E., Cantrell, R.S., Cosner, C., 1999. How habitat edges change species interactions. *The American Naturalist* 153, 165-182.
- Faith, D. P., Minchin, P. R., Belbin, L., 1987. Compositional dissimilarity as a robust measure of ecological distance. *Plant Ecology* 69, 57-68.
- Fajardo, A., De Graaf, R., 2004. Tree dynamics in canopy gaps in old-growth forests of *Nothofagus pumilio* in Southern Chile. *Plant Ecology* 173, 95-105.
- Falster, D.S., Westoby, M., 2003a. Plant height and evolutionary games. *Trends in Ecology & Evolution* 18, 337-343.
- Falster, D.S., Westoby, M., 2003b. Leaf size and angle vary widely across species: what consequences for light interception? *New Phytologist* 158, 509-525.
- Fang, J., Piao, S., Tang, Z., Peng, C., Ji, W., 2001. Interannual variability in net primary production and precipitation. *Science* 293, 1723.
- Feldhake, C., 2001. Microclimate of a natural pasture under planted *Robinia pseudoacacia* in central Appalachia, West Virginia. *Agroforestry Systems* 53, 297-303.
- Feldhake, C.M., Belesky, D.P., 2009. Photosynthetically active radiation use efficiency of *Dactylis glomerata* and *Schedonorus phoenix* along a hardwood tree-induced light gradient. *Agroforestry Systems* 75, 189-196.
- Fernández, C., Acosta, F.J., Abellá, G., López, F., Díaz, M., 2002. Complex edge effect fields as additive processes in patches of ecological systems. *Ecological Modelling* 149, 273-283.
- Fernández, M.E., Gyenge, J.E., Schlichter, T.M., 2007. Balance of competitive and facilitative effects of exotic trees on a native Patagonian grass. *Plant Ecology* 188, 67-76.
- Fernández-Moya, J., San Miguel-Ayanz, A., Cañellas, I., Gea-Izquierdo, G., 2010. Variability in Mediterranean annual grassland diversity driven by small-scale changes in fertility and radiation. *Plant Ecology* 212, 865-877.
- Figuroa, E., E. Calfucura., 2008. Principales actividades productivas y su relación con la biodiversidad Pages 434-461. En CONAMA, editor. Biodiversidad de Chile: Patrimonio y Desafíos.

- Flores Toro, L., 2006. Contribución al conocimiento de la flora del bosque de lenga (*Nothofagus pumilio* (Poepp. et Endl.) Krasser) en la zona centro-sur de su distribución natural. *Chloris chilensis* 9.
- Foley, J. A., R. DeFries, G. P. Asner, C. Barford, G. Bonan, S. R. Carpenter, F. S. Chapin, M. T. Coe, G. C. Daily, H. K. Gibbs, J. H. Helkowski, T. Holloway, E. A. Howard, C. J. Kucharik, C. Monfreda, J. A. Patz, I. C. Prentice, N. Ramankutty, P. K. Snyder., 2005. Global consequences of land use. *Science* 309:570-574.
- Fonseca, C.R., Joner, F., 2007. Two-sided edge effect studies and the restoration of endangered ecosystems. *Restoration Ecology* 15, 613-619.
- Forman, R.T.T., 1995. Land mosaics: the ecology of landscapes and regions, 1st edn. Cambridge University Press, Cambridge.
- Forman, R.T.T., Godron, M., 1986. Landscape ecology. Wiley & Sons, cop., New York.
- Frangi, J. L., L. L. Richter, M. D. Barrera, M. Aloggia., 1997. Decomposition of *Nothofagus* fallen woody debris in forests of Tierra del Fuego, Argentina. *Canadian Journal of Forest Research* 27:1095-1102.
- Fraser, M.D., Theobald, V.J., Davies, D.R., Moorby, J.M., 2009. Impact of diet selected by cattle and sheep grazing heathland communities on nutrient supply and faecal micro-flora activity. *Agriculture Ecosystems and Environment* 129, 367-377.
- Fraver, S., 1994. Vegetation responses along edge-to-interior gradients in the mixed hardwood forests of the Roanoke river basin, North Carolina. *Conservation Biology* 8, 822-832.
- Frazer, G.W., Canham, C.D., Lertzman, K.P., 1999. Gap Light Analyzer (GLA), Version 2.0: Imaging software to extract canopy structure and gap light transmission indices from true-color fisheye photographs. Simon Fraser University, Burnaby, BC Institute of Ecosystem Studies, Millbrook, New York.
- Frost, W. E., N. K. McDougald., 1989. Tree canopy effects on herbaceous production of annual rangeland during drought. *Journal of Range Management* 42:281-283.
- Frost, W.E., McDougald, N.K., 1989. Tree canopy effects on herbaceous production of annual rangeland during drought. *J. Range Manage.* 42, 281-283.
- Gajardo, R., 1994. La vegetación natural de Chile. Clasificación y distribución geográfica. Editorial Universitaria, Santiago de Chile.
- Gallardo, A., 2003. Effect of tree canopy on the spatial distribution of soil nutrients in a Mediterranean Dehesa. *Pedobiologia* 47, 117-125.
- Gallardo, A., Rodríguez-Saucedo, J.J., Covelo, F., Fernández-Ales, R., 2000. Soil nitrogen heterogeneity in a Dehesa ecosystem. *Plant and Soil* 222, 71-82.
- Garnier, E., Lavorel, S., Ansquer, P., Castro, H., Cruz, P., Dolezal, J., Eriksson, O., Fortunel, C., Freitas, H., Golodets, C., Grigulis, K., Jouany, C., Kazakou, E., Kigel, J., Kleyer, M., Lehsten, V., Leps, J., Meier, T., Pakeman, R., Papadimitriou, M., Papanastasis, V.P., Quested, H., Quetier, F., Robson, M., Roumet, C., Rusch, G., Skarpe, C., Sternberg, M., Theau, J.P., Thebault, A., Vile, D., Zarovali, M.P., 2007. Assessing the effects of land-use change on plant traits, communities and ecosystem functioning in grasslands: A standardized methodology and lessons from an application to 11 European sites. *Annals of Botany* 99, 967-985.
- Gascón, A., 2005. Situación forestal y biodiversidad en la región de Aysén. ECOSISTEMAS y Fundación Manfred Hermsen, Coyhaique-Santiago, Chile. Disponible en http://www.ecosistemas.cl/1776/articles-74102_documento_pdf.pdf (25/04/2012)
- Gaspar, P., Mesías, F.J., Escribano, M., Pulido, F., 2009. Sustainability in spanish extensive farms (dehesas): an economic and management indicator-based evaluation. *Rangeland Ecology & Management* 62, 153-162.
- Gea-Izquierdo, G., Pastur, G.M., Cellini, J.M., Lencinas, M.V., 2004. Forty years of silvicultural management in southern *Nothofagus pumilio* primary forests. *Forest Ecology and Management* 201, 335-347.

- Gea-Izquierdo, G., Gennet, S., Bartolome, J.W., 2007. Assessing plant-nutrient relationships in highly invaded Californian grasslands using non-normal probability distributions. *Applied Vegetation Science* 10, 343-350.
- Gea-Izquierdo, G., Montero, G., Cañellas, I., 2009. Changes in limiting resources determine spatio-temporal variability in tree-grass interactions. *Agroforestry Systems* 76, 375-387.
- Gehlhausen, S.M., Schwartz, M.W., Augspurger, C.K., 2000. Vegetation and microclimatic edge effects in two mixed-mesophytic forest fragments. *Plant Ecology* 147, 21-35.
- Gilliam, F.S., 2007. The ecological significance of the herbaceous layer in temperate forest ecosystems. *BioScience* 57, 845-858.
- Givnish, T.J., 1986. On the economy of plant form and function: proceedings of the Sith Maria Moors Cabot Symposium. Cambridge University Press.
- Godron, M., 1965. Les principaux types de profils écologiques. CNRS-CEPE, Montpellier, Francia.
- Golodets, C., Kigel, J., Sternberg, M., 2010. Recovery of plant species composition and ecosystem function after cessation of grazing in a Mediterranean grassland. *Plant and Soil* 329, 365-378.
- Gómez Gutiérrez, J. M., 1992. El libro de las dehesas salmantinas. Junta de Castilla y León, Valladolid.
- Gómez Sal, A., 1982. Estructura ecológica de los pastos de monte Turolenses. Tesis doctoral. Facultad de Ciencias. Universidad Complutense de Madrid, Madrid.
- Gómez Sal, A., de Miguel, J.M., Casado, M.A., Pineda, F.D., 1986. Successional changes in the morphology and ecological responses of a grazed pasture ecosystem in Central Spain. *Vegetatio* 67, 33-43.
- Gómez Sal, A., Rodríguez, M.A., De Miguel, J.M., 1992. Matter transfer and land use by cattle in a dehesa ecosystem of Central Spain. *Vegetatio* 99-100, 345-354.
- Gómez-Aparicio, L., 2009. The role of plant interactions in the restoration of degraded ecosystems: a meta-analysis across life-forms and ecosystems. *Journal of Ecology* 97, 1202-1214.
- González Bernáldez, F., 1981. *Ecología y paisaje*. Blume, Madrid.
- González-Hernández, M.P., Silva-Pando, F.J., 1996. Grazing effects of ungulates in a Galician oak forest (Northwest Spain). *Forest Ecology and Management* 88, 65-70.
- González-Hernández, M.P., Silva-Pando, F.J., Jiménez, M.C., 1998. Production patterns of understory layers in several Galician (NW Spain) woodlands: Seasonality, net productivity and renewal rates. *Forest Ecology and Management* 109, 251-259.
- GORE, 2009. Estrategia regional de desarrollo de Aysén. GORE Aysén (Gobierno Regional). Disponible en http://www.goreaysen.cl/GoreAysenWebNeo/Controls/Neochannels/Neo_CH6039/deploy/EDR_AYSEN.pdf (27/04/2012)
- GORE, 2010. Plan Aysén 2010-2014. GORE Aysén (Gobierno Regional). Disponible en http://www.goreaysen.cl/GoreAysenWebNeo/Controls/Neochannels/Neo_CH5967/deploy/Plan_Aysen.pdf (23/04/2012)
- Gough, L., Grace, J.B., 1999. Effects of environmental change on plant species density: comparing predictions with experiments. *Ecology* 80, 882-890.
- Gowda, J., Kitzberger, T., Premoli, A., 2012. Landscape responses to a century of land use along the northern Patagonian forest-steppe transition. *Plant Ecology* 213, 259-272.
- Grime, J.P., Thompson, K., Hunt, R., Hodgson, J.G., Cornelissen, J.H.C., Rorison, I.H., Hendry, G.A.F., Ashenden, T.W., Askew, A.P., Band, S.R., Booth, R.E., Bossard, C.C., Campbell, B.D., Cooper, J.E.L., Davison, A.W., Gupta, P.L., Hall, W., Hand, D.W., Hannah, M.A., Hillier, S.H., Hodgkinson, D.J., Jalili, A., Liu, Z., Mackey, J.M.L., Matthews, N., Mowforth, M.A., Neal, A.M., Reader, R.J., Reiling, K., Ross-Fraser, W., Spencer, R.E., Sutton, F., Tasker, D.E., Thorpe, P.C., Whitehouse, J., 1997. Integrated screening validates primary axes of specialisation in plants. *Oikos* 79, 259-281.

- Gross, N., Suding, K.N., Lavorel, S., 2009. Leaf dry matter content and lateral spread predict response to land use change for six subalpine grassland species. *Journal of Vegetation Science* 18, 289-300.
- Grove, S.J., 2002. Saproxylic insect ecology and the sustainable management of forests. *Annual Review of Ecology and Systematics* 33, 1-23.
- Guevara-Escobar, A., Kemp, P., Mackay, A., Hodgson, J., 2007. Pasture production and composition under poplar in a hill environment in New Zealand. *Agroforestry Systems* 69, 199-213.
- Guiñez, H., 1997. La estrategia de desarrollo de la XI Región de Aysén: un enfoque geográfico. *Revista de Geografía Norte Grande* 24, 59-64.
- Gutierrez, J.R., Meserve, P.L., Contreras, L.C., Vasquez, H., Jaksic, F.M., 1993. Spatial-distribution of soil nutrients and ephemeral plants underneath and outside the canopy of *Porlieria chilensis* shrubs (*Zygophyllaceae*) in arid coastal Chile. *Oecologia* 95, 347-352.
- Harper, K.A., Macdonald, S.E., 2002. Structure and composition of edges next to regenerating clear-cuts in mixed-wood boreal forest. *Journal of Vegetation Science* 13, 535-546.
- Harper, K.A., Macdonald, S.E., Burton, P.J., Chen, J.Q., Brososke, K.D., Saunders, S.C., Euskirchen, E.S., Roberts, D., Jaiteh, M.S., Esseen, P.A., 2005. Edge influence on forest structure and composition in fragmented landscapes. *Conservation Biology* 19, 768-782.
- Haynes, R.J., Williams, P.H., 1999. Influence of stock camping behaviour on the soil microbiological and biochemical properties of grazed pastoral soils. *Biology and Fertility of Soils* 28, 253-258.
- Haynes, K.J., Cronin, J.T., 2006. Interpatch movement and edge effects: the role of behavioral responses to the landscape matrix. *Oikos* 113, 43-54.
- Hepp, C., Thiermann, H., Ramírez, C., 1988. Praderas en la zona austral XI Región (Aysén). En *Praderas para Chile*, ed. I. Ruiz Núñez. Instituto de Investigaciones Agropecuarias, Santiago, Chile.
- Hildebrand-Vogel, R., Godoy, R., Vogel, A., 1990. Subantarctic-Andean *Nothofagus pumilio* forests. *Plant Ecology* 89, 55-68.
- Hildebrand-Vogel, R., 2002. Structure and dynamics of southern Chilean natural forests with special reference to the relation of evergreen versus deciduous elements. *Folia Geobotanica* 37, 107-128.
- Hill, M.O., 1979. The development of a flora in even-aged plantations. En: *The ecology of even-aged forest plantations*, eds. E.D. Ford, D.C. Malcolm, J. Atterson, pp. 175-192. Institute of Terrestrial Ecology, Cambridge.
- Hill, M.O., Gauch, H.G., 1980. Detrended correspondence analysis: An improved ordination technique. *Plant Ecology* 42, 47-58.
- Hobbs, R.J., Mooney, H.A., 1991. Effects of rainfall variability and gopher disturbance on serpentine annual grassland dynamics. *Ecology* 72, 59-68.
- Hobbs, R.J., Huenneke, L.F., 1992. Disturbance, Diversity, and Invasion - Implications for Conservations. *Conservation Biology* 6, 324-337.
- Hobbs, R.J., McIntyre, S., 2005. Categorizing Australian landscapes as an aid to assessing the generality of landscape management guidelines. *Global Ecology and Biogeography* 14, 1-15.
- Hoffmann, A., 1998. *La tragedia del bosque chileno*. Ocho Libros Editores, Santiago.
- Holmgren, M., Scheffer, M., Huston, M.A., 1997. The interplay of facilitation and competition in plant communities. *Ecology* 78, 1966-1975.
- Holmgren, M., Avilés, R., Sierralta, L., Segura, A.M., Fuentes, E.R., 2000. Why have European herbs so successfully invaded the Chilean matorral? Effects of herbivory, soil nutrients and fire. *Journal of Arid Environments* 44, 197-211.

- Honnay, O., Bossuyt, B., Verheyen, K., Butaye, J., Jacquemyn, H., Hermy, M., 2002. Ecological perspectives for the restoration of plant communities in European temperate forests. *Biodiversity and Conservation* 11, 213-242.
- Hooper, D.U., Chapin, F.S., Ewel, J.J., Hector, A., Inchausti, P., Lavorel, S., Lawton, J.H., Lodge, D.M., Loreau, M., Naeem, S., Schmid, B., Setälä, H., Symstad, A.J., Vandermeer, J., Wardle, D.A., 2005. Effects of biodiversity on ecosystem functioning: A consensus of current knowledge. *Ecological Monographs* 75, 3-35.
- Houle, G., 2007. Determinants of fine-scale plant species richness in a deciduous forest of northeastern North America. *Journal of Vegetation Science* 18, 345-354.
- House, J.I., Archer, S., Breshears, D.D., Scholes, R.J., NCEAS Tree-Grass Interactions Participants, 2003. Conundrums in mixed woody-herbaceous plant systems. *Journal of Biogeography* 30, 1763-1777.
- Huber, U.M., Markgraf, V., 2003. European impact on fire regimes and vegetation dynamics at the steppe-forest ecotone of southern Patagonia. *The Holocene* 13, 567-579.
- Huber, H., de Brouwer, J., de Caluwe, H., Wijschedé, J., Anten, N., 2008. Shade induced changes in biomechanical petiole properties in the stoloniferous herb *Trifolium repens*. *Evolutionary Ecology* 22, 399-416.
- Hufkens, K., Scheunders, P., Ceulemans, R., 2009. Ecotones in vegetation ecology: methodologies and definitions revisited. *Ecological Research* 24, 977-986.
- Huntly, N., 1991. Herbivores and the dynamics of communities and ecosystems. *Annual Review of Ecology and Systematics* 22, 477-503.
- Huston, M. A., 1994. *Biological Diversity*. Cambridge University Press, UK.
- Huston, M.A., 2005. The three phases of land-use change: implications for biodiversity. *Ecological Applications* 15, 1864-1878.
- INE, 2002. *Proyecciones y Estimaciones de Población 1990-2020*. INE (Instituto Nacional de Estadística). Disponible en <http://palma.ine.cl/demografia/menu/EstadisticasDemograficas/DEMOGRAFIA.pdf> (14/04/2012)
- Infante, J.M., Mauchamp, A., Fernandez-Ales, R., Joffre, R., Rambal, S., 2001. Within-tree variation in transpiration in isolated evergreen oak trees: evidence in support of the pipe model theory. *Tree Physiology* 21, 409-414.
- Jackson, L.E., Strauss, R.B., Firestone, M.K., Bartolome, J.W., 1990. Influence of tree canopies on grassland productivity and nitrogen dynamics in deciduous oak savanna. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 32, 89-105.
- Jaksic, F.M., Fuentes, E.R., 1980. Why are native herbs in the Chilean Matorral more abundant beneath bushes - microclimate or grazing. *Journal of Ecology* 68, 665-669.
- Jaksic, F.M., Iriarte, J.A., Jiménez, J.E., Martínez, D.R., 2002. Invaders without frontiers: cross-border invasions of exotic mammals. *Biological Invasions* 4, 157-173.
- James, S.E., Pärtel, M., Wilson, S.D., Peltzer, D.A., 2003. Temporal heterogeneity of soil moisture in grassland and forest. *Journal of Ecology* 91, 234-239.
- Jennings, S., Brown, N., Sheil, D., 1999. Assessing forest canopies and understorey illumination: canopy closure, canopy cover and other measures. *Forestry* 72, 59-74.
- Joffre, R., Rambal, S., 1988. Soil-water improvement by trees in the rangelands of southern Spain. *Acta Oecologica-Oecologia Plantarum* 9, 405-422.
- Joffre, R., Rambal, S., 1993. How tree cover influences the water-balance of Mediterranean rangelands. *Ecology* 74, 570-582.
- Joffre, R., Rambal, S., Ratte, J.P., 1999. The dehesa system of southern Spain and Portugal as a natural ecosystem mimic. *Agroforestry Systems* 45, 57-79.

- Jones, E.L., Roberts, J.E., 1991. A Note on the relationship between palatability and water-soluble carbohydrates content in perennial ryegrass. *Irish Journal of Agricultural Research* 30, 163-167.
- Jose, S., Gillespie, A.R., George, S.J., Kumar, B.M., 1996. Vegetation responses along edge-to-interior gradients in a high altitude tropical forest in peninsular India. *Forest Ecology and Management* 87, 51-62.
- Jose, S., Gillespie, A.R., Pallardy, S.G., 2004. Interspecific interactions in temperate agroforestry. *Agroforestry Systems* 61, 237-255.
- Jose, S., 2009. Agroforestry for ecosystem services and environmental benefits: an overview. *Agroforestry Systems* 76, 1-10.
- Kahmen, S., Poschlod, P., 2004. Plant functional trait responses to grassland succession over 25 years. *Journal of Vegetation Science* 15, 21-32.
- Kahmen, S., Poschlod, P., 2008. Effects of grassland management on plant functional trait composition. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 128, 137-145.
- Kahmen, S., Poschlod, P., Schreiber, K.-F., 2002. Conservation management of calcareous grasslands. Changes in plant species composition and response of functional traits during 25 years. *Biological Conservation* 104, 319-328.
- Kapos, V., 1989. Effects of isolation on the water status of forest patches in the Brazilian Amazon. *Journal of Tropical Ecology* 5, 173-185.
- Kayser, M., Mueller, J., Isselstein, J., 2007. Potassium leaching from cut grassland and from urine patches. *Soil Use and Management* 23, 384-392.
- Kho, R., Yacouba, B., Yayé, M., Katkoré, B., Moussa, A., Iktam, A., Mayaki, A., 2001. Separating the effects of trees on crops: the case of *Faidherbia albida* and millet in Niger. *Agroforestry Systems* 52, 219-238.
- Kitzberger, T., Veblen, T.T., 1999. Fire-induced changes in northern Patagonian landscapes. *Landscape Ecology* 14, 1-15.
- Kitzberger, T., Raffaele, E., Veblen, T., 2005. Variable community responses to herbivory in fire-altered landscapes of northern Patagonia, Argentina. *African Journal of Range & Forage Science* 22, 85-91.
- Kleyer, M., 1999. Distribution of plant functional types along gradients of disturbance intensity and resource supply in an agricultural landscape. *Journal of Vegetation Science* 10, 697-708.
- Knapp, A.K., Fay, P.A., Blair, J.M., Collins, S.L., Smith, M.D., Carlisle, J.D., Harper, C.W., Danner, B.T., Lett, M.S., McCarron, J.K., 2002. Rainfall variability, carbon cycling, and plant species diversity in a mesic grassland. *Science* 298, 2202-2205.
- Knoop, W.T., Walker, B.H., 1985. Interactions of woody and herbaceous vegetation in a southern African savanna. *Journal of Ecology* 73, 235-253.
- Kruys, N., Jonsson, B.-G., 1999. Fine woody debris is important for species richness on logs in managed boreal spruce forests of northern Sweden. 29, 1295-1299.
- Kupfer, J.A., Malanson, G.P., Franklin, S.B., 2006. Not seeing the ocean for the islands: the mediating influence of matrix-based processes on forest fragmentation effects. *Global Ecology and Biogeography* 15, 8-20.
- Landsberg, J., Lavorel, S., Stol, J., 1999. Grazing response groups among understorey plants in arid rangelands. *Journal of Vegetation Science* 10.
- Laurance, W.F., 1991. Edge effects in tropical forest fragments: Application of a model for the design of nature reserves. *Biological Conservation* 57, 205-219.
- Laurance, W.F., Didham, R.K., Power, M.E., 2001. Ecological boundaries: a search for synthesis. *Trends in Ecology & Evolution* 16, 70-71.
- Lavorel, S., McIntyre, S., Landsberg, J., Forbes, T.D.A., 1997. Plant functional classifications: from general groups to specific groups based on response to disturbance. *Trends in Ecology & Evolution* 12, 474-478.

- Lavorel, S., Garnier, E., 2002. Predicting changes in community composition and ecosystem functioning from plant traits: revisiting the Holy Grail. *Functional Ecology* 16, 545-556.
- Le Brocq, A.F., Goodhew, K.A., Zammit, C.A., 2009. Overstorey tree density and understorey regrowth effects on plant composition, stand structure and floristic richness in grazed temperate woodlands in eastern Australia. *Agriculture Ecosystems and Environment* 129, 17-27.
- Le Houérou, H.N., 2006. Agroforestry and sylvopastoralism: The role of trees and shrubs (Trubs) in range rehabilitation and development. *Sécheresse* 17, 343-348.
- Leiva, M.J., Fernandez-Ales, R., 2003. Post-dispersive losses of acorns from Mediterranean savannah-like forests and shrublands. *Forest Ecology and Management* 176, 265-271.
- Lencinas, M., Martínez Pastur, G., Rivero, P., Busso, C., 2008. Conservation value of timber quality versus associated non-timber quality stands for understory diversity in Nothofagus forests. *Biodiversity and Conservation* 17, 2579-2597.
- Lencinas, M.V., Pastur, G.M., Gallo, E., Cellini, J.M., 2011. Alternative silvicultural practices with variable retention to improve understory plant diversity conservation in southern Patagonian forests. *Forest Ecology and Management* 262, 1236-1250.
- Li, C.L., Hao, X.Y., Willms, W.D., Zhao, M.L., Han, G.D., 2010. Effect of long-term cattle grazing on seasonal nitrogen and phosphorus concentrations in range forage species in the fescue grassland of southwestern Alberta. *Journal of Plant Nutrition and Soil Science* 173, 946-951.
- Lin, C.H., McGraw, R.L., George, M.F., Garrett, H.E., 1999. Shade effects on forage crops with potential in temperate agroforestry practices. *Agroforestry Systems* 44, 109-119.
- Lin, C., McGraw, M., George, M., Garrett, H., 2001. Nutritive quality and morphological development under partial shade of some forage species with agroforestry potential. *Agroforestry Systems* 53, 269-281.
- Lindenmayer, D.B., Fisher, J., 2007. Tackling the habitat fragmentation panchreston. *Trends in Ecology & Evolution* 22, 127-132.
- Lopez de Casenave, J., Pelotto, J.P., Protomastro, J., 1995. Edge-interior differences in vegetation structure and composition in a Chaco semi-arid forest, Argentina. *Forest Ecology and Management* 72, 61-69.
- López-Barrera, F., 2004. Estructura y función en bordes de bosques. *Ecosistemas* 13, 67-77.
- Loreau, M., Naeem, S., Inchausti, P., Bengtsson, J., Grime, J.P., Hector, A., Hooper, D.U., Huston, M.A., Raffaelli, D., Schmid, B., Tilman, D., Wardle, D.A., 2001. Ecology - biodiversity and ecosystem functioning: current knowledge and future challenges. *Science* 294, 804-808.
- Lovell, R.D., Jarvis, S.C., 1996. Effect of cattle dung on soil microbial biomass C and N in a permanent pasture soil. *Soil Biology and Biochemistry* 28, 291-299.
- Ludwig, F., de Kroon, H., Berendse, F., Prins, H., 2004. The influence of savanna trees on nutrient, water and light availability and the understorey vegetation. *Plant Ecology* 170, 93-105.
- Ludwig, F., de Kroon, H., Prins, H.H.T., 2008. Impacts of savanna trees on forage quality for a large African herbivore. *Oecologia* 155, 487-496.
- Ludwig, J.A., Wiens, J.A., Tongway, D.J., 2000. A scaling rule for landscape patches and how it applies to conserving soil resources in savannas. *Ecosystems* 3, 84-97.
- Luebert, F., Pliscoff, P., 2006. Sinopsis bioclimática y vegetacional de Chile. Editorial Universitaria, Santiago de Chile.
- Lyuri, D., 2008. Agriculture. En: *Encyclopedia of Ecology*, eds. J. Editors-in-Chief: Sven Erik, F. Brian, pp. 76-84. Academic Press, Oxford.
- Magurran, A.E., 1988. *Ecological diversity and its measurement*. Princeton University Press, Princeton.
- Mahesh, S., McNaughton, S.J., 1999. Determinants of biodiversity regulate compositional stability of communities. *Nature* 401, 691.

- Malo, J.E., Suárez, F., 1995. Herbivorous mammals as seed dispersers in a Mediterranean dehesa. *Oecologia* 104, 246-255.
- Manning, A.D., Fischer, J., Lindenmayer, D.B., 2006. Scattered trees are keystone structures - Implications for conservation. *Biological Conservation* 132, 311-321.
- Marchand, P., Houle, G., 2006. Spatial patterns of plant species richness along a forest edge: What are their determinants? *Forest Ecology and Management* 223, 113-124.
- Margalef, R., 1963. On certain unifying principles in ecology. *The American Naturalist* 97, 357-374.
- Margalef, R., 1974. *Ecología*. Omega, Barcelona, España.
- Markgraf, V., Anderson, L., 1994. Fire history of Patagonia: climate versus human cause. *Revista do Instituto Geológico* 15, 35-47.
- Markgraf, V., Whitlock, C., Haberle, S., 2007. Vegetation and fire history during the last 18,000 cal yr B.P., in Southern Patagonia: Mallín Pollux, Coyhaique, Province Aisén (45°41'30" S, 71°50'30" W, 640 m elevation). *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 254, 492-507.
- Marriott, C.A., Hood, K., Fisher, J.M., Pakeman, R.J., 2009. Long-term impacts of extensive grazing and abandonment on the species composition, richness, diversity and productivity of agricultural grassland. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 134, 190-200.
- Martínez Pastur, G., Cellini, J.M., Peri, P.L., Vukasovic, R.F., Fernández, M.C., 2000. Timber production of *Nothofagus pumilio* forests by a shelterwood system in Tierra del Fuego (Argentina). *Forest Ecology and Management* 134, 153-162.
- Martinić, M., 2004. De la Trapananda al Áysen: Una mirada reflexiva sobre el acontecer de la Región de Aysén desde la prehistoria hasta nuestros días. Pehuén Editores, Santiago.
- Mascareño, A., 1987. Evaluación de ensayos de semillación y regeneración de Lengua (*Nothofagus pumilio* (Poepp. et Endl.) Krasser) bajo diferentes tratamientos a la cama de semillas en la reserva forestal Trapananda, Coyhaique, XI Región. Tesis. Universidad Austral de Chile, Valdivia, Chile.
- Matlack, G.R., 1993. Microenvironment variation within and among forest edge sites in the eastern United States. *Biological Conservation* 66, 185-194.
- Matlack, G.R., 1994. Vegetation dynamics of the forest edge -- trends in space and successional time. *Journal of Ecology* 82, 113-123.
- Matlack, G.R., 2009. Long-term changes in soils of second-growth forest following abandonment from agriculture. *Journal of Biogeography* 36, 2066-2075.
- Matthei, O., 1986. El género *Bromus* L. (*Poaceae*) en Chile. *Gayana Botánica* 43, 47-110.
- McClaran, M.P., Bartolome, J.W., 1989. Effect of *Quercus douglasii* (*Fagaceae*) on herbaceous understory along a rainfall gradient. *Madroño* 36, 141-153.
- McGregor, B.A., Brown, A.J., 2010. Soil nutrient accumulation in alpaca latrine sites. *Small Ruminant Research* 94, 17-24.
- McIntyre, S., Lavorel, S., 2007. A conceptual model of land use effects on the structure and function of herbaceous vegetation. *Agriculture Ecosystems and Environment* 119, 11-21.
- McIntyre, S., Lavorel, S., Landsberg, J., Forbes, T.D.A., 1999. Disturbance response in vegetation - towards a global perspective on functional traits. *Journal of Vegetation Science* 10, 621-630.
- McNaughton, S.J., 1968. Structure and function in California grasslands. *Ecology* 49, 962-972.
- McNaughton, S.J., 1979. Grazing as an optimization process: grass-ungulate relationships in the Serengeti. *The American Naturalist* 113, 691-703.
- McNaughton, S.J., 1985. Ecology of a grazing ecosystem: the Serengeti. *Ecological Monographs* 55, 259-294.
- McNaughton, S.J., 1988. Mineral nutrition and spatial concentrations of african ungulates. *Nature* 334, 343-345.

- McNaughton, S.J., 1990. Mineral nutrition and seasonal movements of african migratory ungulates. *Nature* 345, 613-615.
- McNaughton, S.J., Oesterheld, M., Frank, D.A., Williams, K.J., 1989. Ecosystem-level patterns of primary productivity and herbivory in terrestrial habitats. *Nature* 341, 142-144.
- McNaughton, S.J., Milchunas, D.G., Frank, D.A., 1996. How can net primary productivity be measured in grazing ecosystems? *Ecology* 77, 974-977.
- McNaughton, S.J., Oesterheld, M., Frank, D.A., Williams, K.J., 1989. Ecosystem-level patterns of primary productivity and herbivory in terrestrial habitats. *Nature* 341, 142-144.
- McPherson, G.R., 1997. Ecology and management of North American savannas. University of Arizona Press, Tucson, USA.
- Meiners, S.J., Pickett, S.T.A., 1999. Changes in community and population responses across a forest-field gradient. *Ecography* 22, 261-267.
- Mena, F.L., 1991. Cazadores recolectores en el área Patagónica y tierras bajas aledañas (Holoceno media y tardío). *Revista de Arqueología Americana* 4, 131-163.
- Milchunas, D.G., Lauenroth, W.K., 1993. Quantitative effects of grazing on vegetation and soils over a global range of environments. *Ecological Monographs* 63, 327-366.
- Milchunas, D.G., Sala, O.E., Lauenroth, W.K., 1988. A generalized-model of the effects of grazing by large herbivores on grassland community structure. *The American Naturalist* 132, 87-106.
- Moles, A.T., Westoby, M., 2004. Seedling survival and seed size: a synthesis of the literature. *Journal of Ecology* 92, 372-383.
- Moles, A.T., Warton, D.I., Warman, L., Swenson, N.G., Laffan, S.W., Zanne, A.E., Pitman, A., Hemmings, F.A., Leishman, M.R., 2009. Global patterns in plant height. *Journal of Ecology* 97, 923-932.
- Monk, C.D., Gabrielson, F.C., 1985. Effects of shade, litter and root competition on old-field vegetation in South-Carolina. *Bulletin of the Torrey Botanical Club* 112, 383-392.
- Montalvo, J., 1992. Estructura y función de pastizales mediterráneos. Tesis doctoral. Departamento Interuniversitario de Ecología. Universidad Complutense de Madrid, Madrid.
- Montalvo, J., de Miguel, J.M., Schmitz, M.F., García-Criado, B., Pineda, F.D., 1988. Calidad de la hierba y sucesión secundaria en un pastizal mediterráneo. *Monogr. Inst. Pirenaico de Ecología (España)* 4, 837-845.
- Montalvo, J., Casado, M.A., Levassor, C., Pineda, F.D., 1991. Adaptation of ecological-systems - compositional patterns of species and morphological and functional traits. *Journal of Vegetation Science* 2, 655-666.
- Montalvo, J., Casado, M.A., Levassor, C., Pineda, F.D., 1993. Species-diversity patterns in Mediterranean grasslands. *Journal of Vegetation Science* 4, 213-222.
- Moola, F.M., Vasseur, L., 2008. The maintenance of understory residual flora with even-aged forest management: A review of temperate forests in northeastern North America. *Environmental Reviews* 16, 141-155.
- Moore, D.M., Goodall, R.N., 1977. La flora adventicia de Tierra del Fuego. *Anales del Instituto de la Patagonia* 8, 263-274.
- Mordelet, P., Abbadie, L., Menaut, J.C., 1993. Effects of tree clumps on soil characteristics in a humid savanna of West-Africa (Lamto, Cote-d'Ivoire). *Plant and Soil* 153, 103-111.
- Mordelet, P., Menaut, J.-C., 1995. Influence of trees on above-ground production dynamics of grasses in a humid savanna. *Journal of Vegetation Science* 6, 223-228.
- Moreno, G., 2008. Response of understory forage to multiple tree effects in Iberian dehesas. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 123, 239-244.
- Moreno, G., Pulido, F. J., 2008. The functioning, management and persistence of Dehesas. En: A. Rigueiro-Rodríguez, J. McAdam, and M. R. Mosquera-Losada, editors. *Agroforestry in*

- Europe. Current Status and Future Prospects Advances in Agroforestry. Springer, Netherlands.
- Mosquera-Losada, M.R., McAdam, J., Rigueiro-Rodríguez, A., 2005. Silvopastoralism and Sustainable Land Management. CABI Publishing, UK.
- Mosquera-Losada, M.R., Fernández-Núñez, E., Rigueiro-Rodríguez, A., 2006. Pasture, tree and soil evolution in silvopastoral systems of Atlantic Europe. *Forest Ecology and Management* 232, 135-145.
- Muñoz, C., Zagal, E., Ovalle, C., 2006. Influence of trees on soil organic matter in Mediterranean agroforestry systems: an example from the 'Espinal' of central Chile. *European Journal of Soil Science* 1-8.
- Murcia, C., 1995. Edge effects in fragmented forests - implications for conservation. *Trends in Ecology & Evolution* 10, 58-62.
- Naeem, S., Li, S., 1997. Biodiversity enhances ecosystem reliability. *Nature* 390, 507-509.
- Nair, P.K.R., 1984. Soil productivity aspects of agroforestry. ICRAF, Nairobi, Kenya.
- Nair, P.K.R., 1993. An Introduction To Agroforestry. Kluwer Academic Publisher, Dordrecht.
- Nair, V.D., Nair, P.K.R., Kalmbacher, R.S., Ezenwa, I.V., 2007. Reducing nutrient loss from farms through silvopastoral practices in coarse-textured soils of Florida, USA. *Ecological Engineering* 29, 192-199.
- Naveh, Z., Whittaker, R.H., 1979. Structural and floristic diversity of shrublands and woodlands in Northern Israel and other Mediterranean areas. *Vegetatio* 41, 171-190.
- Neel, J.P.S., Feldhake, C.M., Belesky, D.P., 2008. Influence of solar radiation on the productivity and nutritive value of herbage of cool-season species of an understory sward in a mature conifer woodland. *Grass and Forage Science* 63, 38-47.
- Niinemets, Ü., Fleck, S., 2002. Petiole mechanics, leaf inclination, morphology, and investment in support in relation to light availability in the canopy of *Liriodendron tulipifera*. *Oecologia* 132, 21-33.
- Noy-Meir, I., Gutman, M., Kaplan, Y., 1989. Responses of Mediterranean Grassland Plants to Grazing and Protection. *Journal of Ecology* 77, 290-310.
- Oberdorfer, E., 1960. Pflanzensoziologische Studien in Chile. *Flora et Vegetatio Mundi* 2. Cramer, Weinheim.
- Obeso, J.R., 2002. The costs of reproduction in plants. *New Phytologist* 155, 321-348.
- Odum, E.P., 1969. The Strategy of Ecosystem Development. *Science* 164, 262-270.
- Oosterheld, M., Sala, O.E., McNaughton, S.J., 1992. Effect of animal husbandry on herbivore-carrying capacity at a regional scale. *Nature* 356, 234-236.
- Olea, L., San Miguel-Ayanz, A., 2006. The Spanish dehesa. A traditional Mediterranean silvopastoral system linking production and natural conservation. *Grassland Science in Europe* 11, 3-26.
- Olff, H., Ritchie, M.E., 1998. Effects of herbivores on grassland plant diversity. *Trends in Ecology & Evolution* 13, 261-265.
- Olff, H., Ritchie, M.E., Prins, H.H., 2002. Global environmental controls of diversity in large herbivores. *Nature* 415, 901-904.
- Ong, C.K., Corlett, J.E., Singh, R.P., Black, C.R., 1991. Above and below ground interactions in agroforestry systems. *Forest Ecology and Management* 45, 45-57.
- Ong, C., Leakey, R., 1999. Why tree-crop interactions in agroforestry appear at odds with tree-grass interactions in tropical savannahs. *Agroforestry Systems* 45, 109-129.
- Oosterhoorn, M., Kappelle, M., 2000. Vegetation structure and composition along an interior-edge-exterior gradient in a Costa Rican montane cloud forest. *Forest Ecology and Management* 126, 291-307.

- Ormazabal, C., Benoit, I., 1987. El estado de conservación del género *Nothofagus* en Chile. *Bosque* 8, 109-120.
- Ortega, H., Brüning, A., 2004. Aisén. Panorama histórico y cultural de la XI Región. Ediciones LOM, Chile. Disponible en <http://www.aisenpanorama.cl/libro.htm> (18/04/2012)
- Osem, Y., Perevolotsky, A., Kigel, J., 2002. Grazing effect on diversity of annual plant communities in a semi-arid rangeland: interactions with small-scale spatial and temporal variation in primary productivity. *Journal of Ecology* 90, 936-946.
- Otero, L., 2006. La huella del fuego. Historia de los bosques nativos, poblamiento y cambios en el paisaje del sur de Chile. Pehuén Editores, Chile.
- Ovalle, C., Aronson, J., del Pozo, A., Avendaño, J., 1990. The Espinal-agroforestry systems of the Mediterranean-type climate region of Chile - State-of-the-art and prospects for improvement. *Agroforestry Systems* 10, 213-239.
- Ovalle, C., del Pozo, A., Casado, M.A., Acosta, B., de Miguel, J.M., 2006. Consequences of landscape heterogeneity on grassland diversity and productivity in the espinal-agroforestry system of central Chile. *Landscape Ecology* 21, 585-594.
- Pacala, S.W., Crawley, M.J., 1992. Herbivores and plant diversity. *The American Naturalist* 140, 243-260.
- Pakeman, R. J., 2011. Biodiversity and Farming. A summary of research outputs from the Scottish Government's "Environment – Land Use and Rural Stewardship" research programme. Macaulay Land Use Research Institute, Aberdeen.
- Palma, J., Graves, A.R., Burgess, P.J., van der Werf, W., Herzog, F., 2007. Integrating environmental and economic performance to assess modern silvoarable agroforestry in Europe. *Ecological Economics* 63, 759-767.
- Paruelo, J.M., 1998. The climate of Patagonia: general patterns and controls on biotic processes. *Ecología Austral* 8, 85-101.
- Pastur, G., Peri, P., Fernández, M., Staffieri, G., Lencinas, M., 2002. Changes in understory species diversity during the *Nothofagus pumilio* forest management cycle. *Journal of Forest Research* 7, 165-174.
- Pastur, G., Andrieu, E., Iverson, L., Peri, P., 2012. Agroforestry landscapes and global change: landscape ecology tools for management and conservation. *Agroforestry Systems* 85, 315-318.
- Pauchard, A., Alaback, P.B., 2004. Influence of elevation, land use, and landscape context on patterns of alien plant invasions along roadsides in protected areas of south-central Chile. *Conservation Biology* 18, 238-248.
- Pearce, D. and D. Moran. 1994. *The Economic Value of Biodiversity*. Earthscan Publications LTD., London.
- Peco, B., Sánchez, A.M., Azcárate, F.M., 2006. Abandonment in grazing systems: Consequences for vegetation and soil. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 113, 284-294.
- Peña, D., 2002. *Regresión y diseño de experimentos*. Alianza Editorial, S.A.
- Pérez-Corona, E., García-Criado, B., Vázquez de Aldana, B.R., García-Ciudad, A., 1994. Effect of topographic and temporal (maturity) gradients on the nutritive quality of semiarid herbaceous communities. *Communications in Soil Science and Plant Analysis* 25, 2047-2061.
- Pérez-Corona, E., García-Ciudad, A., García-Criado, B., Vázquez de Aldana, B.R., 1995. Patterns of aboveground herbage production and nutritional quality structure on semiarid grasslands. *Communications in Soil Science and Plant Analysis* 26, 1323-1341.
- Perez-Harguindeguy, N., Diaz, S., Vendramini, F., Cornelissen, J.H.C., Gurvich, D.E., Cabido, M., 2003. Leaf traits and herbivore selection in the field and in cafeteria experiments. *Austral Ecology* 28, 642-650.

- Perfecto, I., Vandermeer, J., 2010. The agroecological matrix as alternative to the land-sparing/agriculture intensification model. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 107, 5786-5791.
- Peri, P.L., 2008. Respuesta de ovinos a pastizales creciendo en diferentes cobertura de copas en sistemas silvopastoriles de ñire (*Nothofagus antarctica*) en Patagonia Sur, Argentina. *Zootecnia Tropical* 26, 363-366.
- Peri, P.L., 2009. Evaluación de pastizales en bosques de *Nothofagus antarctica*-Método Ñirantal Sur, 1er Congreso Nacional de Sistemas Silvopastoriles. INTA, Posadas, Misiones, Argentina, pp. 335-342.
- Peri, P.L., Bloomberg, M., 2002. Windbreaks in southern Patagonia, Argentina: A review of research on growth models, windspeed reduction, and effects on crops. *Agroforestry Systems* 56, 129-144.
- Peri, P.L., Moot, D.J., McNeil, D.L., 2003. An integrated model for predicting maximum net photosynthetic rate of cocksfoot (*Dactylis glomerata*) leaves in silvopastoral systems. *Agroforestry Systems* 58, 173-183.
- Peri, P.L., McNeil, D.L., Moot, D.J., Varella, A.C., Lucas, R.J., 2002. Net photosynthetic rate of cocksfoot leaves under continuous and fluctuating shade conditions in the field. *Grass and Forage Science* 57, 157-170.
- Peri, P.L., Lucas, R.J., Moot, D.J., 2005. Dry matter production and nutritive value of cocksfoot (*Dactylis glomerata*) grown under different light regimes. En: *Silvopastoral and Sustainable Land Management*, ed. C. Publishing, pp. 172-173, UK.
- Peri, P.L., Gargaglione, V., Martínez Pastur, G., 2006a. Dynamics of above- and below-ground biomass and nutrient accumulation in an age sequence of *Nothofagus antarctica* forest of Southern Patagonia. *Forest Ecology and Management* 233, 85-99.
- Peri, P.L., Moot, D., McNeil, D., 2006b. Validation of a canopy photosynthesis model for cocksfoot pastures grown under different light regimes. *Agroforestry Systems* 67, 259-272.
- Peri, P.L., Lucas, R., Moot, D., 2007. Dry matter production, morphology and nutritive value of *Dactylis glomerata* growing under different light regimes. *Agroforestry Systems* 70, 63-79.
- Peri, P.L., Gargaglione, V., Pastur, G.M., 2008. Above- and belowground nutrients storage and biomass accumulation in marginal *Nothofagus antarctica* forests in Southern Patagonia. *Forest Ecology and Management* 255, 2502-2511.
- Pickett, S.T.A., Cadenasso, M.L., 1995. Landscape ecology: Spatial heterogeneity in ecological systems. *Science* 269, 331-334.
- Pickett, S.T.A., Collins, S.L., Armesto, J.J., 1987. Models, mechanisms and pathways of succession. *Botanical Review* 53, 335-371.
- Pielou, E. C. 1969. *An Introduction to Mathematical Ecology*. Wiley-Interscience, New York.
- Pielou, E. C. 1975. *Ecological Diversity*. Wiley Interscience, London.
- Pieper, R.D., 1990. Overstory-understory relations in pinyon-juniper woodlands in New Mexico. *Journal of Range Management* 43, 413-415.
- Pineda, F.D., Montalvo, J., 1995. Dehesa systems in the Western Mediterranean. Biological diversity and traditional land use systems. In *Conserving Biodiversity Outside Protected Areas*, eds. P. Halladay, D.A. Gilmour, pp. 107-122. IUCN, Forest Conservation Programme.
- Pineda, F.D., Nicolas, J.P., Pou, A., Galiano, E.F., 1981a. Ecological succession in oligotrophic pastures of central Spain. *Vegetatio* 44, 165-176.
- Pineda, F.D., Nicolas, J.P., Ruiz, M.E., Peco, B., Bernáldez, F.G., 1981b. Succession, diversité et amplitude de niche dans les pâturages du centre de la péninsule ibérique. *Vegetatio* 47, 267-277.
- Pineda, F.D., de Pablo, C.L., Casado, M.A., de Miguel, J.M., 1988. Ecological structures recognized by means of entropy analysis - assessment of differences between entropy values. *Journal of Theoretical Biology* 135, 283-293.

- Pineda, F.D., Casado, M.A., de Miguel, J.M., y Montalvo, J., 2002. La diversidad biológica de España. In: Pineda, F.D., Casado, M.A., de Miguel, J.M., Montalvo, J. (Eds.), La diversidad biológica de España. Pearson Educación, Madrid.
- Pinheiro, J.C., Bates D. M., 2000. Mixed-Effects Models in S and S-PLUS. Statistics and Computing Series, Springer-Verlag, New York, USA.
- Pinto-Correia, T., Ribeiro, N., Sá-Sousa, P., 2011. Introducing the *montado*, the cork and holm oak agroforestry system of Southern Portugal. *Agroforestry Systems* 82, 99-104.
- Poorter, H., Niinemets, U., Poorter, L., Wright, I.J., Villar, R., 2009. Causes and consequences of variation in leaf mass per area (LMA): a meta-analysis. *New Phytologist* 182, 565-588.
- Proulx, M., Mazumder, A., 1998. Reversal of grazing impact on plant species richness in nutrient-poor vs. nutrient-rich ecosystems. *Ecology* 79, 2581-2592.
- Pucheta, E., Cabido, M., Diaz, S., Funes, G., 1998. Floristic composition, biomass, and aboveground net plant production in grazed and protected sites in a mountain grassland of central Argentina. *Acta Oecologica-International Journal of Ecology* 19, 97-105.
- Purvis, A., Hector, A., 2000. Getting the measure of biodiversity. *Nature* 405, 212-219.
- Pykälä, J., 2005. Plant species responses to cattle grazing in mesic semi-natural grassland. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 108, 109-117.
- Quintanilla, V., 2008. Estado de recuperación del bosque nativo en una cuenca nordpatagónica de Chile, perturbada por grandes fuegos acaecidos 50 años atrás (44°-45° S). *Revista de Geografía Norte Grande* 39, 73-92.
- Quinteros, C., López Bernal, P., Gobbi, M., Bava, J., 2012. Distance to flood meadows as a predictor of use of *Nothofagus pumilio* forest by livestock and resulting impact, in Patagonia, Argentina. *Agroforestry Systems* 84, 261-272.
- Ramírez, A., Reyes, R., 2000. Propuesta para el desarrollo de un código forestal, Agrupación de Ingenieros Forestales por el Bosque Nativo (AIFBN). Disponible en http://www.bosquenativo.cl/descargas/documentos_AIFBN/Codigo_forestal_AIFBN.pdf (21/05/2012)
- Raudenbush, S.W., Bryk, A.S., 2002. Hierarchical linear models: applications and data analysis methods. In: S. Publications (Ed.), Thousand Oaks.
- Reich, P.B., Walters, M.B., Ellsworth, D.S., 1997. From tropics to tundra: Global convergence in plant functioning. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 94, 13730-13734.
- Reich, P.B., Peterson, D.W., Wedin, D.A., Wrage, K., 2001. Fire and vegetation effects on productivity and nitrogen cycling across a forest-grassland continuum. *Ecology* 82, 1703-1719.
- Reid, W. V. 2005. *Ecosystem & human well-being: synthesis*. Island Press, Washington, DC.
- Reis, G., Lana, Â., Maurício, R., Lana, R., Machado, R., Borges, I., Neto, T., 2010. Influence of trees on soil nutrient pools in a silvopastoral system in the Brazilian Savannah. *Plant and Soil* 329, 185-193.
- Relva, M. A., Veblen, T. T., 1998. Impacts of introduced large herbivores on *Austrocedrus chilensis* forests in northern Patagonia, Argentina. *Forest Ecology and Management* 108, 27-40.
- Relva, M., Nuñez, M., Simberloff, D., 2010. Introduced deer reduce native plant cover and facilitate invasion of non-native tree species: evidence for invasional meltdown. *Biological Invasions* 12, 303-311.
- Reyes, O., Méndez, C., Velásquez, H., Trejo, V., 2006. Distribuciones espaciales y contextos arqueológicos de cazadores recolectores esteparios en Alto río Cisnes (XI Región de Aisén). *Magallania (Punta Arenas)* 34, 75-90.
- Rhoades, C.C., 1996. Single-tree influences on soil properties in agroforestry: Lessons from natural forest and savanna ecosystems. *Agroforestry Systems* 35, 71-94.

- Riedel, S. M., H. E. Epstein. 2005. Edge effects on vegetation and soils in a Virginia old-field. *Plant and Soil* 270:13-22.
- Ries, L., Sisk, T.D., 2004. A predictive model of edge effects. *Ecology* 85, 2917-2926.
- Ries, L., Fletcher, R.J., Battin, J., Sisk, T.D., 2004. Ecological responses to habitat edges: mechanisms, models, and variability explained. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 35, 491-522.
- Ries, L.P., Shugart, H.H., 2008. Nutrient limitations on understory grass productivity and carbon assimilation in an African woodland savanna. *Journal of Arid Environments* 72, 1423-1430.
- Rigueiro-Rodríguez, A., McAdam, J., Mosquera-Losada, M.R., 2008. *Agroforestry in Europe: current status and future prospects*, Advances in Agroforestry. Springer, Dordrecht, London.
- Ritz, K., McNicol, W., Nunan, N., Grayston, S., Millard, P., Atkinson, D., Gollotte, A., Habeshaw, D., Boag, B., Clegg, C.D., Griffiths, B.S., Wheatley, R.E., Glover, L.A., McCaig, A.E., Prosser, J.I., 2004. Spatial structure in soil chemical and microbiological properties in an upland grassland. *Fems Microbiology Ecology* 49, 191-205.
- Roberts, M.R., Gilliam, F.S., 1995. Patterns and Mechanisms of Plant Diversity in Forested Ecosystems: Implications for Forest Management. *Ecological Applications* 5, 969-977.
- Robson, J.P., Berkes, F., 2011. Exploring some of the myths of land use change: Can rural to urban migration drive declines in biodiversity? *Global Environmental Change* 21, 844-854.
- Rockström, J., Steffen, W., Noone, K., Persson, A., Chapin, F.S., Lambin, E.F., Lenton, T.M., Scheffer, M., Folke, C., Schellnhuber, H.J., Nykvist, B., de Wit, C.A., Hughes, T., van der Leeuw, S., Rodhe, H., Sorlin, S., Snyder, P.K., Costanza, R., Svedin, U., Falkenmark, M., Karlberg, L., Corell, R.W., Fabry, V.J., Hansen, J., Walker, B., Liverman, D., Richardson, K., Crutzen, P., Foley, J.A., 2009. A safe operating space for humanity. *Nature* 461, 472-475.
- Rodríguez, R., Marticorena, A., Teneb, E., 2008. Vascular plants of Baker and Pascua rivers, region of Aisen, Chile. *Gayana Botánica* 65, 39-70.
- Sadzawka, A., Carrasco, M.A., Grez, R., Mora, M.d.I.L., Flores, H., Neaman, A., 2006. Métodos de análisis recomendados para los suelos de Chile. Santiago, Chile.
- Sala, O.E., Parton, W.J., Joyce, L.A., Lauenroth, W.K., 1988. Primary production of the central grassland region of the United States. *Ecology* 69, 40-45.
- Sala, O.E., Lauenroth, W.K., Parton, W.J., 1992. Long-term soil-water dynamics in the shortgrass steppe. *Ecology* 73, 1175-1181.
- Sala, O.E., Jackson, R.B., Mooney, H.A., Howarth, R.W., 2000. *Methods in ecosystem science*. Springer.
- Samarakoon, S.P., Wilson, J.R., Shelton, H.M., 1990. Growth, morphology, and nutritive quality of shaded *Stenotaphrum secundatum*, *Axonopus compressus*, and *Pennisetum clandestinum*. *Journal of Agricultural Science, Cambridge* 114, 161-169.
- San Miguel, A., 1994. *La dehesa española. Origen, tipología, características y gestión*. Fundación Conde del Valle de Salazar, Madrid.
- Sanchez, P., 1995. Science in agroforestry. *Agroforestry Systems* 30, 5-55.
- Sánchez-Jardón, L., Acosta, B., del Pozo, A., Casado, M.A., Ovalle, C., Elizalde, H.F., Hepp, C., de Miguel, J.M., 2010a. Grassland productivity and diversity on a tree cover gradient in *Nothofagus pumilio* in NW Patagonia. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 137, 213-218.
- Sánchez-Jardón, L., Acosta, B., Elizalde, H.F., del Pozo, A., Casado, M.A., Ovalle, C., Hepp, C., de Miguel, J.M., 2010b. Floristic composition and herbage quality changes with tree cover in NW Patagonia, Chile. *Grassland Science in Europe* 15, 554-556.
- Sankaran, M., Ratnam, J., Hanan, N.P., 2004. Tree-grass coexistence in savannas revisited - insights from an examination of assumptions and mechanisms invoked in existing models. *Ecology Letters* 7, 480-490.
- Sankaran, M., Hanan, N.P., Scholes, R.J., Ratnam, J., Augustine, D.J., Cade, B.S., Gignoux, J., Higgins, S.I., Le Roux, X., Ludwig, F., Ardo, J., Banyikwa, F., Bronn, A., Bucini, G., Caylor,

- K.K., Coughenour, M.B., Diouf, A., Ekaya, W., Feral, C.J., February, E.C., Frost, P.G.H., Hiernaux, P., Hrabar, H., Metzger, K.L., Prins, H.H.T., Ringrose, S., Sea, W., Tews, J., Worden, J., Zambatis, N., 2005. Determinants of woody cover in African savannas. *Nature* 438, 846-849.
- Saunders, D.A., Hobbs, R.J., Margules, C.R., 1991. Biological consequences of ecosystem fragmentation - a review. *Conservation Biology* 5, 18-32.
- Schlesinger, W.H., Reynolds, J.F., Cunningham, G.L., Huenneke, L.F., Jarrell, W.M., Virginia, R.A., Whitford, W.G., 1990. Biological feedbacks in global desertification. *Science* 247, 1043-1048.
- Schlesinger, W.H., 1991. *Biogeochemistry. An analysis of global change.* Elsevier Science, USA.
- Schmidt, H., Olivares, A., Silva, C., Fuentes, J.P., Schmidt, A., 2009. Mejoramiento de la producción ganadera a través del manejo silvopastoril en los bosques de ñirre en Magallanes, Chile. 1er Congreso Nacional de Sistemas Silvopastoriles. INTA, Posadas, Misiones, Argentina, pp. 251-258.
- Schnabel, S., Ferreira, A. (Eds.), 2004. Sustainability of Agroecological systems - Dehesas, Montados -. *Advances in Geoecology*, 37. Catena Verlag, Reiskirchen, Germany.
- Schnyder, H., Locher, F., Auerswald, K., 2010. Nutrient redistribution by grazing cattle drives patterns of topsoil N and P stocks in a low-input pasture ecosystem. *Nutrient Cycling in Agroecosystems* 88, 183-195.
- Scholes, R.J., Archer, S.R., 1997. Tree-grass interactions in savannas. *Annual Review of Ecology and Systematics* 28, 517-544.
- Schulze, E.D., Mooney, H.A., Sala, O.E., Jobbagy, E., Buchmann, N., Bauer, G., Canadell, J., Jackson, R.B., Loreti, J., Oesterheld, M., Ehleringer, J.R., 1996. Rooting depth, water availability, and vegetation cover along an aridity gradient in Patagonia. *Oecologia* 108, 503-511.
- Sibbald, A.R., Griffiths, J.H., Elston, D.A., 1991. The effects of the presence of widely spaced conifers on under-storey herbage production in the U.K. *Forest Ecology and Management* 45, 71-77.
- Sibbald, A.R., 1999. Silvopastoral agroforestry: soil-plant-animal interactions in the establishment phase. *Grassland Science in Europe* 4, 135-145.
- Silva, A., Charlin, R., Dollenz, O., 2008. Catálogo preliminar de la flora vascular del valle del río Témpano, Magallanes, Chile. *Anales Instituto Patagonia (Chile)* 36, 69-78.
- Silva, F., Ahumada, M., Cerda, J., 1999. Guías de condición para los pastizales de la ecoregión templada intermedia de Aysén. Ministerio de Agricultura, Servicio Agrícola y Ganadero SAG. 130 p.
- Sjögersten, S., Kuijper, D., van der Wal, R., Loonen, M., Huijckes, A., Woodin, S., 2010. Nitrogen transfer between herbivores and their forage species. *Polar Biology* 33, 1195-1203.
- Smit, H.J., Tamminga, S., Elgersma, A., 2006. Dairy cattle grazing preference among six cultivars of perennial ryegrass. *Agronomy Journal* 98, 1213-1220.
- Smith, T., Huston, M., 1989. A theory of the spatial and temporal dynamics of plant communities. *Plant Ecology* 83, 49-69.
- Snyman, H. A., 2009. Root studies on grass species in a semi-arid South Africa along a soil-water gradient. *Agriculture Ecosystems and Environment* 131, 247-254.
- Sokal, R., Rohlf, F.J., 1969. *Biometry.* Freeman and Company, New York, New York, USA.
- Sotomayor, A., Moya, I., 2007. Modelos agroforestales para un desarrollo sustentable de la agricultura familiar campesina. INFOR-INDAP, Coyhaique, Chile.
- Sotomayor, A., E. García, M. González, A. Lucero, V. Vargas, A. Villarroel, L. Barrales, H. Soto, and I. Moya. 2008. Modelos Agroforestales. Sistema productivo integrado para una Agricultura Sustentable. INFOR - INDAP. Disponible en http://www.agroforesteria.cl/agroforesteria/publicaciones/doc_details/15-modelos-

agroforestales-sistema-productivo-integrado-para-una-agricultura-sustentable.html
(25/04/2012)

- Staelens, J., De Schrijver, A., Verheyen, K., Verhoest, N.E.C., 2006. Spatial variability and temporal stability of throughfall water under a dominant beech (*Fagus sylvatica* L.) tree in relationship to canopy cover. *Journal of Hydrology* 330, 651-662.
- Sterling, A., Peco, B., Casado, M.A., Galiano, E.F., Pineda, F.D., 1984. Influence of microtopography on floristic variation in the ecological succession in grassland. *Oikos* 42, 334-342.
- Stevens, G.C., 1989. The latitudinal gradient in geographical range: How so many species coexist in the Tropics. *The American Naturalist* 133, 240-256.
- Stewart, G.H., Burrows, L.E., 1994. Coarse woody debris in old-growth temperate beech (*Nothofagus*) forests of New Zealand. *Canadian Journal of Forest Research* 24, 1989-1996.
- Stoutjesdijk, P., J. J. Barkman., 1992. Microclimate, vegetation and fauna. *Opulus*, Sweden
- Strayer, D.L., Power, M.E., Fagan, W.F., Pickett, S.T.A., Belnap, J., 2003. A classification of ecological boundaries. *BioScience* 53, 723-729.
- Terradas, J., 2001. *Ecología de la vegetación*. Omega, Barcelona, España.
- Thomas, T.A., 1977. An automated procedure for the determination of soluble carbohydrates in herbage. *Journal of the Science of Food and Agriculture* 28, 639-642.
- Tilman, D., Wedin, D., Knops, J., 1996. Productivity and sustainability influenced by biodiversity in grassland ecosystems. *Nature* 379, 718-720.
- Tilman, D., Fargione, J., Wolff, B., D'Antonio, C., Dobson, A., Howarth, R., Schindler, D., Schlesinger, W.H., Simberloff, D., Swackhamer, D., 2001. Forecasting agriculturally driven global environmental change. *Science* 292, 281-284.
- Treydte, A.C., Heitkönig, I.M.A., Prins, H.H.T., Ludwig, F., 2007. Trees improve grass quality for herbivores in African savannas. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 8, 197-205.
- Treydte, A.C., Loomgh van Beeck, F.A., Ludwig, F., Heitkönig, I.M.A., 2008. Improved quality of beneath-canopy grass in South African savannas: local and seasonal variation. *Journal of Vegetation Science* 19, 663-670.
- Treydte, A.C., Riginos, C., Jeltsch, F., 2010. Enhanced use of beneath-canopy vegetation by grazing ungulates in African savannas. *Journal of Arid Environments* 74, 1597-1603.
- Tscharntke, T., Klein, A.M., Kruess, A., Steffan-Dewenter, I., Thies, C., 2005. Landscape perspectives on agricultural intensification and biodiversity - ecosystem service management. *Ecology Letters* 8, 857-874.
- Valladares, F., Pugnaire, F.I., 1999. Tradeoffs between irradiance capture and avoidance in semi-arid environments assessed with a crown architecture model. *Annals of Botany* 83, 459.
- Van der Maarel, E., Sykes, M.T., 1993. Small-scale plant species turnover in a limestone grassland: the carousel model and some comments on the niche concept. *Journal of Vegetation Science* 4, 179-188.
- Van Soest, P.J., 1963. Use of detergents in the analysis of fibrous feeds. II. A rapid method for determination of fiber and lignin. *Journal of the Association Official of Analytical Chemists* 46, 829-835.
- Van Soest, P.J., 1965. Symposium on factors influencing the voluntary intake of herbage by ruminants: Voluntary intake in relation to chemical composition and digestibility. *J. Anim. Sci* 24, 834-843.
- Vandermeer, J., 1995. The ecological basis of alternative agriculture. *Annual Review of Ecology and Systematics* 26, 201-224.
- Vandermeer, J., van Noordwijk, M., Anderson, J., Ong, C., Perfecto, I., 1998. Global change and multi-species agroecosystems: concepts and issues. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 67, 1-22.

- Vázquez, D.P., 2002. Multiple effects of introduced mammalian herbivores in a temperate forest. *Biological Invasions* 4, 175-191.
- Vázquez-de-Aldana, B.R., García-Ciudad, A., Pérez-Corona, M.E., García-Criado, B., 2000. Nutritional quality of semi-arid grassland in western Spain over a 10-year period: changes in chemical composition of grasses, legumes and forbs. *Grass and Forage Science* 55, 209-220.
- Veblen, T.T., 1989. Tree regeneration responses to gaps along a transandean gradient. *Ecology* 70, 541-543.
- Veblen, T.T., 2007. Temperate Forests of the Southern Andean Region. In *The Physical Geography of South America*, eds. T.T. Veblen, K.R. Young, A.R. Orme, pp. 217-231. Oxford University Press.
- Veblen, T., Schlegel, F.M., 1982. Reseña ecológica de los bosques del sur de Chile. *Bosque* 4, 73-115.
- Veblen, T.T., Lorenz, D.C., 1988. Recent vegetation changes along the forest/steppe ecotone of Northern Patagonia. *Annals of the Association of American Geographers* 78, 93-111.
- Veblen, T.T., Markgraf, V., 1988. Steppe expansion in Patagonia? *Quaternary Research* 331-338.
- Veblen, T.T., Ashton, D.H., Schlegel, F.M., 1979. Tree regeneration strategies in a lowland *Nothofagus*-dominated forest in south-central Chile. *Journal of Biogeography* 6, 329-340.
- Veblen, T.T., Kitzberger, B., Rebertus, A., 1996. Perturbaciones y dinámica de regeneración en bosques andinos del Sur de Chile y Argentina. In *Ecología de los bosques nativos de Chile*, eds. J.J. Armesto, C. Villagrán, M.K. Arroyo, pp. 169-197. Editorial Universitaria, Santiago de Chile.
- Veblen, T.T., Mermoz, M., Martin, C., Ramilo, E., 1989. Effects of exotic deer on forest regeneration and composition in northern Patagonia. *Journal of Applied Ecology* 26, 711-724.
- Veblen, T. T., T. Kitzberger, R. Villalba, and J. Donnegan. 1999. Fire history in northern Patagonia: The roles of humans and climatic variation. *Ecological Monographs* 69:47-67.
- Veblen, T.T., Kitzberger, T., Villalba, R., Donnegan, J., 1999. Fire history in northern Patagonia: The roles of humans and climatic variation. *Ecological Monographs* 69, 47-67.
- Vetaas, O.R., 1992. Micro-site effects of trees and shrubs in dry savannas. *Journal of Vegetation Science* 3, 337-344.
- Vila, A.R., Borrelli, L., 2011. Cattle in the Patagonian forests: feeding ecology in Los Alerces national reserve. *Forest Ecology and Management* 261, 1306-1314.
- Villagrán, J., Núñez G., A., Hidalgo D., R., 1997. Políticas públicas y ocupación del territorio en la XI Región de Aysén. *Revista de Geografía Norte Grande* 24, 11-18.
- Vitousek, P.M., Howarth, R.W., 1991. Nitrogen limitation on land and in the sea: how can it occur? *Biogeochemistry* 13, 87-115.
- Vitousek, P.M., Mooney, H.A., Lubchenco, J., Melillo, J.M., 1997. Human domination of Earth's ecosystems. *Science* 277, 494-499.
- Walter, H., 1971. *Ecology of tropical and subtropical vegetation*. Oliver & Boyd, Edinburgh, UK.
- Westoby, M., 1998. A leaf-height-seed (LHS) plant ecology strategy scheme. *Plant and Soil* 199, 213-227.
- Westoby, M., Falster, D.S., Moles, A.T., Vesk, P.A., Wright, I.J., 2002. Plant ecological strategies: Some leading dimensions of variation between species. *Annual Review of Ecology and Systematics* 33, 125-159.
- Whigham, D.F., 2004. Ecology of woodland herbs in temperate deciduous forests. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 35, 583-621.
- Whitehead, D. C. 1995. *Grassland nitrogen*. CAB International.
- Wiens, J.A., Crawford, C.S., Gosz, J.R., 1985. Boundary dynamics - a conceptual-framework for studying landscape ecosystems. *Oikos* 45, 421-427.

- Wiens, J.A., Stenseth, N.C., Vanhorne, B., Ims, R.A., 1993. Ecological mechanisms and landscape ecology. *Oikos* 66, 369-380.
- Williams, P. H., Haynes, R. J., 1995. Effect of sheep, deer and cattle dung on herbage production and soil nutrient content. *Grass and Forage Science* 50, 263-271.
- Williams-Linera, G., 1990. Origin and early development of forest edge vegetation in Panama. *Biotropica*. 22, 235-241.
- Xiong, S., Nilsson, C., 1999. The effects of plant litter on vegetation: a meta-analysis. *Journal of Ecology* 87, 984-994.
- Young, A. 1989. *Agroforestry for soil conservation*. CAB International, Wallingford, UK.
- Young, A., Mitchell, N., 1994. Microclimate and vegetation edge effects in a fragmented podocarp-broadleaf forest in New Zealand. *Biological Conservation* 67, 63-72.
- Zinke, P. J. 1962. Pattern of influence of individual forest trees on soil properties. *Ecology* 43, 130-133.
- Zuloaga, F., Morrone, O., Belgrano, M. (Eds.), 2008. *Catálogo de las plantas vasculares del Cono Sur*. Monographs in Systematic Botany from the Missouri Botanical Garden 107, 3486 pp. Disponible en <http://www2.darwin.edu.ar/Proyectos/FloraArgentina/FA.asp> (21/04/2011).

Apéndice



*En la vida no hay soluciones sino fuerzas en marcha;
es preciso crearlas, y las soluciones vienen.*

Antoine de Saint-Exupéry

Apéndice

Caracterización del hábito forestal y tipo de distribución espacial de las herbáceas más frecuentes en la finca INIA *Tamel Aike* durante las dos temporadas de estudio (octubre a abril de 2006-07 y 2007-08). Para cada especie se muestra la información básica y la caracterización del hábito forestal realizada en este trabajo.

- (1) Información básica de la especie basada en referencias bibliográficas¹¹
 - Familia
 - Status nativa o no nativa (Marticorena y Quezada 1985)
- (2) Valores promedio de abundancia en las parcelas en los dos años de estudio (n=300). Se indica también el rango absoluto (valor mínimo y valor máximo).
- (3) Respuesta a la PAR de la cobertura media en la parcela. Los valores promedio de abundancia en los 10 cuadros de 50 x 50cm se relacionaron con los valores promedio de PAR en cada parcela 20x20m en el gradiente de cobertura, en los dos años de estudio (2006-07 línea continua y 2007-08 línea discontinua), indicando la R² de las funciones (lineal o cuadrática) significativas (véase Figura 3 del Capítulo 5). Esta información se complementó con la abundancia diferencial en las parcelas de frontera (véase Tabla 1b del Capítulo 6) y con la respuesta a la posición respecto a la copa del árbol, lo que permitió clasificar las especies en:
 - ‘Exclusivamente forestales’: sólo aparecen en bosques densos o medio densos y siempre bajo las copas de los árboles;
 - ‘Preferentemente forestales’: disminuyen su abundancia al aumentar el valor de PAR y generalmente prefieren el ambiente bajo las copas de los árboles;
 - ‘Indiferentes al ambiente forestal: aparecen en todo el gradiente de PAR;
 - ‘Preferentemente no forestales’: aumentan su abundancia al aumentar el valor de PAR y generalmente prefieren el ambiente lejos de las copas de los árboles;
 - ‘Exclusivamente no forestales’: sólo aparecen en praderas abiertas o con arbolado disperso y siempre lejos de las copas de los árboles.
- (4) Respuesta a la posición respecto a la copa del árbol, bajo y lejos de las copas. Los valores de abundancia promedio de cada facies se compararon mediante una prueba T de Student para datos pareados en las parcelas de cobertura intermedia, es decir, se excluyeron las parcelas en los extremos del gradiente de PAR (bosques densos y praderas abiertas) (n=18). Se indican las diferencias significativas (p<0,05) y marginalmente significativas (p<0,1) (véase Tabla 1a del Capítulo 5).
- (5) Espectro de amplitud de nicho a diferentes escalas de detalle espacial, obtenidas al agrupar los cuadros (n = 150), las facies (n = 24), parcelas (n = 15) y sectores (bajo o alejados de las copas; n = 2), en cada año de estudio (2007: línea continua; 2008: línea discontinua).

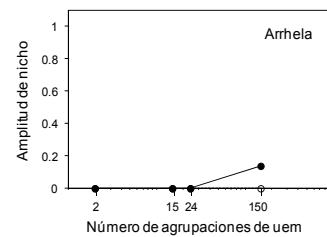
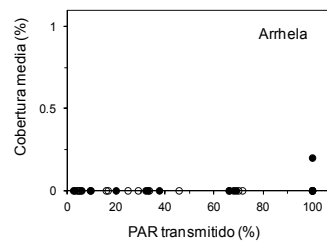
¹¹ **Castroviejo, S. (Ed), 1986-2010.** Flora iberica. Plantas vasculares de la Península Ibérica e Islas Baleares. Vols. I-VIII, X, XII-XV, XVII-XVIII, XXI. Real Jardín Botánico, C.S.I.C., Madrid. **Gay, C. (1845-1854)** Historia física y política de Chile según documentos adquiridos en esta república durante doce años de residencia en ella y publicada bajo los auspicios del Supremo Gobierno. Botánica (Flora chilena). Santiago, Chile. **Marticorena, C. y Quezada, M. (1985)** Catálogo de la flora vascular de Chile. Gayana Botanica 42, 1-157. **Reiche, K. (1896-1911)** Flora de Chile. Santiago, Chile. **Tutin, T.G., V. H. Heywood, N. A. Burges, D. H. Valentine, S. M. Walters, y D. A. Webb (eds.). (1964-1993)** Flora Europaea. Vols. I-V. Cambridge University Press, UK.

Arrhenatherum elatius (L.) P. Beauv. ex J. Presl & C. Presl



Fuente: Lindman (1901-1905)¹²

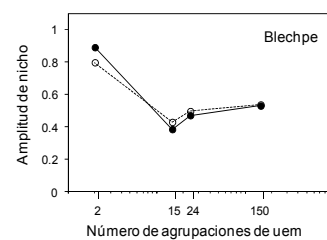
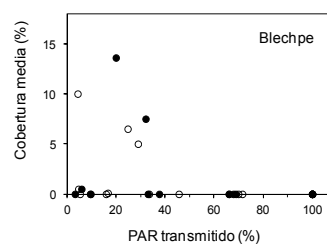
- (1) Fam. *Graminae*
No nativa
- (2) Abundancia media <0,1 [0-0,2] %
- (3) **Exclusivamente no forestal.** Sólo aparece en praderas abiertas
- (4) Sólo aparece lejos de las copas
- (5) Nicho espacial especialista



Blechnum penna-marina (Poir.) Kuhn



- (1) Fam. *Blechnaceae*
Nativa
- (2) Abundancia media: 2 [0-24] %
- (3) **Exclusivamente forestal.** Sólo aparece en bosques densos (<40%PAR)
- (4) No le afecta la posición relativa del árbol
- (5) Nicho espacial intermedio

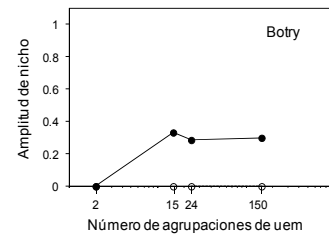
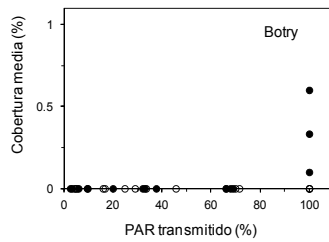


¹² Lindman, C.A.M. 1901-1905. Bilder ur Nordens Flora. Stockholm. Disponible en Wikipedia (28/06/2011)

Botrychium dusenii (Christ.) Alston.



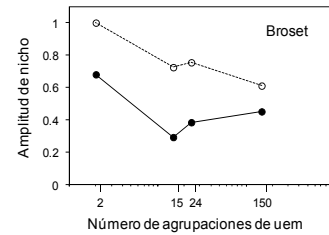
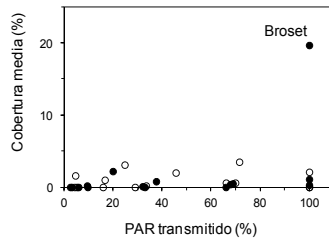
- (1) Fam. *Ophioglossaceae*
Nativa
- (2) Abundancia media < 0,1 [0-5] %
- (3) **Exclusivamente no forestal**. Sólo aparece en praderas abiertas
- (4) Sólo aparece lejos de las copas
- (5) Nicho espacial especialista



Bromus setifolius J. Presl.



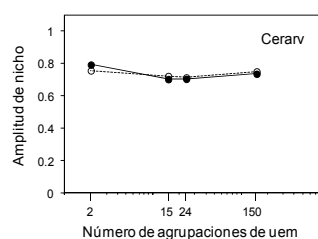
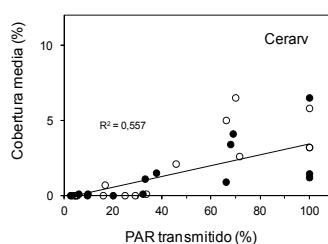
- (1) Fam. *Graminae*
Nativa
- (2) Abundancia media: 1,2 [0-70] %
- (3) **Indiferente a ambiente forestal**. Aparece en todo el gradiente de PAR
- (4) No le afecta la posición relativa del árbol
- (5) Nicho espacial intermedio



Cerastium arvense L.



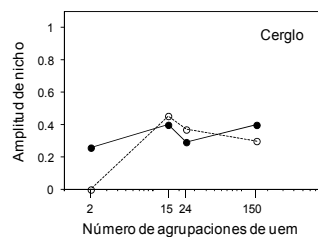
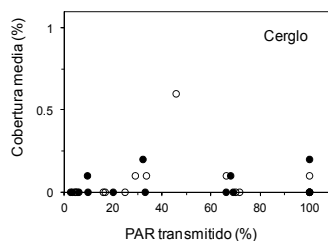
- (1) Fam. *Caryophyllaceae*
No nativa
- (2) Abundancia media: 1,6 [0-15] %
- (3) **Preferentemente no forestal.** Su abundancia aumenta al aumentar la PAR
- (4) Ligeramente más abundante lejos de las copas
- (5) Nicho espacial generalista



Cerastium glomeratum L.



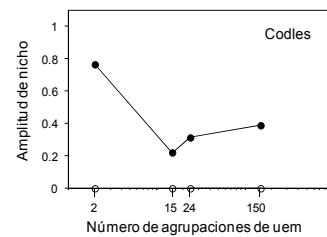
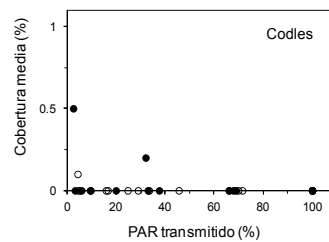
- (1) Fam. *Caryophyllaceae*
No nativa
- (2) Abundancia media: 0,1 [0-5] %
- (3) **Indiferente al ambiente forestal.** Aparece en todo el gradiente de PAR
- (4) Ligeramente más abundante lejos de las copas
- (5) Nicho espacial intermedio



Codonorchis lessoni (Brongn) Lindl.



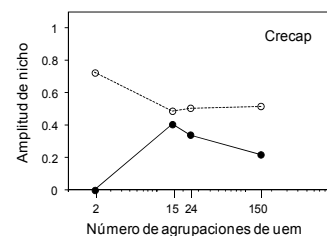
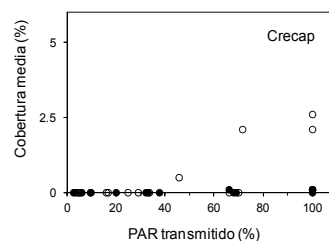
- (1) Fam. *Orchidaceae*
Nativa
- (2) Abundancia media < 0,1 [0-1] %
- (3) **Exclusivamente forestal.** Sólo aparece en bosques densos (<40% PAR)
- (4) No le afecta la posición relativa del árbol
- (5) Nicho espacial especialista



Crepis capillaris (L.) Wallr.



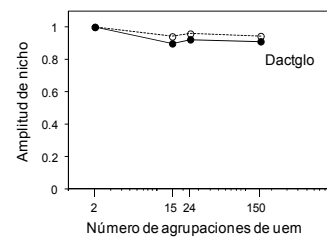
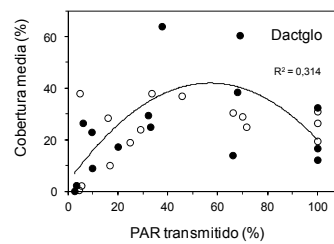
- (1) Fam. *Compositae*
No nativa
- (2) Abundancia media: 0,3 [0-10] %
- (3) **Preferentemente no forestal.** Su abundancia es mayor al aumentar la PAR
- (4) No le afecta la posición relativa del árbol
- (5) Nicho espacial especialista



Dactylis glomerata L.



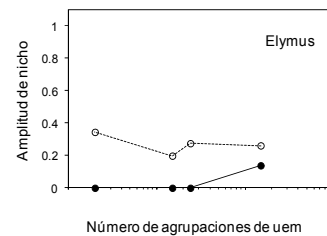
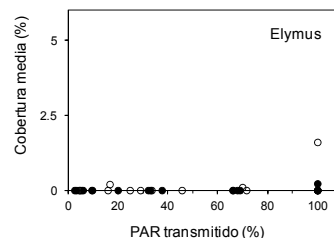
- (1) Fam. *Gramineae*
No nativa
- (2) Abundancia media: 25 [0-90] %
- (3) **Indiferente al ambiente forestal.** Máxima abundancia con valores intermedios de PAR
- (4) No le afecta la posición relativa del árbol
- (5) Nicho espacial generalista



Elymus angulatus J. Presl



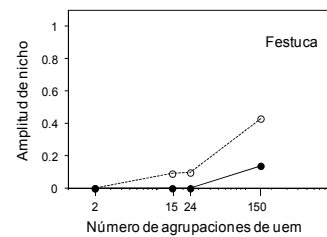
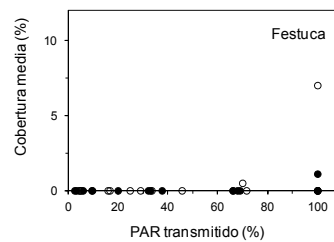
- (1) Fam. *Gramineae*
Nativa
- (2) Abundancia media <0,1 [0-10] %
- (3) **Exclusivamente no forestal.** Sólo aparece en praderas abiertas
- (4) No le afecta la posición relativa del árbol
- (5) Nicho espacial especialista



Festuca gracillima Hook



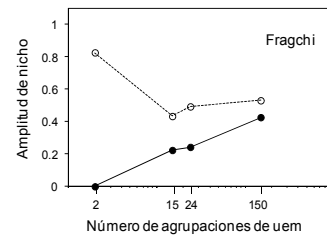
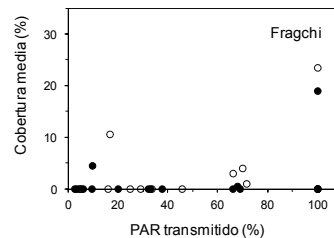
- (1) Fam. *Gramineae*
Nativa
- (2) Abundancia media: 0,2 [0-10] %
- (3) **Exclusivamente no forestal**. Sólo aparece en praderas abiertas
- (4) Sólo aparece lejos de las copas
- (5) Nicho espacial especialista



Fragaria chiloensis (L.) Duch.



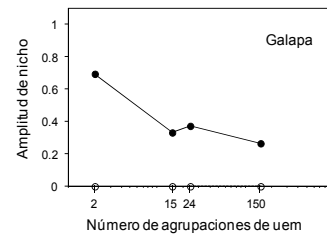
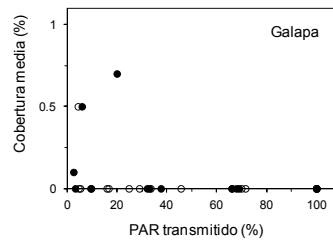
- (1) Fam. *Rosaceae*
Nativa
- (2) Abundancia media: 2,2 [0-60] %
- (3) **Preferentemente no forestal**. Su abundancia es mayor al aumentar la PAR
- (4) No le afecta la posición relativa del árbol
- (5) Nicho espacial intermedio



Galium aparine L.



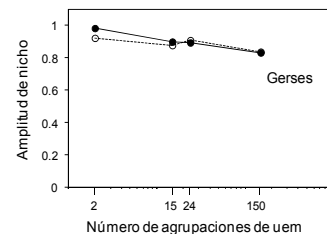
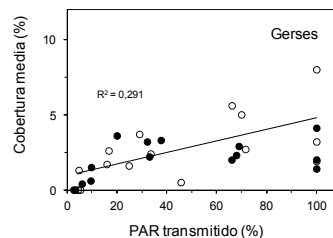
- (1) Fam. *Rubiaceae*
No nativa
- (2) Abundancia media <math><0,1 [0-5] \%</math>
- (3) **Exclusivamente forestal.** Sólo aparece en bosques densos (<math><40\% \text{ PAR}</math>)
- (4) No le afecta la posición relativa del árbol
- (5) Nicho espacial especialista



Geranium magellanicum Hook. f.



- (1) Fam. *Geraniaceae*
Nativa
- (2) Abundancia media: 2,3 [0-15] %
- (3) **Preferentemente no forestal.** Su abundancia aumenta con la PAR
- (4) No le afecta la posición relativa del árbol
- (5) Nicho espacial generalista



Geum magellanicum Pers.



(1) Fam. *Rosaceae*

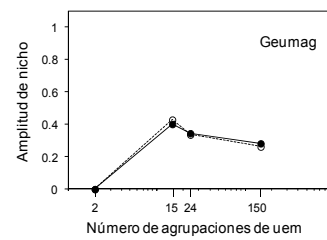
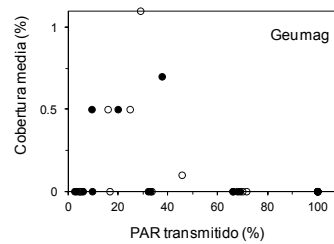
Nativa

(2) Abundancia media: 2,2 [0-60] %

(3) **Preferentemente forestal “de claros”**. No aparece en praderas abiertas o con arbolado disperso

(4) Sólo aparece lejos de las copas

(5) Nicho espacial especialista



Holcus lanatus L.



(1) Fam. *Gramineae*

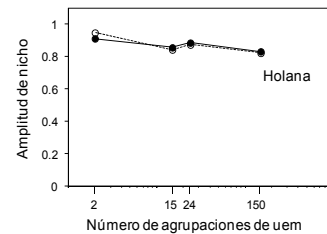
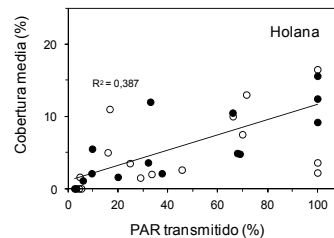
No nativa

(2) Abundancia media: 5,5 [0-35] %

(3) **Preferentemente no forestal**. Su abundancia aumenta con la PAR

(4) No le afecta la posición relativa del árbol

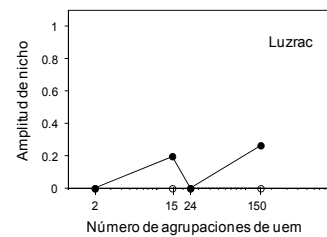
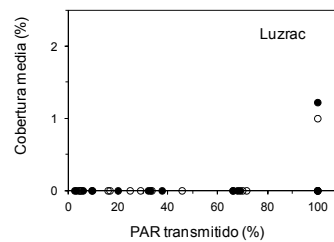
(5) Nicho espacial generalista



Luzula racemosa Desv.



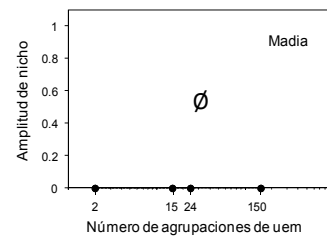
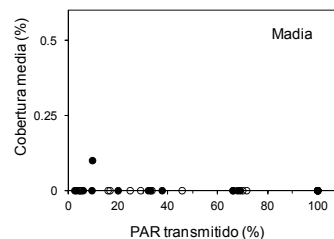
- (1) Fam. *Juncaceae*
Nativa
- (2) Abundancia media <0,1 [0-5] %
- (3) **Exclusivamente no forestal**. Sólo aparece en praderas abiertas
- (4) Sólo aparece lejos de las copas
- (5) Nicho espacial especialista



Madia sativa Mol.



- (1) Fam. *Compositae*
Nativa
- (2) Abundancia media <0,1 [0-5] %
- (3) **Indiferente a ambiente forestal**. Aparece en todo el gradiente de PAR¹³
- (4) Sólo aparece lejos de las copas
- (5) Nicho espacial especialista¹⁴



¹³ Aunque en las parcelas de cobertura aparece en una parcela de bosque denso, en las parcelas de frontera muestra preferencia por las praderas respecto a los bosques (ver Tabla 1 del Capítulo 6).

¹⁴ El símbolo ∅ indica que la especie presentó amplitud de nicho nula a todas las escalas espaciales porque presentó menos de 2 valores no nulos de abundancia en ambos años.

Osmorhiza chilensis H. et A.



(1) Fam. *Umbeliferae*

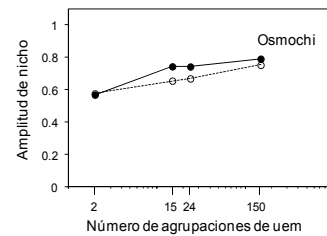
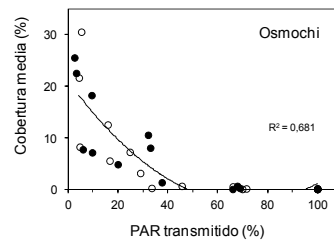
Nativa

(2) Abundancia media: 6,2 [0-60] %

(3) **Preferentemente forestal.** Su abundancia disminuye al aumentar la PAR; no aparece en praderas abiertas o con arbolado disperso

(4) Más abundante bajo las copas

(5) Nicho espacial generalista



Plantago lanceolata L.



(1) Fam. *Plantaginaceae*

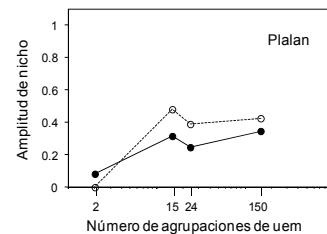
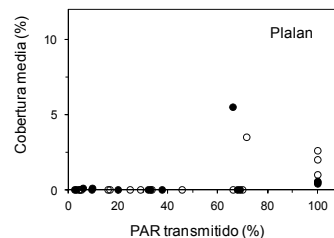
No nativa

(2) Abundancia media: 0,5 [0-25] %

(3) **Preferentemente no forestal.** Sólo aparece en praderas abiertas o con arbolado disperso

(4) No le afecta la posición relativa del árbol

(5) Nicho espacial especialista



Silene magellanica (Desr.) Bocquet.



(1) Fam. *Caryophyllaceae*

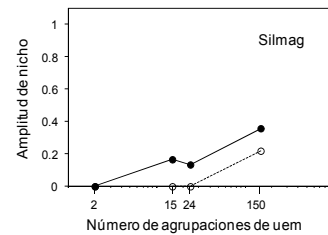
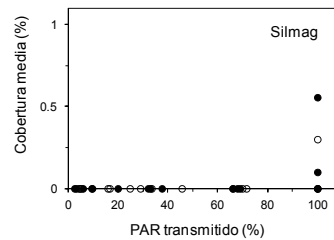
Nativa

(2) Abundancia media <math><0,1 [0-1] \%</math>

(3) **Exclusivamente no forestal.** Sólo aparece en praderas abiertas

(4) Sólo aparece lejos de las copas

(5) Nicho espacial especialista



Stellaria media (L.) Vill.



(1) Fam. *Caryophyllaceae*

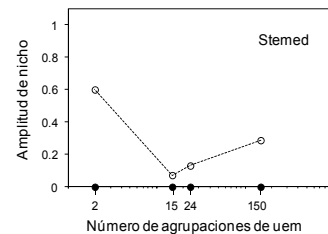
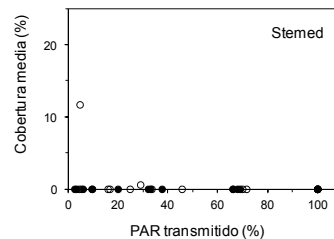
No nativa

(2) Abundancia media: 0,4 [0-50] %

(3) **Exclusivamente forestal.** Sólo aparece en bosques densos (<math><40\%</math>PAR)

(4) Ligeramente más abundante lejos de las copas

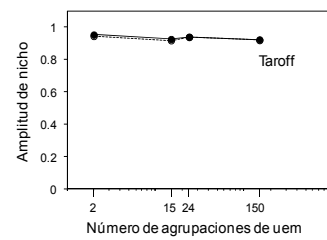
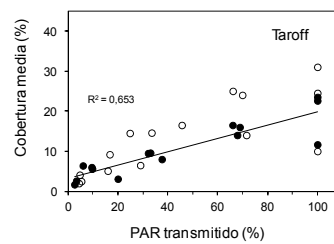
(5) Nicho espacial especialista



Taraxacum officinale Weber.



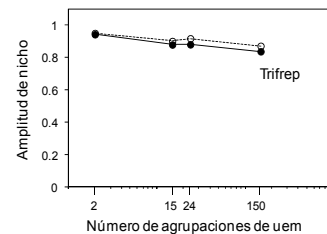
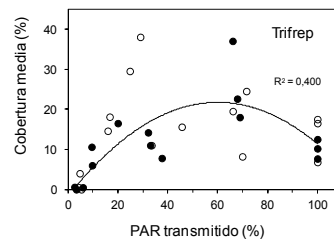
- (1) Fam. *Compositae*
No nativa
- (2) Abundancia media: 12,1 [0-50] %
- (3) **Preferentemente no forestal.** Su abundancia aumenta al aumentar la PAR
- (4) Ligeramente más abundante lejos de las copas
- (5) Nicho espacial generalista



Trifolium repens L.



- (1) Fam. *Papilionaceae*
No nativa
- (2) Abundancia media: 13,3 [0-95] %
- (3) **Indiferente al ambiente forestal.** Máxima abundancia con valores intermedios de PAR
- (4) No le afecta la posición relativa del árbol
- (5) Nicho espacial generalista



Vicia nigricans Hook. et Arn.



(1) Fam. *Papilionaceae*

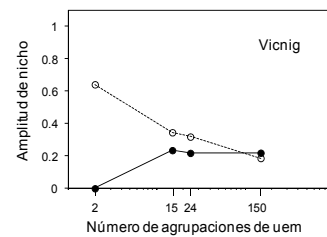
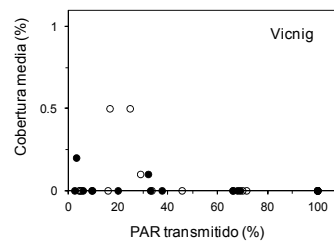
Nativa

(2) Abundancia media <0,1 [0-5] %

(3) **Indiferente al ambiente forestal.** Aparece en todo el gradiente de PAR¹⁵

(4) No le afecta la posición relativa del árbol

(5) Nicho espacial especialista



Viola maculata Cav.



(1) Fam. *Violaceae*

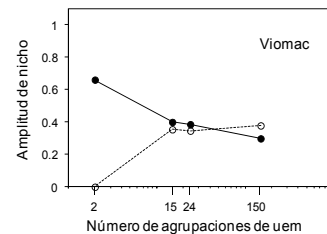
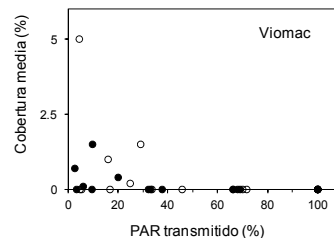
Nativa

(2) Abundancia media: 0,3 [0-25] %

(3) **Exclusivamente forestal.** Sólo aparece en bosques densos (<40% PAR)

(4) Ligeramente más abundante bajo las copas

(5) Nicho espacial intermedio



¹⁵ Aunque en las parcelas de cobertura aparece en parcelas de bosque denso, en las parcelas de frontera aparece tanto en las praderas como en los bosques (ver Tabla 1 del Capítulo 6).