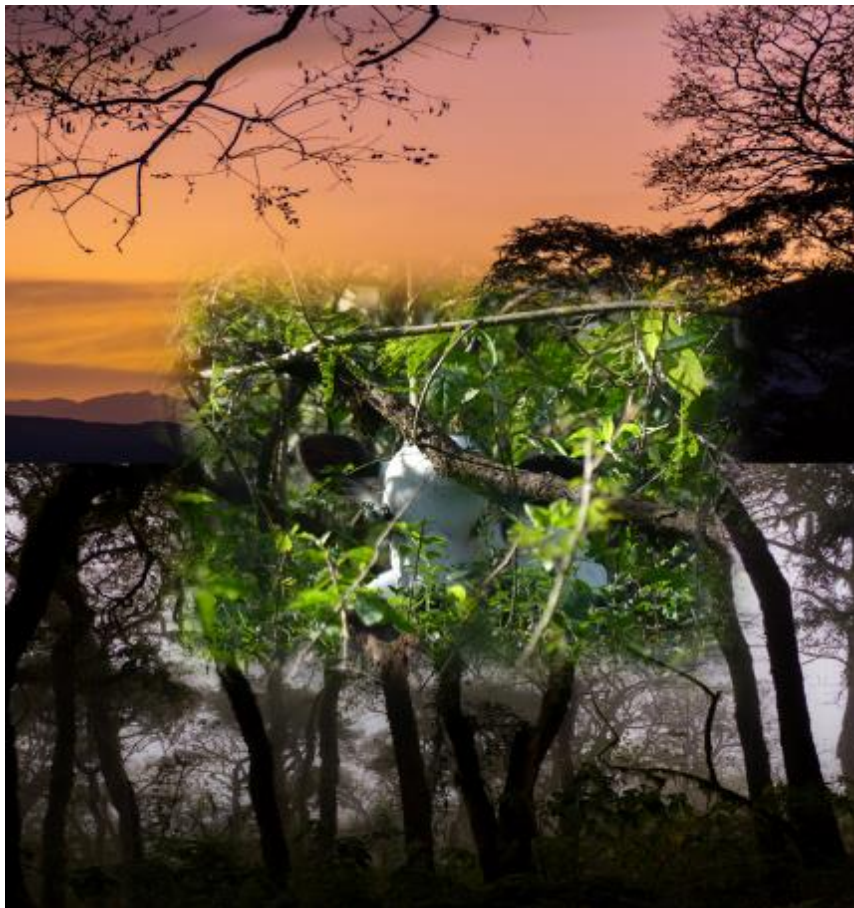




Universidad Nacional del Comahue
Centro Regional Universitario Bariloche

ROL DEL GANADO VACUNO DOMÉSTICO COMO MODELADOR DE LA DINÁMICA DE LOS BOSQUES MONTANOS SUBTROPICALES (YUNGAS)



Trabajo de Tesis para optar al Título de Doctor en Biología

Lic. Flavia Mazzini

Directora: Dra. M. Andrea Relva
Codirector: Dr. Lucio R. Malizia

2019

Agradecimientos

En primera instancia quería comenzar con los agradecimientos formales.

A Lucio y Andrea por acceder a dirigir este trabajo de tesis.

A CONICET por brindarme una beca. A la Fundación Rufford por el subsidio otorgado y gracias al cual conocí personas de toda Latinoamérica por medio de sus congresos y talleres, y a la Unidad para el Cambio Rural (que ya no existe más, antes dependiente del ministerio de agroindustria, pero vaya uno a saber si seguirá o que será de él y todos los proyectos y personas allí involucradas) por el financiamiento otorgado (PIA #14037- 2015; programa BID 2853), sin los cuales se hubiese hecho muy complicado la realización del trabajo propuesto.

A la Universidad Nacional de Comahue (CRUB) que me formó y a la Universidad Nacional de Jujuy que me dio lugar de trabajo durante todo este tiempo. A la fundación Proyungas por brindarme espacio cuando fue necesario.

A todos los dueños de fincas que me permitieron construir mis clausuras "donándome" un pedacito de su tierra: Pancho Conesa y Matías Entrocassi; Finca Portal de Piedra (Carlos, Carlitos y Silvia), Bertil Kingard; Parque Provincial Potrero de Yala, y Bruno Montenovi.

Y por último al jurado de la presente tesis, Lía Montti, Verónica Chillo y Mariana Tadey, que han reducido enormemente la cantidad de errores conceptuales, gramaticales y de organización del texto.

En segunda instancia los más informales, pero son los que me ayudaron a finalizar esta etapa y más importante, a recorrerla...

A mi familia, que a pesar de todo siempre están presentes y se puede contar con ellos.

A todo el grupo de trabajo del CETAS, en particular a Rocío, quien me ayudó en momento decisivos; Cintia y Érica que siempre están presentes. A Lucio por haber sido, en varias ocasiones, algo más que un director de tesis, sino una persona en quien apoyarse.

A todos los amigos biologuitos que uno se hace cuando migra, toma cursos y participa en congresos, en particular a: Alejandro S, Ever, Alejandro A, Juani, Marcelo y las mil horas otorgadas para análisis y nerd discusiones!, Analía y sus valiosísimos aportes, Dante, Pedro, Miriam, los chicos de CeBio, el club del pollo, Sofía N, Ceci B., Elena y sus delicias...

A todo el mundillo escalador de jujuylandia, que me hizo siempre el aguante, desde una invitación a cenar al préstamo de una silla para cuidar mi espalda: Bruno O, Bruno G, Nicolás, Beti, Clara, Agustín C, Serafín, Ana, Joaquín, Ivana, Damián. Y al bariloco que me hace el aguante cada vez que caigo por allá y a los que han aparecido por acá: Berta, Nano, Yamil, Pablo, Nieves, Cele, las mujeres al viento, Lau, Santi, Gus, Flor, China, Lucía, Julieta, R, Nico...

En fin...gracias a todos los que me ayudaron a lograr iniciar, recorrer y concluir esta etapa...

Resumen

Los ungulados constituyen uno de los principales factores bióticos que influyen en la estructura y la diversidad de las comunidades de plantas, y en las funciones de la mayoría de los ecosistemas terrestres. En particular, el ganado doméstico constituye actualmente el uso de la tierra global más extendido, ocupando 25% de la superficie terrestre. La actividad ganadera en los ecosistemas boscosos de los países en vías de desarrollo, consiste mayormente en liberar el ganado vacuno en los bosques sin suplementos alimenticios y con escaso manejo. Los bosques subtropicales nublados de Argentina (Yungas) tienen una larga historia de ramoneo por ganado vacuno doméstico (~400 años). La evidencia disponible a la fecha sobre el impacto del ganado doméstico en las Yungas es escasa, enfocada en unas pocas especies, y sin referencia del nivel de abundancia animal. Por lo tanto son necesarios estudios que incluyan toda la comunidad arbórea y que controlen por el factor de abundancia de ganado. Por ello, este estudio tiene como objetivo general determinar el rol del ganado vacuno doméstico como agente de disturbio capaz de alterar la regeneración de las especies arbóreas de las Yungas. En esta tesis, se evaluó, por un lado, la relación entre la abundancia, riqueza y estructura de los renovales arbóreos en función de un gradiente de abundancia relativa de ganado, y por el otro, se cuantificó el efecto a corto plazo de la exclusión del ganado mediante la instalación de clausuras. Adicionalmente, con el objetivo de ubicar a esta tesis en un contexto regional más amplio, se realizó una revisión bibliográfica de las investigaciones publicadas en Argentina, Chile y Uruguay. Por una cuestión de orden lógico, este objetivo constituye el Capítulo 2 de esta tesis.

En el trabajo de revisión bibliográfica (Capítulo 2), se identificaron los efectos del ganado sobre diferentes variables ecológicas, según el impacto en la conservación del ecosistema. Se compiló una base de datos de 220 casos (127 publicaciones). Un número reducido de ecosistemas forestales (Bosque Patagónico, Chaco y Monte) concentró ~87% de los casos de estudio. Se realizó un análisis jerárquico de conglomerados (AJC) para agrupar los casos basados en los efectos del ganado, las variables ecológicas y los ecosistemas. El AJC reportó que los efectos negativos (~66% de los casos) para las variables de

vegetación se dieron principalmente en el Bosque Patagónico y el Chaco, los efectos positivos (~17%) principalmente en el Monte, y los efectos neutros (~17%) para las variables relacionadas con la fauna y la Sabana Uruguaya. Los efectos de ramoneo del ganado en los bosques del sur de Sudamérica no son homogéneos y dependen del ecosistema forestal considerado, así como del atributo forestal medido.

Para comprender el efecto de las diferentes abundancias ganaderas existentes en la región de Yungas sobre la composición, abundancia y riqueza de renovales de especies de árboles, así como también sobre la complejidad estructural del sotobosque (*Capítulo 3*), se realizó un relevamiento de la composición arbórea (adultos y renovales) en 25 sitios ubicados en las provincias de Jujuy y Salta. Para las diferentes abundancias de ganado se consideró un gradiente (baja, media y alta) generado a partir de un análisis de conglomerado de tres variables locales de uso animal (bosteos, intensidad e incidencia de ramoneo) y una variable regional (densidad de ganado). La composición entre adultos y renovales resultó ser diferente, la composición de adultos se asoció a las diferentes abundancias de ganado, sin embargo la de renovales no lo hizo. El ganado explicó 9% de la variación en la composición de renovales. A bajas abundancias de ganado se encontraron especies de crecimiento lento y a altas abundancias de ganado se encontraron especies con estructuras de defensa y hojas pequeñas. El ramoneo sobre las especies depende del índice pionero, la fenología y el método de dispersión de semillas. De las diferentes variables de la regeneración evaluadas, sólo la altura de los renovales mostró diferencias, siendo menor ante abundancias relativas de ganado altas. Por lo que, no se encontraron diferencias marcadas en la regeneración, según las variables medidas, de la comunidad arbórea para las diferentes abundancias relativas de ganado.

Con el fin de evaluar los cambios de corto plazo en la composición, abundancia, riqueza, altura, reclutamiento y mortalidad de renovales de árboles bajo situaciones contrastantes de abundancias de ganado, se realizó un experimento de exclusión de ganado en cinco clausuras y sus respectivos controles, relevados semestralmente durante dos años (*Capítulo 4*). Los resultados no muestran cambios en la abundancia y composición de los

renovales arbóreos luego de dos años de excluir el ganado. Sin embargo, la exclusión del ganado produjo un aumento en la altura y mayor reclutamiento de renovales.

Contrario a lo esperado, la mayor parte de los resultados de esta tesis sugieren que las diferentes abundancias de ganado doméstico en las Yungas poseen un efecto similar sobre la abundancia y riqueza de renovales arbóreos. Sin embargo, sí tendría un rol preponderante en afectar la estructura de la regeneración arbórea al inhibir el crecimiento en altura y disminuir el reclutamiento de renovales como se observó en la relativamente rápida respuesta ecológica a dos años de excluir el ganado. Podría ser posible que la ausencia de diferencias en los atributos de la regeneración medidos para las diferentes abundancias de ganado se deba a cambios en la abundancia de ganado en el tiempo, por lo que lo medido en un tiempo determinado no siempre se corresponde con la presencia e intensidad del disturbio.

Para finalizar se proponen, a continuación, algunas líneas prioritarias de investigación futura en relación al ganado y la conservación de estos bosques: i) planificar esquemas de monitoreo de mediano y largo plazo para entender con más detalle los efectos de la herbivoría y uso del ganado vacuno sobre la diversidad y dinámica del bosque, integrando la dinámica anual y la trashumancia que hace el ganado en el gradiente altitudinal; ii) mejorar los métodos de estimación de la abundancia ganadera; iii) estudiar la tasa de germinación y el establecimiento de plántulas de árboles, así como el rol potencial de dispersión del ganado; iv) Obtener información sobre la productividad forestal de las Yungas para poder comparar las respuestas de las plantas a los herbívoros a través de un rango de productividad vegetal.

Abstract

Ungulates are one of the major biotic factors influencing the structure and diversity of plant communities and the functions of most terrestrial ecosystems. In particular, domestic livestock is currently the most widespread global land use, occupying 25% of the Earth's surface. Livestock activity in the forest ecosystems of developing countries consists mainly of releasing cattle in the forests without food supplements and with little management. The subtropical cloud forests of Argentina (Yungas) have a long history of browsing by domestic cattle (~400 years). The evidence available to date on the impact of domestic livestock in the Yungas is scarce, reduced to a few species, and without reference to the level of animal abundance. Therefore, studies that include the entire arboreal community and controlled by the cattle abundance are necessary. Thus, the general objective of this study is to determine the role of domestic cattle as a disturbance agent capable of altering the regeneration of tree species in the Yungas. In this thesis was evaluated, on the one hand, the relationship between the abundance, richness and structure of tree renewals on the basis of a gradient of relative livestock abundance, while on the other hand, the short-term effect of livestock exclusion was quantified through the installation of exclosures. In addition, in order to place this thesis in a broader regional context, a bibliographic review of research published publications in Argentina, Chile and Uruguay was carried out.

In the literature review (Chapter 2), the effects of livestock on different ecological variables were identified, according to the impact on ecosystem conservation. A database of 220 cases (127 publications) was compiled. A small number of forest ecosystems (Patagonian Forest, Chaco and Monte) concentrated ~87% of the case studies. A hierarchical cluster analysis (HCA) was conducted to group cases based on livestock effects, ecological variables and ecosystems. The HCA reported that negative effects (~66% of cases) for vegetation variables occurred mainly in the Patagonian Forest and the Chaco, positive effects (~17%) mainly in the Monte, and neutral effects (~17%) for variables related to fauna and the Uruguayan Savannah. The effects of cattle browsing in the forests of southern South America are not homogeneous and depend on the forest ecosystem considered, as well as on the forest attribute

measured. In order to understand the effect of the different livestock abundances existing in the Yungas region on the composition, abundance and richness of tree species renewals, as well as on the structural complexity of undergrowth (Chapter 3), a survey of tree composition (adult and sapling) was carried out in 25 sites located in the provinces of Jujuy and Salta. For the different livestock abundances, a gradient (low, medium and high) generated from a cluster analysis of three local animal use variables (yawning, intensity and incidence of browsing) and a regional variable (livestock density) was considered. The composition between adults and saplings turned out to be different, the composition of adults was associated with different abundances of cattle, however the saplings did not. At low abundances of cattle, slow-growing species were found, and at high abundances of cattle, species with defense structures and small leaves were found. The browsing on the species depends on the pioneer index, the phenology and the method of seed dispersal. Of the different variables of regeneration evaluated only the height of the saplings showed differences, being smaller before high relative abundances of cattle. Therefore, no marked differences were found in the regeneration, according to the measured variables, of the arboreal community for the different relative abundances of cattle.

In order to evaluate short-term changes in the composition, abundance, richness, height, recruitment and mortality of tree renewals under contrasting situations of livestock abundance, an exclusion experiment was conducted in five closures and their respective controls, surveyed semi-annually over two years (Chapter 4). The results show no change in the abundance and composition of tree saplings after two years of excluding cattle. However, the exclusion of livestock led to an increase in height and increased recruitment of saplings.

Contrary to expectations, most of the results of this thesis suggest that the different abundances of domestic cattle in the Yungas have a similar effect on the abundance and richness of tree saplings. However, it would have a preponderant role in affecting the structure of tree regeneration by inhibiting growth at height and decreasing the recruitment of renewals as observed in the relatively rapid ecological response to two years of excluding livestock. It may be possible that the absence of differences in regeneration attributes measured for different livestock abundances is due to changes in livestock abundance over time, so

what is measured in a given time does not always correspond to the presence and intensity of the disturbance.

To conclude, some priority lines of future research in relation to livestock and the conservation of these forests are proposed below: i) plan medium- and long-term monitoring schemes to understand in more detail the effects of herbivory and cattle use on the diversity and dynamics of the forest, integrating the annual dynamics and transhumance of cattle in the altitudinal gradient; (ii) improve methods for estimating livestock abundance; (iii) study the germination rate and establishment of tree seedlings, as well as the potential dispersal role of livestock; (iv) Obtain information on Yungas forest productivity in order to compare plant responses to herbivores across a range of plant productivity.

Índice

Resumen	3
Abstract.....	7
Índice	11
Capítulo 1	13
Área de Estudio	24
Bibliografía.....	29
Capítulo 2	39
Introducción.....	41
Métodos.....	44
Resultados.....	46
Discusión	52
Conclusiones	60
Bibliografía.....	61
Apéndice 2.1.....	72
Apéndice 2.2	93
Capítulo 3	105
Introducción.....	107
Métodos.....	113
Resultados.....	122
Discusión	146
Bibliografía.....	153
Apéndice 3.1.....	165
Apéndice 3.2.	167
Capítulo 4	169

Introducción	171
Métodos.....	174
Resultados.....	180
Discusión	187
Bibliografía.....	193
Apéndice 4.1.....	201
Apéndice 4.2.....	202
Apéndice 4.3.....	203
Conclusiones finales	205
Publicación de Respaldo.....	209

Capítulo 1: Introducción general

Efectos de los ungulados en los ecosistemas boscosos



(Fuente: shutterstock.com, creativemarket.com)

La herbivoría por ungulados puede modificar la estructura y la diversidad de las comunidades de plantas y las funciones de la mayoría de los ecosistemas terrestres (Gordon et al. 2004). El impacto de los ungulados depende de su abundancia e historia de pastoreo, los disturbios presentes, la estructura de la vegetación, la productividad del sistema y el clima del sitio (Díaz et al. 2006; Faison et al. 2016). La evidencia disponible sobre el impacto de la herbivoría por ungulados silvestres o domésticos en los bosques proviene principalmente de estudios llevados a cabo en bosques templados, en su mayoría del hemisferio norte, tanto de coníferas como bosques caducifolios (Gill 1992; Vera 2000; Côté et al. 2004), y en menor medida en bosques caducifolios del hemisferio sur (ver Vázquez 2002). En los bosques, los ungulados generalmente actúan como ramoneadores (alimentación basada en especies leñosas como arbustos y árboles) más que como pastoreadores (alimentación basada en hierbas y pastos), afectando a las plantas de diversas maneras y a diferentes escalas espaciales y temporales. Por ello, la interacción entre los ungulados y las plantas es un determinante clave de la estructura y dinámica de los sistemas leñosos.

La herbivoría puede tener impactos negativos sobre el desempeño y la adecuación de las plantas (crecimiento, supervivencia, reproducción, habilidad competitiva) (Gill 1992), que puede impactar a diferentes niveles de organización desde el nivel de individuo hasta las funciones del ecosistema. Los efectos de la herbivoría a nivel individual pueden darse a través del ramoneo, pisoteo, raspado y descortezado (Gill 1992). La herbivoría puede retardar significativamente el crecimiento de las plantas y modificar su arquitectura y hasta causar su muerte (Crawley 1983; Hester et al. 2006). En contraste, se ha señalado además, que la herbivoría puede incrementar el crecimiento y la habilidad competitiva de los individuos, dependiendo de sus mecanismos de defensa (resistencia y tolerancia a la herbivoría) (McNaughton 1983; Belsky 1986). Los efectos a nivel individual a su vez pueden producir cambios a nivel de población y de comunidad (Vera 2000; Danell 2006; Mason y Peltzer 2010). Las poblaciones con una historia prolongada de ramoneo se caracterizan en general por tener individuos altamente defendidos o tolerantes a la herbivoría. Los efectos a nivel poblacional son de suma importancia; por ejemplo, cambios en la concentración de nutrientes y compuestos secundarios y en las estructuras

de defensa (Duncan et al. 1998; Vourc'h et al. 2001; Danell et al. 2003). Estos cambios son los que determinan el rumbo de la población a nivel evolutivo (Vera et al. 2006), según su adecuación biológica comparada con la de otras poblaciones, ya sea de la misma especie o de otras. A nivel de comunidad de plantas, la herbivoría puede alterar su composición, beneficiando a las plantas menos palatables o tolerantes a la herbivoría a expensas de las más palatables o susceptibles a la herbivoría. Complementariamente, los ungulados pueden además aumentar la diversidad de especies a través de la habilitación de nuevos nichos para la germinación debido al pisoteo y ramoneo (Crawley 1997; Gordon et al. 2004; Darabant et al. 2007).

El ganado vacuno doméstico en los bosques: efectos sobre la comunidad arbórea

El impacto producido por la introducción de ungulados en ambientes donde naturalmente no estaban presentes es ampliamente reconocido en todo el mundo (Wardle et al. 2001; Spear y Chown 2009). El ganado vacuno (*Bos taurus*) ha sido ampliamente introducido en bosques de todo el mundo, y es un importante factor biótico que modela las comunidades vegetales y modifica el funcionamiento de los ecosistemas. La actividad ganadera en los ecosistemas boscosos de los países en vías de desarrollo, consiste mayormente en liberar el ganado vacuno en los bosques sin suplementos alimenticios y con escaso manejo. Este tipo de ganadería extensiva lleva al ganado a moverse libremente por el bosque en busca de alimento y agua, alterando la composición, abundancia y riqueza de especies de árboles y la complejidad estructural del sotobosque.

Un factor que influye la intensidad del impacto del ramoneo ejercido por el ganado es su abundancia (Ramirez et al. 2018). Se ha sugerido que una baja abundancia de ganado puede aumentar la regeneración de los árboles al eliminar la vegetación con la que compiten, reducir el riesgo de incendios y mejorar la calidad del suelo por medio de una fertilización a través de las heces y la orina (Kuiters et al. 1996; Danell 2006; Blackhall et al. 2015a). En general, uno de los mayores inconvenientes para detectar la relación entre las diferentes abundancias de ganado y los atributos del bosque son los métodos que se

utilizan para estimar la abundancia del ganado. En general, los estudios utilizan un gradiente de abundancia de ganado que rara vez se controla o se conoce (Schielz y Rubenstein 2016). Es complejo obtener una buena estimación de la abundancia ganadera ya que, por el tipo de manejo del ganado y la reticencia de los propietarios a revelar datos precisos de cargas ganaderas, hay que utilizar métodos similares a los que se utilizan para estimación de animales silvestres, como ser el conteo de heces, caminos y huellas, entre los más utilizados. Comprender los impactos de las diferentes abundancias de ganado sobre los ecosistemas es importante a la hora de prevenir cambios hacia estados no deseados, como de bosques a matorrales (Scheffer et al. 2001; Ramirez et al. 2018). La historia del uso de los bosques permite comprender la respuesta de la vegetación a lo largo de los gradientes de perturbaciones antrópicas, especialmente los cambios en la composición de las comunidades vegetales (Raavel et al. 2012). A pesar de la cantidad de estudios realizados sobre el efecto de la herbivoría sobre la vegetación, en los bosques subtropicales es escaso el conocimiento entre las diferentes abundancias de ganado (incluyendo ausencia) y los diferentes atributos del bosque.

Los efectos del ganado vacuno sobre la composición, abundancia y riqueza de las comunidades de árboles varían con la productividad del ecosistema, la intensidad del ramoneo, la abundancia del ganado y la historia de evolutiva entre plantas y herbívoros (Lunt et al. 2007; Lezama et al. 2014; Ramirez et al. 2018). Estas modificaciones pueden darse de forma directa a través del ramoneo y la dispersión de semillas (ingesta o transporte), o de modo indirecto modificando las interacciones planta-planta o a través de la perturbación del suelo por el pisoteo y las deposiciones de heces y orina (Crawley 1997; Gordon et al. 2004; Boulanger et al. 2017). Los cambios en la abundancia y riqueza de especies de árboles producidos por la herbivoría, en general, son mayores en ecosistemas cálidos con precipitaciones altas, respecto a aquellos con menores precipitaciones y templados (Milchunas et al. 1988; Cingolani et al. 2005a). La presencia del ganado en ambientes tropicales y subtropicales, con poco o ningún manejo ganadero, donde los animales se alimentan libremente, ha recibido una menor atención que en los ecosistemas

templados, con esquemas más dedicados de manejo (Schieltz y Rubenstein 2016).

En los bosques tropicales y subtropicales, el ramoneo puede tener un efecto negativo o positivo en la regeneración de especies leñosas (Smart et al. 1985; Neptali et al. 2001; Wassie et al. 2009). Altas abundancias de ganado afectan negativamente la regeneración del bosque, por la modificación del reclutamiento (mortalidad y supervivencia), el crecimiento y la composición de los renovales, como en los bosques de *Polylepis* (Teich et al. 2005) y de *Prosopis* (Aschero y Garcia 2012) en el centro de Argentina, en los ecosistemas boscosos de Australia (Eldridge et al. 2016) y en las sabanas africanas (Goheen et al. 2010). El ramoneo y pisoteo continuo e intensivo pueden causar daños irreversibles al compactar el suelo, exacerbar la erosión y afectar la abundancia de semillas, plántulas y renovales de árboles, impidiendo o limitando la regeneración de los bosques (Fleischner 1994; Ramirez-Marcial 2003; Teich et al. 2005; Torres et al. 2008; Zimmermann et al. 2009; Kuijper et al. 2010). En contraste a los efectos perjudiciales, algunos estudios han encontrado efectos positivos de los ungulados introducidos en el reclutamiento y crecimiento de renovales de árboles. Por ejemplo, el ganado puede actuar como dispersor de especies nativas, aumentando la probabilidad de germinación de las semillas (Aschero y Garcia 2012), y promover el establecimiento de plántulas por la modificación de las condiciones micro-ambientales del sotobosque (Darabant et al. 2007; Zimmermann et al. 2009).

Más recientemente, han surgido estudios basados en los rasgos funcionales de las especies como base para la gestión de la conservación, explorando la relación entre la diversidad funcional y la resistencia a las perturbaciones, como el pastoreo y el ramoneo del ganado (Ford et al. 2018). Los rasgos funcionales se definen como las características de un organismo que se consideran relevantes para determinar sus respuestas a las características del ambiente, y tienen sus efectos sobre el funcionamiento de los ecosistemas (Díaz et al. 2001). Los rasgos funcionales de las especies de plantas influyen fuertemente en la probabilidad y/o severidad de muchas perturbaciones (Chapin 2003). En particular, la herbivoría depende de y a su vez es afectada por los rasgos morfológicos y funcionales de las plantas (Díaz et al. 2006; Sfair et al.

2018). Los ecosistemas forestales pueden caracterizarse por los valores o condiciones de los rasgos funcionales de los individuos o especies que los componen. Por ejemplo, los ecosistemas boscosos bajo una fuerte presión de herbivoría por ganado pueden estar caracterizados por especies leñosas con menor altura y/o con hojas más duras, resultando en comunidades que toleran el ramoneo, o que son evitadas por los herbívoros (Cingolani et al. 2005b; Díaz et al. 2006; Díaz et al. 2007; Sfair et al. 2018). El uso del enfoque de rasgos funcionales puede aumentar la comprensión de los procesos ecológicos en los bosques, y ayudar a comprender la distribución de los tipos de bosques naturales en los sistemas tropicales y subtropicales (Finegan 2016).

El uso intensivo del sotobosque por parte del ganado vacuno puede causar una reducción en biomasa de las plantas, reduciendo potencialmente la complejidad del sotobosque (Loeser et al. 2005), así como también puede producir un aumento de la densidad de arbustos resistentes al ramoneo o menos palatables (Vavra et al. 2004). Al comparar parcelas en bosques templados caducifolios, ramoneados y no ramoneados (con clausuras), Mabry (2002) observó que la presencia de ganado modifica la composición y no la complejidad (vertical) estructural del sotobosque. El ramoneo también puede reducir la diversidad de la vegetación del sotobosque, lo que resulta en una menor calidad del hábitat para muchos vertebrados dependientes del bosque y una menor riqueza de especies para el sitio en su conjunto (Dennis 1997). Se ha encontrado que una presión de ramoneo baja o moderada en bosques deciduos templados del hemisferio norte reduce la complejidad vertical del sotobosque y la altura de especies invasoras, así como también la presencia de especies forestales en el bosque (Van Uytvanck y Hoffmann 2009). Los efectos negativos de la intensificación de la ganadería son también evidentes en el sotobosque forestal en la amazonia brasilera (Lucas et al. 2016). En los bosques subtropicales secos, el cambio más notable en la flora del sotobosque debido al ramoneo por parte del ganado fue un aumento en las especies exóticas y una disminución en el número de arbustos (abundancia y riqueza) y hierbas nativas perennes (Pettit et al. 2018). En los ecosistemas con alta biodiversidad, como los bosques tropicales y subtropicales húmedos, la importancia relativa de la abundancia de ganado todavía no está bien comprendida y aun no tenemos una visión integral

de los mecanismos que controlan los efectos del ramoneo sobre la diversidad vegetal a escalas regionales (Eldridge et al. 2018).

En Sudamérica, extensas áreas boscosas son afectadas por la tala selectiva, la extracción de leña y la ganadería extensiva. La ganadería extensiva es la principal actividad económica en la mayoría de las regiones montañosas tropicales y subtropicales de los países de América Latina, donde debido a las fuertes pendientes del terreno es complejo realizar actividades agrícolas (Steinfeld et al. 2006). En los bosques montanos de los Andes tropicales y subtropicales, la cría de ganado vacuno representa una de las mayores causas de deforestación en los bosques (Geist y Lambin 2002). En los bosques secos tropicales de Brasil, se demostró que al menos el 60% de la dieta del ganado proviene del ramoneo sobre renovales de árboles durante la época seca (Stern et al. 2002). En los bosques nublados de Bolivia, el ganado selecciona plantas leñosas (renovales, arbustos, y luego hojarasca y frutos) sobre todo hacia el final de la época seca, cuando las hierbas comienzan a disminuir (Marquardt et al. 2010). Además, la ganadería es uno de los usos de la tierra más importantes en los pastizales de altura y los bosques ecotonales (Carilla y Grau 2010).

En Argentina, el ganado doméstico ha sido históricamente más abundante en las pampas y sabanas húmedas del centro del país, donde los suelos son altamente productivos y los sistemas de cría bovina extensiva permiten una alta carga animal (una cabeza de ganado por hectárea). Sin embargo, en las últimas tres décadas, debido a la expansión de los cultivos extensivos, la ganadería ha sido reubicada hacia áreas marginales para la agricultura, principalmente áreas boscosas en el centro-este y noreste del país (Guevara et al. 2009). Aunque el impacto del ramoneo por ganado en los ecosistemas subtropicales con estación seca, como las Yungas, todavía no es tan conocido (Stern et al. 2002), no hay dudas que el ganado podría ser un factor de riesgo para la conservación de la diversidad biológica de estos bosques.

En las Yungas argentinas, la actividad ganadera consiste mayormente en liberar el ganado vacuno en los bosques, sin suplementos alimenticios y con escaso manejo. El tipo de ganadería que se practica (generalmente con ganado criollo) no estimula una intensificación de la producción (aumento de la carga

ganadera o mejoras en la producción animal), debido al tipo de terreno donde se practica, al acceso a los terrenos, a las prácticas sanitarias, o a la idiosincrasia de los tenedores de ganado (Gil Montero 2007; Gordillo 2010). Este tipo de uso (ganadería extensiva), combinado con tala selectiva y extracción de leña, ocasiona efectos negativos sobre la estructura del bosque nativo, en particular reduciendo la biomasa aérea de árboles y generando cambios en la composición de especies y en el funcionamiento del ecosistema (Campanello et al. 2007; Blundo et al. 2018). Es importante evaluar los efectos del ganado vacuno sobre la comunidad arbórea actual, sobre todo frente a escenarios de cambio climático y la migración en altitud de las comunidades arbóreas, en particular, de los bosques andinos tropicales y subtropicales (Fadrique et al. 2018).

Objetivo general

Este estudio propone conocer los efectos de diferentes abundancias del ganado vacuno doméstico sobre la composición, abundancia, estructura y regeneración de especies arbóreas de las Yungas argentinas en las provincias de Jujuy y Salta.

La hipótesis general de esta tesis es que el ganado vacuno doméstico es un agente de disturbio que altera significativamente la regeneración de las especies arbóreas de las Yungas.

Objetivos específicos e hipótesis

Objetivo específico 1. Compilar, revisar y sintetizar el conocimiento actual sobre los efectos del ganado vacuno doméstico en los diferentes ecosistemas boscosos del sur de Sudamérica. (Capítulo 2).

Hipótesis 1.1. El conocimiento actual sobre los impactos del ganado vacuno no es uniforme para los diferentes ecosistemas y variables ecológicas estudiadas.

Predicción 1.1.1. Los bosques templados tendrán mucha más información disponible (i.e. publicaciones), tanto de la cantidad de

variables estudiadas, como en la cantidad de estudios producidos en esa región, en comparación con otros ecosistemas boscosos.

Hipótesis 1.2. Los ecosistemas boscosos cuyas fisonomía dominante son los pastizales serán menos afectados por el ganado que los ecosistemas boscosos dominados por árboles y arbustos, debido a las características de historia de vida de las especies dominantes.

Predicción 1.2.1. Un mayor número de publicaciones reportarán efectos negativos del ganado en ecosistemas boscosos dominados por árboles y arbustos, en comparación con aquellos dominados por pastizales, donde se espera un mayor número de publicaciones con efectos positivos.

Objetivos específico 2. Analizar los efectos de diferentes abundancias relativas de ganado vacuno sobre la composición, abundancia y riqueza de renovales de especies arbóreas de las Yungas de Jujuy y Salta. (*Capítulo 3*).

Hipótesis 2.1. Diferentes especies de renovales se asociarán a las diferentes abundancias relativas de ganado vacuno, según los rasgos funcionales de las especies.

Predicción 2.1.1. Las especies de árboles de maderas duras, crecimientos lentos, que regeneran a la sombra, se asociaran a abundancias relativas de ganado alta. Las especies con crecimientos rápidos, maderas blandas, que regeneran en claros, se asociaran a abundancia relativa de ganado baja.

Hipótesis 2. 2. El ganado afecta negativamente a los renovales de las especies arbóreas de las Yungas a través del ramoneo/pisoteo.

Predicción 2.2.1. En sitios con menor abundancia relativa de ganado, la abundancia y la riqueza de renovales serán mayores con respecto a sitios con mayor abundancia relativa de ganado.

Predicción 2.2.2. En sitios con menor abundancia relativa de ganado, la altura de los renovales arbóreas será mayor con respecto a sitios con mayor abundancia relativa de ganado.

Predicción 2.2.3. En sitios con menor abundancia relativa de ganado, la complejidad vertical del sotobosque (medida como intersección visual de la vegetación) aumentará con respecto a sitios con mayor abundancia relativa de ganado.

Objetivos específico 3. Evaluar los efectos de la exclusión de ganado sobre la composición, abundancia, reclutamiento y mortalidad de renovales de árboles (Capítulo 4).

Hipótesis 3. La exclusión del ganado favorece la regeneración del bosque.

Predicción 3.1. En las clausuras (sin ganado), siempre considerando el paso del tiempo, la composición de especies de renovales cambiará hacia especies menos susceptibles a la herbivoría, mientras que se mantendrá sin cambios en las áreas control (con ganado).

Predicción 3.2. En las clausuras, aumentará la riqueza y la abundancia de renovales de árboles respecto a las áreas control.

Predicción 3.3. En las clausuras, se registrará mayor reclutamiento y menor mortalidad de renovales, que en las áreas control.

Predicción 3.4. En las clausuras, la altura de los renovales y la complejidad vertical del sotobosque (medida como intersección visual de la vegetación) será mayor que en las áreas control.

Área de estudio

La ecorregión de las Yungas argentinas

Los bosques nublados se desarrollan al este de Los Andes, desde Colombia/Venezuela hasta Argentina (Fig. 1.1 (a)), donde el ambiente se caracteriza principalmente por estar cubierto cierta parte del año por nubes o neblinas (Brown et al. 2001). En Argentina, los bosques nublados (Yungas andinas del sur o Yungas Australes, de aquí en adelante Yungas) se distribuyen desde la frontera con Bolivia (22°S) hasta el norte de la Provincia de Catamarca (29°S), pasando por las Provincias de Salta, Jujuy y Tucumán (Fig. 1.1 (b)). El clima es lluvioso subtropical templado, con una temperatura media de 18°C y un rango de variación climática bastante diferenciado entre las estaciones de verano y e invierno; en verano la temperatura máximas absoluta puede llegar a superar los 40°C y en el invierno las mínimas absolutas pueden llegar a -5°C, donde ocasionalmente puede nevar (Mendoza 2005). En verano, el relieve provoca la precipitación de los vientos húmedos que provienen del océano Atlántico, en un fenómeno llamado 'lluvia orográfica' (Mendoza 2005) (Fig. 1.2), presentando una precipitación anual acumulada promedio entre 1000 y 3000 mm, siendo la época de mayor precipitación pluvial entre los meses de diciembre-marzo, mientras que julio-septiembre existe una marcada estacionalidad seca , donde es muy importante la neblina o "lluvia horizontal" y de ahí su nombre de nuboselva con la que se denominan a las Yungas (Mendoza 2005). Esta ecorregión presenta una gran biodiversidad ya que se han registrado 300 especies de plantas leñosas (de las cuales 113 son árboles), 39 especies de anfibios, 137 de aves y 106 de mamíferos (Brown et al. 2006).

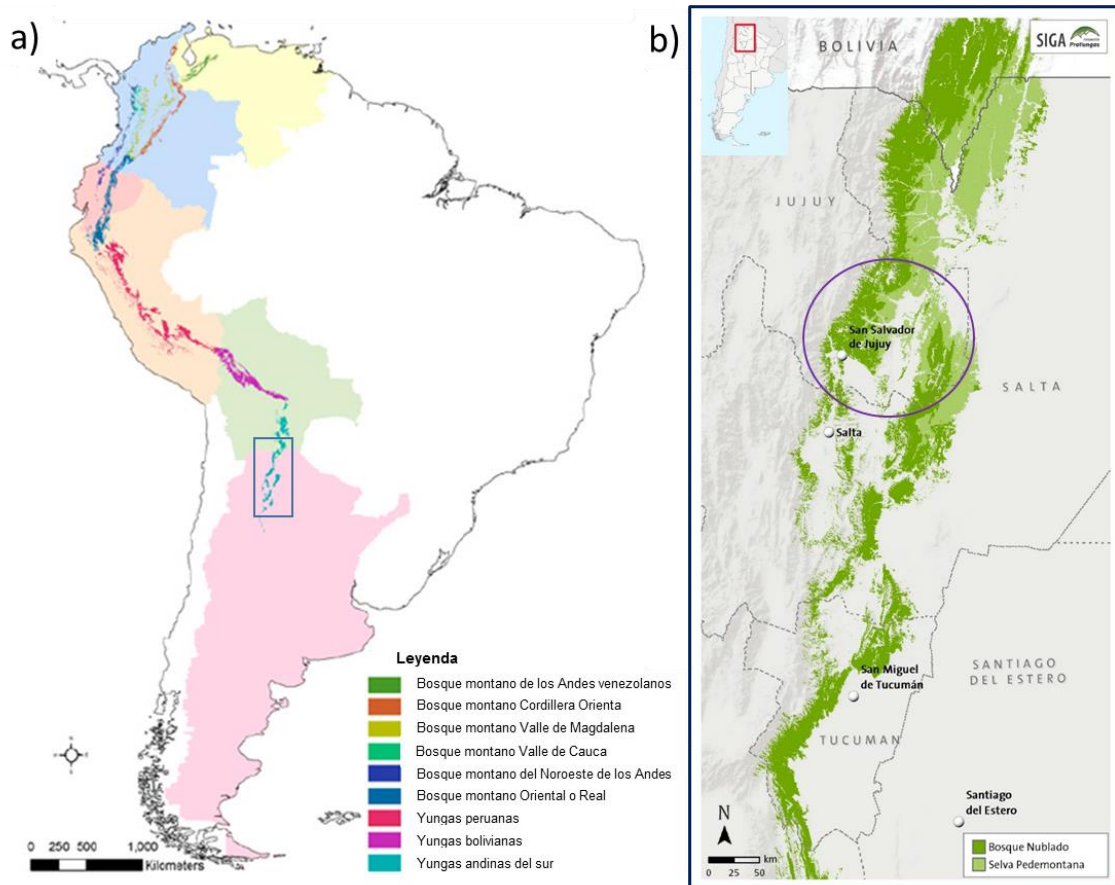


Figura 1.1.a) Distribución de los bosques nublados en Sudamérica. (Modificado de Tejedor Garavito et al. (2012)). b) Localización de las Yungas andinas del sur en el noroeste Argentino. En verde claro está representado el piso de vegetación bajo (selva pedemontana) y en verde oscuro los pisos de vegetación altos (selva y bosque montano). El círculo indica el área de estudio (modificado de SIGA-Proyungas).

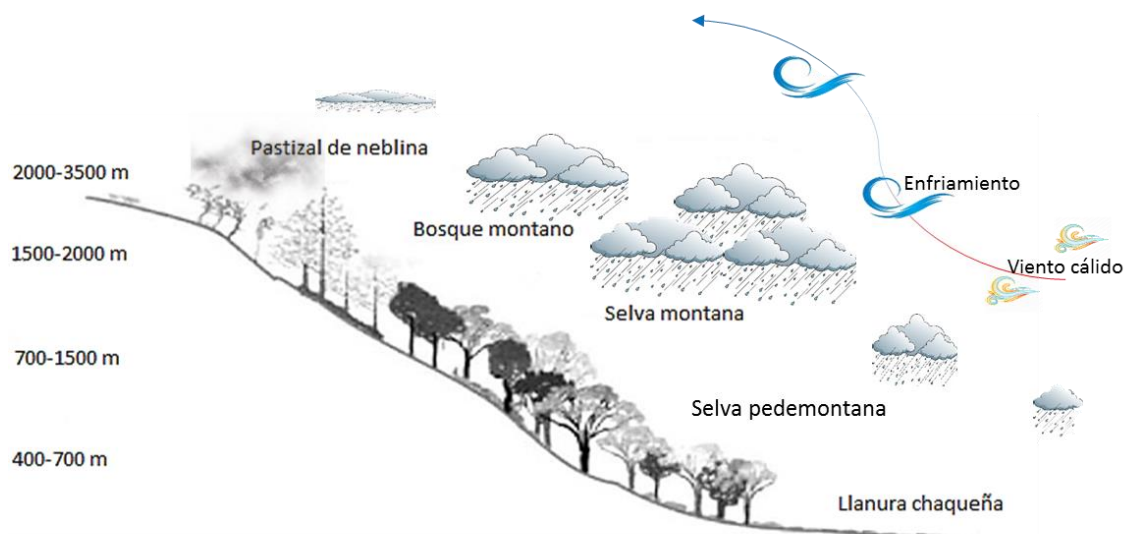


Figura 1.2. Distribución de los pisos altitudinales de las Yungas en relación a la cantidad de precipitación debida a los vientos orográficos provenientes del Atlántico, que debido a la elevación de la pre-cordillera condensan y comienzan a precipitar. A mayor cantidad de nubes representadas mayor es la precipitación en esa zona.

A lo largo del gradiente altitudinal (400 a 3500 m s.n.m.) se reconocen tres pisos de vegetación basados en características fisonómicas y florísticas diferenciables (Grau y Brown 1995):

1) Selva Pedemontana. Ocupa los sectores entre los 400 y 700 m s.n.m. en el pedemonte y serranías de escasa altitud con precipitaciones anuales medias de 9000 mm (800-1000 mm) y la temperatura media anual se encuentra entre 18-20°C. En todo el noroeste se han reconocido dos unidades ambientales diferenciables dentro de este piso de vegetación: la Selva de Palo Blanco y Palo Amarillo (*Calycophyllum multiflorum* y *Phyllostylon rhamnoides*, respectivamente) en las áreas más septentrionales (Provincias de Salta y Jujuy) y la Selva de Tipa y Pacará (*Tipuana tipu* y *Enterolobium contortisiliquum*, respectivamente) en los sectores más meridionales (Provincia de Tucumán principalmente) (Cabrera 1976). La mayoría de sus especies de árboles son semidecíduos. Este piso altitudinal ha perdido el 90% de su distribución original ya que ha sido transformado a agricultura y los bosques remanentes están bajo un intenso sistema no planificado de extracción forestal (Brown y Malizia 2004). A partir del año 2007, con la implementación de la ley de bosques (Ley 26.331 de Presupuestos Mínimos de Protección Ambiental de los Bosques Nativos) su conversión y extracción está ocurriendo de forma relativamente más planificada.

2) Bosque Nublado

2.1) Selva Montana. Ocupa las laderas de las montañas entre 700 y 1.500 m s.n.m. y representa la franja altitudinal de máximas precipitaciones pluviales anuales, con un promedio de 1800 mm (1100–2300 mm) y la temperatura media anual se encuentra entre 10 y 18°C (Mendoza 2005). Se caracteriza por la gran cantidad de epífitos y por la presencia casi constante de nubes (Ayarde et al. 1999). Las especies dominantes son de dominio tropical y presentan en esta región su límite meridional de distribución geográfica. Entre ellas se puede señalar a los Laureles (*Cinnamomum porphyrium*, *Nectandra*

pichurim y *Ocotea puberula*), Tipa Blanca (*Tipuana tipu*), y Palo Barroso (*Blepharocalix salicifolius*). En general, es un bosque con predominio de especies perennifolias y con estacionalidad hídrica menos marcada que la Selva Pedemontana. Los disturbios naturales que caracterizan este piso son los deslizamientos de laderas, que generan sitios expuestos a intensa radiación, con fuertes oscilaciones de temperatura y humedad resultando en una disminución marcada de la materia orgánica del suelo (Fernandez y Myster 1995; Scatena y Lugo 1995). Debido a las fuertes pendientes y a las intensas lluvias estivales, este sector no permite la agricultura intensiva permanente, por lo que el uso antrópico en el presente se limita a la explotación forestal y la ganadería extensiva (Grau 2005).

2.2) Bosque Montano: Representa el piso ecológico de los bosques nublados propiamente dichos, entre 1.500 y 2.800 m s.n.m. (la cota superior varía dependiendo de la altura del cordón montañoso, exposición y latitud) con precipitaciones anuales medias de 1100 mm (800–1400 mm). La temperatura media anual se encuentra entre los 12-18°C. Esto podría representar un gran estrés térmico e hídrico para las especies, limitando de esta manera su distribución porque podrían afectar su establecimiento y crecimiento (Mendoza 2005). Este bosque se encuentra lindante con los pastizales de neblina (ubicados altitudinalmente por encima) mostrando el paisaje con mayor heterogeneidad estructural dentro de las Yungas. Las especies comunes son de clara distribución andina, encontrándose especies de dominio austral (Gondwanico), como el Pino del Cerro (*Podocarpus parlatorei*); y de dominio boreal (Holártico), como el Aliso del Cerro (*Alnus acuminata*), Nogal Criollo (*Juglans australis*), Arbolillo (*Viburnum seemenii*), Sauco o Molulo (*Sambucus peruviana*) y Palo Yerba (*Ilex argentinum*). Aquí ocurren tanto deslizamientos de ladera como caída de árboles, pero los disturbios principales son los de origen antrópico como la ganadería extensiva, la agricultura migratoria y el fuego (Ramadori 1997; Rulli 2006). En la actualidad, la explotación maderera es muy escasa ya que los rodales de mejor calidad y accesibilidad ya han sido explotados. La ganadería en este piso se ha realizado por más de 200 años (Reboratti 1998), siendo el piso de vegetación con la historia ganadera más prolongada.

Las Yungas tienen gran importancia en términos de biodiversidad y provisión de bienes y servicios ambientales (Brown et al. 2001). El ganado vacuno ingresó a las Yungas argentinas con la llegada de los colonizadores europeos alrededor del año 1500 (Brown y Grau 1993; Bergesio y Malizia 2015). Actualmente, según datos oficiales (Observatorio Ganadero 2013), la provincia de Jujuy cuenta con más de 82.000 cabezas de ganado, de las cuales el 60% está en la región de Yungas, que ocupan el 30% de la superficie de la provincia (12.960 km²). La distribución de ese ganado no es homogénea en toda el área. La ganadería se basa principalmente en ganado vacuno criollo, tolerante a las condiciones ambientales predominantes. Típicamente, este ganado se maneja únicamente con prácticas de trashumancia (Fig. 1.3), desplazándose según los patrones estacionales de temperatura y de productividad de la vegetación (Brown y Grau 1995; Reboratti 1998). Durante el verano, el ganado usa los pastizales de altura (>2000 m s.n.m.), que son zonas de menor temperatura y con mejor calidad de alimentos. Durante el invierno, bajan a los bosques siempre-verdes, para protegerse del frío y para conseguir agua y alimento. Esta práctica no es utilizada por todos los tenedores de ganado, además, el ganado no recibe suplementos de forraje ni minerales y no tienen aguadas diseñadas. Hay que destacar que la ganadería tiene en la región un fuerte componente social, ya que es el principal medio de subsistencia de los pobladores que aún permanecen en las zonas rurales. Los mismos cuentan con un restringido acceso a la propiedad de la tierra, por lo que el ganado siempre les fue central como forma de acumular capital o como medida del pago de los arriendos por pastaje (Gil Montero 2007).

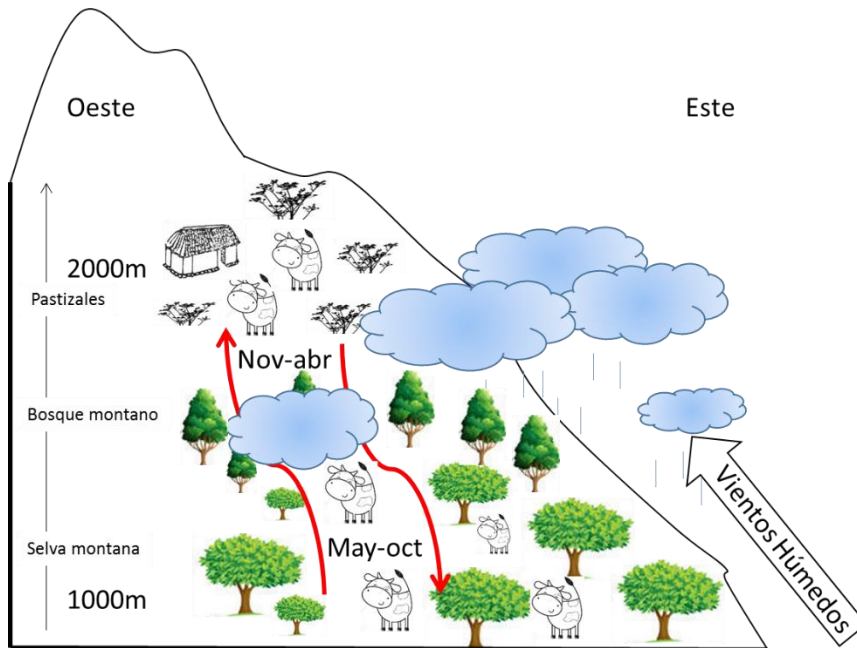


Figura 1.3. Movimientos ganaderos a lo largo del año (transhumancia) esquematizados con flechas rojas en los distintos pisos altitudinales de Yungas; el ganado esta presente en la zona baja durante la época seca (mayo-octubre) y en la zona alta durante la época húmeda (noviembre-abril). Los vientos húmedos del este ascienden al encontrarse con la precordillera, se enfrían y precipitan. Durante el invierno esa precipitación ocurre en forma de niebla.

Bibliografía

- Aschero V, Garcia D (2012) The fencing paradigm in woodland conservation: consequences for recruitment of a semi-arid tree. *Appl Veg Sci* 15:307–317 . doi: 10.1111/j.1654-109X.2011.01180.x
- Belsky AJ (1986) Does herbivory benefit plants? A review of the evidence. *Am Nat* 127:870–892
- Bergesio L, Malizia LR (2015) Historia socio-ambiental de la Comarca de Yala. In: Malizia, L.; Bergesio, L.; y Fiero P (ed) *Ambiente y Sociedad en la Comarca de Yala*. Ediunju, San Salvador de Jujuy, Argentina, pp 66–98
- Blackhall M, Raffaele E, Veblen TT (2015) Efectos combinados del fuego y el ganado en matorrales y bosques del noroeste patagónico. *Ecol Austral* 25:1–10
- Blundo C, Gasparri NI, Malizia A, Clark M, Gatti G, Campanello PI, Grau HR,

- Paolini L, Malizia LR, Chediack SE, Macdonagh P, Goldstein G (2018) Relationships among phenology , climate and biomass across subtropical forests in Argentina. *Journal Trop Ecol* 93–107 . doi: 10.1017/S026646741800010X
- Boulanger V, Dupouey J-L, Archaux F, Badeau V, Baltzinger C, Chevalier R, Corcket E, Dumas Y, Forgeard F, Mårell A, Montpied P, Paillet Y, Picard J-F, Saïd S, Ulrich E (2017) Ungulates increase forest plant species richness to the benefit of non-forest specialists. *Glob Chang Biol* 24:e485–e495 . doi: 10.1111/gcb.13899
- Brown A, Grau R (eds) (1995) Investigación, conservación y desarrollo en selvas subtropicales de montaña. Universidad Nacional de Tucumán FCN - IML - LIEY, Horco Molle, Tucumán
- Brown AD, Grau HR (1993) La naturaleza y el hombre en las selvas de montaña. Sociedad Alemana de Cooperación Técnica (GTZ)
- Brown AD, Grau RH, Malizia LR, GRau A (2001) Argentina. In: Kappelle M, Brown AD (eds) *Bosques nublados del neotrópico*. Instituto Nacional de Biodiversidad San José, pp 623–698
- Brown AD, Malizia LR (2004) Las Selvas Pedemontanas de las Yungas. Fundación Pro-Yungas. *Cienc hoy* 83:52–63
- Cabrera AL (1976) *Regiones fitogeográficas argentinas*. Editorial Acme
- Campanello PI, Genoveva Gatti M, Ares A, Montti L, Goldstein G (2007) Tree regeneration and microclimate in a liana and bamboo-dominated semideciduous Atlantic Forest. *For Ecol Manage* 252:108–117 . doi: <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2007.06.032>
- Carilla J, Grau HR (2010) 150 Years of Tree Establishment, Land Use and Climate Change in Montane Grasslands, Northwest Argentina. *Biotropica* 42:49–58 . doi: 10.1111/j.1744-7429.2009.00565.x
- Chapin FS (2003) Effects of Plant Traits on Ecosystem and Regional Processes: a Conceptual Framework for Predicting the Consequences of Global

- Change. *Ann Bot* 91:455–463 . doi: 10.1093/aob/mcg041
- Cingolani AM, Noy-Meir I, Díaz S (2005a) Grazing effects on rangeland diversity: a synthesis of contemporary models. *Ecol Appl* 15:757–773 . doi: 10.1890/03-5272
- Cingolani AM, Posse G, Collantes MB (2005b) Plant functional traits, herbivore selectivity and response to sheep grazing in Patagonian steppe grasslands. *J Appl Ecol* 42:50–59 . doi: 10.1111/j.1365-2664.2004.00978.x
- Côté SD, Rooney TP, Tremblay J-P, Dussault C, Waller DM (2004) Ecological Impacts of Deer Overabundance. *Annu Rev Ecol Evol Syst* 35:113–147 . doi: 10.2307/30034112
- Crawley M (1983) *Herbivory. The dynamics of animal-plant interactions.* Blackwell, Oxford
- Crawley MJ (1997) Plant–herbivore dynamics. *Plant Ecol Second Ed* 401–474
- Danell K (2006) *Large herbivore ecology, ecosystem dynamics and conservation [electronic resource].* Cambridge University Press
- Danell K, Bergström R, Edenius L, Ericsson G (2003) Ungulates as drivers of tree population dynamics at module and genet levels. *For Ecol Manage* 181:67–76
- Darabant A, Rai PB, Tenzin K, Roder W, Gratzner G (2007) Cattle grazing facilitates tree regeneration in a conifer forest with palatable bamboo understory. *For Ecol Manage* 252:73–83 . doi: 10.1016/j.foreco.2007.06.018
- Dennis A (1997) Effects of Livestock Grazing on Forest Habitats BT - Conservation in Highly Fragmented Landscapes. In: Schwartz MW (ed) *Conservation in Highly Fragmented Landscapes.* Springer New York, Boston, MA, pp 313–341
- Dezzotti A, Sbrancia R, Rodriguez-Arias M, Roat D, Parisi A (2003) Regeneration of a *Nothofagus* (*Nothofagaceae*) mixed forest after selective cutting. *Rev Chil Hist Nat* 76:591–602

- Díaz S, Lavorel S, de Bello F, Quétier F, Grigulis K, Robson TM (2007) Incorporating plant functional diversity effects in ecosystem service assessments. *Proc Natl Acad Sci* 104:20684–20689 . doi: 10.1073/pnas.0704716104
- Díaz S, Lavorel S, McIntyre S, Falczuk V, Casanoves F, Milchunas DGDG, Skarpe C, Rusch G, Sternberg M, Noy-Meir I, Landsberg J, Zhang W, Clark H, Campbell BDBD (2006) Plant trait responses to grazing - A global synthesis. *Glob Chang Biol* 12:1–29 . doi: 10.1111/j.1365-2486.2006.01288.x
- Díaz S, Noy-Meir I, Cabido M (2001) Can grazing response of herbaceous plants be predicted from simple vegetative traits? *J Appl Ecol* 38: . doi: 10.1046/j.1365-2664.2001.00635.x
- Duncan AJ, Hartley SE, Iason GR (1998) The effect of previous browsing damage on the morphology and chemical composition of Sitka spruce (*Picea sitchensis*) saplings and on their subsequent susceptibility to browsing by red deer (*Cervus elaphus*). *For Ecol Manage* 103:57–67
- Eldridge DJ, Delgado-Baquerizo M, Travers SK, Val J, Oliver I, Dorrough JW, Soliveres S (2018) Livestock activity increases exotic plant richness, but wildlife increases native richness, with stronger effects under low productivity. *J Appl Ecol* 55:766–776 . doi: 10.1111/1365-2664.12995
- Eldridge DJ, Poore AGB, Ruiz-Colmenero M, Letnic M, Soliveres S (2016) Ecosystem structure, function, and composition in rangelands are negatively affected by livestock grazing. *Ecol Appl* 26:1273–1283 . doi: 10.1890/15-1234
- Fadrique B, Báez S, Duque Á, Malizia A, Blundo C, Carilla J, Osinaga-Acosta O, Malizia L, Silman M, Farfán-Ríos W, Malhi Y, Young KR, Cuesta C. F, Homeier J, Peralvo M, Pinto E, Jadan O, Aguirre N, Aguirre Z, Feeley KJ (2018) Widespread but heterogeneous responses of Andean forests to climate change. *Nature*. doi: 10.1038/s41586-018-0715-9
- Faison EK, DeStefano S, Foster DR, Motzkin G, Rapp JM (2016) Ungulate

- browsers promote herbaceous layer diversity in logged temperate forests. *Ecol Evol* 6:4591–4602 . doi: 10.1002/ece3.2223
- Fernandez E, Myster RW (1995) Temporal variation and frequency distribution of photosynthetic photon fluxdensities on landslides in Puerto Rico. *Trop Ecol* 36:73–87
- Finegan B (2016) No Title 21st Century Viewpoint on Tropical Silviculture. In: Pancel L, Kohl M (eds) *Tropical Forestry Handbook*, 2nd edn. Springer Reference, Berlin, Heidelberg, pp 1605–1638
- Fleischner TL (1994) Ecological Costs of Livestock Grazing in Western North America. *Conserv Biol* 8:629–644 . doi: 10.1046/j.1523-1739.1994.08030629.x
- Ford H, Healey JR, Markesteijn L, Smith AR (2018) How does grazing management influence the functional diversity of oak woodland ecosystems? A plant trait approach. *Agric Ecosyst Environ* 258:154–161 . doi: 10.1016/j.agee.2018.02.025
- Geist HJ, Lambin EF (2002) Proximate Causes and Underlying Driving Forces of Tropical Deforestation. *Bioscience* 52:143–150
- Gil Montero R (2007) La Puna: población, recursos y estrategias. In: *Jujuy en la Historia. De la Colonia al siglo XX*. Unidad de Investigación en Historia Regional (Facultad de Humanidades y Ciencias Sociales, UNJu y Ediunju, San Salvador de Jujuy, pp 373–401
- Gill R (1992) A review of damage by mammals in north temperate forests: 3. Impact on trees and forests. *Forestry*
- Goheen JR, Palmer TM, Keesing F, Riginos C, Young TP (2010) Large herbivores facilitate savanna tree establishment via diverse and indirect pathways. *J Anim Ecol* 79:372–382 . doi: 10.1111/j.1365-2656.2009.01644.x

- Gordillo G (2010) Historias de los bosques que alguna vez fueron pastizales: La producción de la naturaleza en la frontera argentino-paraguaya. *Población y Soc* 17:59–79
- Gordon IJ, Hester AJ, Festa-Bianchet M (2004) REVIEW: The management of wild large herbivores to meet economic, conservation and environmental objectives. *J Appl Ecol* 41:1021–1031 . doi: 10.1111/j.0021-8901.2004.00985.x
- Grau HR (2005) Dinámica de Bosques en el gradiente altitudinal de las Yungas Argentinas. *Ecol y manejo los Bosques Argentina Buenos Aires, Argentina* 1–30
- Grau HR, Brown AD (1995) Patterns of tree species diversity along latitudinal and altitudinal gradients in the Argentinean subtropical montane forests. *Biodivers Conserv Neotrop Mont For Proc Symp New York Bot Gard* 1993 295–300
- Guevara JC, Grünwaldt EG, Estevez OR, Bisigato AJ, Blanco LJ, Biurrun FN, Ferrando CA, Chirino CC, Morici E, Fernández B, Allegretti LI, Passera CB (2009) Range and livestock production in the Monte Desert, Argentina. *J Arid Environ* 73:228–237 . doi: 10.1016/j.jaridenv.2008.02.001
- Hester AJ, Bergman M, Iason GR, Moen J (2006) Impacts of large herbivores on plant community structure and dynamics. In: Danell K, Bergström R, Duncan P, Pastor J (eds) *Large Herbivore Ecology, Ecosystem Dynamic and Conservation*. Cambridge University Press, Cambridge, pp 97–141
- Kuijper DPJ, Cromsigt JPGM, Jędrzejewska B, Miścicki S, Churski M, Jędrzejewski W, Kweczlich I (2010) Bottom-up versus top-down control of tree regeneration in the Białowieża Primeval Forest, Poland. *J Ecol* 98:888–899 . doi: 10.1111/j.1365-2745.2010.01656.x
- Kuiters AT, Mohren GMJ, Van Wieren SE (1996) Ungulates in temperate forest ecosystems. *For Ecol Manage* 88:1–5 . doi: 10.1016/S0378-1127(96)03876-5
- Lezama F, Baeza S, Altesor A, Cesa A, Chaneton EJ, Paruelo JM (2014)

- Variation of grazing-induced vegetation changes across a large-scale productivity gradient. *J Veg Sci* 25:8–21 . doi: 10.1111/jvs.12053
- Loeser MR, Mezulis SD, Sisk TD, Theimer TC (2005) Vegetation cover and forb responses to cattle exclusion: Implications for pronghorn. *Rangel Ecol Manag* 58:234–238 . doi: 10.2111/1551-5028(2005)58[234:VCAFRT]2.0.CO;2
- Lucas CM, Sheikh P, Gagnon PR, McGrath DG (2016) How livestock and flooding mediate the ecological integrity of working forests in Amazon River floodplains. *Ecol Appl* 26:190–202 . doi: 10.1890/14-2182
- Lunt ID, Eldridge DJ, Morgan JW, Witt GB (2007) A framework to predict the effects of livestock grazing and grazing exclusion on conservation values in natural ecosystems in Australia. *Aust J Bot* 55:401–415
- Mabry C (2002) Effects of Cattle Grazing on Woodlands in Central Iowa. *J Iowa Acad Sci JIAS* 109:53–60
- Marquardt S, Beck SG, Encinas FD, Alzérreca A H, Kreuzer M, Mayer AC (2010) Plant species selection by free-ranging cattle in southern Bolivian tropical montane forests. *J Trop Ecol* 26:583–593 . doi: 10.1017/S0266467410000428
- Mason N, Peltzer D (2010) Stand development moderates effects of ungulate exclusion on foliar traits in the forests of New Zealand. *J ...*
- McNaughton SJ (1983) Compensatory plant growth as a response to herbivory. *Oikos* 40:329–336
- Mendoza AE (2005) El clima y la vegetación natural. In: Minetti JL (ed) *El clima del Noroeste Argentino*. Magna, Tucumán, Argentina, pp 233–279
- Milchunas DG, Sala OE, Lauenroth WK (1988) A generalized model of the effects of grazing by large herbivores on grassland community structure. *Am Nat* 132:87–106 . doi: 10.1086/284839
- Neptali M, González-Espinosa M, Williams-Linera G (2001) Anthropogenic disturbance and tree diversity in Montane Rain Forests in Chiapas, Mexico

- Observatorio Ganadero (2013) Informe N ° 3 Caracterización regional : Noroeste Argentino, Jujuy. Buenos Aires, Argentina
- Pettit NE, Froend RH, Ladd PG (2018) Grazing in remnant woodland vegetation: changes in species composition and life form groups. *J Veg Sci* 6:121–130 . doi: 10.2307/3236263
- Raevel V, Violle C, Munoz F (2012) Mechanisms of ecological succession: insights from plant functional strategies. *Oikos* 121:1761–1770 . doi: 10.1111/j.1600-0706.2012.20261.x
- Ramadori DE (1997) Sucesión secundaria en Bosques Montanos del NOA. Universidad Nacional de LaPlata
- Ramirez-Marcial N (2003) Survival and growth of tree seedlings in anthropogenically disturbed Mexican montane rain forests. *J Veg Sci* 14:881–890 . doi: 10.1111/j.1654-1103.2003.tb02221.x
- Ramirez JI, Jansen PA, Poorter L (2018) Effects of wild ungulates on the regeneration, structure and functioning of temperate forests: A semi-quantitative review. *For Ecol Manage* 424:406–419 . doi: 10.1016/j.foreco.2018.05.016
- Reboratti C (1998) El Alto Bermejo. Realidades y conflictos. La colmena, Buenos Aires, Argentina
- Rulli J (2006) Kollas Natural Resource Production System in the Yungas North-West Argentina. Utrecht, The Netherlands
- Scatena FN, Lugo AE (1995) Geomorphology, disturbance, and the soil and vegetation of two subtropical wet steepland watersheds of Puerto Rico. *Geomorphology* 13:199–213 . doi: [http://dx.doi.org/10.1016/0169-555X\(95\)00021-V](http://dx.doi.org/10.1016/0169-555X(95)00021-V)
- Scheffer M, Carpenter S, Foley JA, Folke C, Walker B (2001) Catastrophic shifts in ecosystems. *Nature* 413:591–596
- Schieltz JM, Rubenstein DI (2016) Evidence based review: positive versus negative effects of livestock grazing on wildlife. What do we really know?

- Environ Res Lett 11:1–18 . doi: 10.1088/1748-9326/11/11/113003
- Sfair JC, De Bello F, De Frana TQ, Baldauf C, Tabarelli M (2018) Chronic human disturbance affects plant trait distribution in a seasonally dry tropical forest. Environ Res Lett 13: . doi: 10.1088/1748-9326/aa9f5e
- Smart NOE, Hatton JC, Spence DHN (1985) The effect of long-term exclusion of large herbivores on vegetation in Murchison Falls National Park, Uganda. Biol Conserv 33:229–245 . doi: [https://doi.org/10.1016/0006-3207\(85\)90015-1](https://doi.org/10.1016/0006-3207(85)90015-1)
- Spear D, Chown SL (2009) Non-indigenous ungulates as a threat to biodiversity. J Zool 279:1–17 . doi: 10.1111/j.1469-7998.2009.00604.x
- Steinfeld H, Gerber P, Wassenaar T, Castel V, Rosales M, Hann C de (2006) Livestock's long shadow -Environmental issues and options. Rome, Italy
- Stern M, Quesada M, Stoner KE (2002) Changes in composition and structure of a tropical dry forest following intermittent cattle grazing. Rev Biol Trop 50:1021–34
- Teich I, Cingolani AM, Renison D, Hensen I, Giorgis MA (2005) Do domestic herbivores retard *Polylepis australis* Bitt. woodland recovery in the mountains of Córdoba, Argentina? For Ecol Manage 219:229–241 . doi: 10.1016/j.foreco.2005.08.048
- Tejedor Garavito N, Álvarez E, Caro SA, Murakami AA, Blundo C, Espinoza TEB, Cuadros MALT, Gaviria J, Gutiérrez N, Jørgensen PM (2012) Evaluación del estado de conservación de los bosques montanos en los Andes tropicales. Rev Ecosistemas 21:
- Torres RC, Renison D, Hensen I, Suarez R, Enrico L (2008) *Polylepis australis*' regeneration niche in relation to seed dispersal, site characteristics and livestock density. For Ecol Manage 254:255–260 . doi: 10.1016/j.foreco.2007.08.007
- Van Uytvanck J, Hoffmann M (2009) Impact of grazing management with large herbivores on forest ground flora and bramble understorey. Acta Oecologica

35:523–532 . doi: <https://doi.org/10.1016/j.actao.2009.04.001>

Vavra M, J. Wisdom M, Kie J, G. Cook J, A. Riggs R (2004) The Role of Ungulate Herbivory and Management on Ecosystem Patterns and Processes: Future Direction of the Starkey Project. In: Transactions of the 69th North American Wildlife and Natural Resources Conference. pp 785–797

Vázquez DP (2002) Multiple Effects of Introduced Mammalian Herbivores in a Temperate Forest. *Biol Invasions* 4:175–191 . doi: 10.1023/A:1020522923905

Vera F, Bakker E, Olff H (2006) Large herbivores: missing partners of western European light-demanding tree and shrub species? In: Danel J, Bergstrom K, Duncan R, Pastor P (eds) Large Herbivore Ecology, Ecosystem Dynamics and Conservation. Cambridge University Press, Kjell Danell, pp 203–231

Vera FWM (2000) Grazing ecology and forest history. CABI, Wallingford

Vourc'h G, Martin JL, Duncan P, Escarré J, Clausen TP (2001) Defensive adaptations of *Thuja plicata* to ungulate browsing: a comparative study between mainland and island populations. *Oecologia* 126:84–93

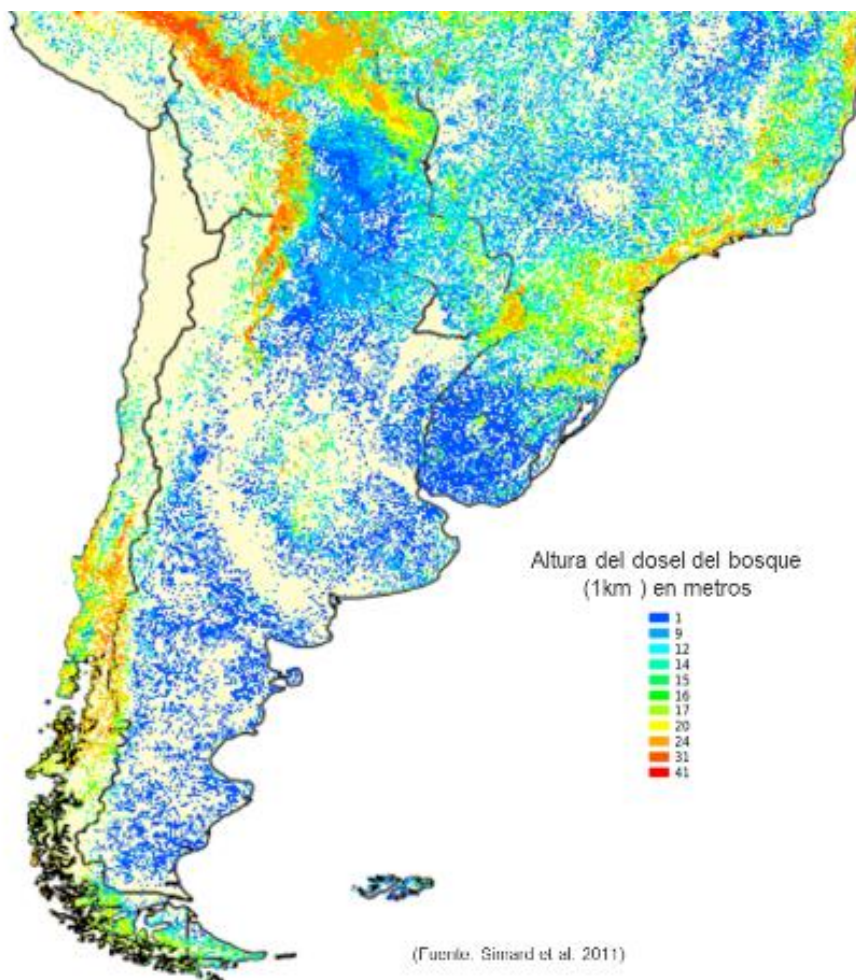
Wardle DA, Barker GM, Yeates GW, Bonner KI, Ghani A (2001) Introduced browsing mammals in New Zealand natural forests: aboveground and belowground consequences. *Ecol Monogr* 71:587–614 . doi: 10.1890/0012-9615(2001)071[0587:IBMINZ]2.0.CO;2

Wassie A, Sterck FJ, Teketay D, Bongers F (2009) Effects of livestock exclusion on tree regeneration in church forests of Ethiopia. *For Ecol Manage* 257:765–772

Zimmermann H, Renison D, Leyer I, Hensen I (2009) Do we need livestock grazing to promote *Polylepis australis* tree recruitment in the Central Argentinean Mountains? *Ecol Res* 24:1075–1081 . doi: 10.1007/s11284-009-0585-6

Capítulo 2

Impactos del ganado doméstico en ecosistemas boscosos del sur de Sudamérica: una revisión bibliográfica



INTRODUCCIÓN

Los cambios inducidos por el ser humano en la distribución y abundancia de los grandes herbívoros mamíferos representan un factor importante del cambio ambiental global (Wardle y Bardgett 2004). Cuando los ungulados son introducidos en un nuevo hábitat, imponen un nuevo tipo y nivel de herbivoría, independientemente de la historia evolutiva de herbivoría que posee el sistema (Hobbs y Huenneke 1992). A través de la herbivoría selectiva y actividades asociadas (por ejemplo, pisoteo, desmoronamiento, áreas de descanso, micción y defecación), los grandes herbívoros tienen el potencial de modificar drásticamente la composición, la estructura y la dinámica de las comunidades vegetales, facilitando las invasiones de plantas, alterando los ciclos del agua y de los nutrientes y modificando los regímenes de disturbio (Huntly 1991; Augustine et al. 1998; Hester et al. 2006; Hobbs 2006).

El pastoreo por ganado es actualmente el uso más extendido de la tierra, ocupando el 25% de la superficie terrestre mundial (Asner et al. 2004). Los impactos asociados al ganado constituyen actualmente la tercera causa de reducción de los hábitats nativos y de la biomasa vegetal después de la deforestación y los incendios (Díaz et al. 2006). Sin embargo, existe evidencia opuesta que demuestra que el ramoneo y el pastoreo de grandes herbívoros pueden tener efectos positivos o neutros (es decir, efectos no significativos) sobre los ecosistemas. Considerando a la regeneración del bosque, varios estudios indican que el ganado puede facilitar la dispersión de las plantas nativas mediante el transporte de semillas, promover la germinación mediante la apertura de nuevos micro-sitios a través del pisoteo y la exploración, y promover la regeneración de árboles mediante la reducción de la frecuencia de incendios (Relva y Veblen 1998; Hester et al. 2000; Fuller y Gill 2001; Darabant et al. 2007).

El ganado vacuno fue introducido en todos los ecosistemas del mundo (excepto Antártida) (Steinfeld et al. 2006; Robinson et al. 2014), y los sistemas ganaderos contribuyen en gran medida a las economías nacionales de todo el mundo. El valor de la producción pecuaria representa el 40% y el 20% de la producción agrícola total en los países desarrollados y en desarrollo, respectivamente (United Nations 2004; FAO 2018). La ganadería extensiva es

la principal actividad económica en países en desarrollo de Asia y América Latina, en donde físicamente es complicado cultivar, como en las zonas montañosas (FAO 2012). En la valoración de la ganadería extensiva entran en juego múltiples consideraciones, como por ejemplo, su importancia económica, su aporte a la seguridad alimentaria, su impacto ambiental (Steinfeld et al. 2003), su valor sanitario y su relevancia social y cultural (Spear y Chown 2009). Además, existe un largo debate sobre los efectos del ganado en la conservación de los bosques de todo el mundo, especialmente en el oeste de Norteamérica (Adams 1975; Belsky y Blumenthal 1997; Jones 2000; Wisdom et al. 2006; Foster et al. 2014; Pekin et al. 2015) y en las sabanas de África (Goheen et al. 2010; Young et al. 2013). En Sudamérica, tal discusión no ha ocurrido aún, pues no se ha abordado con la profundidad y el alcance necesarios. Entender integralmente los efectos del ganado en los bosques es clave si aspiramos a un manejo equilibrado y sostenible del suelo, la biodiversidad y los recursos naturales implicados.

En el sur de Sudamérica (Argentina, Chile y Uruguay), el ganado doméstico se introdujo hace aproximadamente 400 años (Novillo y Ojeda 2008; Merino et al. 2009; Ballari et al. 2016). En Argentina, el ganado doméstico ha sido históricamente más abundante en las pampas y sabanas húmedas donde los suelos son altamente productivos y los sistemas de cría bovina extensiva permiten una alta carga animal (una cabeza de ganado por hectárea). Sin embargo, en las últimas tres décadas, debido a la expansión de los cultivos extensivos, la ganadería ha sido reubicada hacia áreas marginales para la agricultura, principalmente áreas boscosas en el centro-este y noreste del país (Guevara et al. 2009). Excepcionalmente, en algunas áreas boscosas la actividad ganadera doméstica aparentemente no ha aumentado (por ejemplo, los bosques templados) o incluso ha disminuido (por ejemplo, los bosques montanos subtropicales, véase Malizia et al. 2013). En Uruguay, donde los ecosistemas predominantes son sabanas y pastizales, la ganadería es actualmente la principal actividad económica (Echávarri et al. 2014), mientras que en Chile constituye una de las principales actividades en las regiones centro y sur del país. Además de su importancia económica, el ganado vacuno contribuye a la seguridad alimentaria (Steinfeld et al. 2006) y tiene un importante

valor social y cultural para las poblaciones rurales que habitan las zonas boscosas. Como consecuencia de todo esto, el paisaje sometido a pastoreo en el sur de Sudamérica es variado y complejo.

Los impactos del ganado doméstico en los bosques han sido reconocidos como un desafío de conservación y manejo (Cingolani et al. 2008; Blackhall et al. 2008; Ballari et al. 2016). Para promover una gestión ganadera compatible con la conservación del bosque (es decir, la limitación de los daños), es necesario disponer de información con base científica sobre los principales procesos y funciones de los ecosistemas afectados por las actividades ganaderas. Sin embargo, la mayor parte del conocimiento de los efectos del ganado proviene de los pastizales y bosques templados del hemisferio norte, mientras que en los bosques templados y subtropicales del hemisferio sur los estudios son más recientes y relativamente limitados (Schieltz y Rubenstein 2016; Ramirez et al. 2018). Hasta el momento, no existe una síntesis que muestre los efectos generales del pastoreo del ganado en la alta diversidad de ecosistemas forestales presentes en el sur de Sudamérica. El objetivo de este capítulo fue compilar, revisar y sintetizar el conocimiento actual sobre los efectos del ganado vacuno doméstico en los diferentes ecosistemas boscosos del sur de Sudamérica.

Hipótesis 1. El conocimiento actual sobre los impactos del ganado vacuno no es uniforme para los diferentes ecosistemas y variables ecológicas estudiadas.

Predicción 1.1. Los bosques templados tendrán mucha más información disponible (i.e. publicaciones), tanto de la cantidad de variables estudiadas, como en la cantidad de estudios producidos en esa región, en comparación con otros ecosistemas boscosos.

Hipótesis 2. Los ecosistemas boscosos cuyas fisonomía dominante son los pastizales serán menos afectados por el ganado que los ecosistemas boscosos dominados por árboles y arbustos, debido a las características de historia de vida de las especies dominantes.

Predicción 2.1. Un mayor número de publicaciones reportarán efectos negativos del ganado en ecosistemas boscosos dominados por

árboles y arbustos, en comparación con aquellos dominados por pastizales, donde se espera un mayor número de publicaciones con efectos positivos.

MÉTODOS

Protocolo de revisión

En noviembre de 2017 se realizó una búsqueda bibliográfica de artículos sujetos a revisión por pares utilizando las bases de datos ISI Web of Science y Scopus para identificar estudios relacionados con los impactos del ganado en los bosques y ecosistemas leñosos del sur de Sudamérica. Se utilizaron las siguientes palabras clave: (bosque*) Y (ganado O ganadería) Y (argentina O chile O uruguay O pradera O matorral O espinal O calden O delta O parana* O monte O misionera O chaco O yungas O andino O tucuma* O andino patagonico O andino-patagonico O patagoni* O nothofagus O valdivian* O magallan*). La búsqueda se realizó con los términos en inglés ((forest*) AND (cattle OR livestock) AND (argentin* OR chile* OR urugua* OR pradera OR matorral OR espinal OR calden OR delta OR parana* OR monte OR misionera OR chaco OR yungas OR andean OR tucuma* OR andino patagonico OR andino-patagonico OR patagoni* OR nothofagus OR valdivian* OR magallan*)). No se refinó la búsqueda por idioma, ni se incluyó ninguna fecha de restricción. Posteriormente, en diciembre de 2018, se realizó una búsqueda adicional en la base de datos Scielo, para completar la base de datos obtenida referente a publicaciones latinoamericanas. Se restringió la búsqueda por fecha: artículos publicados hasta noviembre 2017, para mantener la misma ventana temporal que la búsqueda anterior. Se utilizaron las mismas palabras claves, tanto en inglés como en español. En ambas búsquedas, sólo se incluyeron artículos con estudios de caso originales (es decir, no se consideraron revisiones ni estudios de modelización). No se incluyeron estudios centrados en el manejo del ganado para producción o en salud humana. Complementariamente, se revisaron las bibliografías de todos los artículos seleccionados.

La revisión sistemática es un método altamente recomendado para proporcionar una visión general de la literatura sobre un tema (Pullin y Gavin

2006; Lortie 2014). Se eligió esta metodología por considerarla adecuada para una primera síntesis de la información del tema propuesto para la zona geográfica elegida. Por esta misma razón, las hipótesis y predicciones planteadas fueron amplias y exploratorias, ya que se incluyó una gran diversidad de variables ecológicas definidas por la bibliografía resultante de la búsqueda. Los criterios de inclusión abarcaron estudios restringidos a ecosistemas boscosos (según fueron definidos por los autores de las publicaciones) en Argentina, Chile y Uruguay. Se incluyeron estudios que sólo consideraron al ganado vacuno (*Bos taurus*), ya que es el ungulado más grande y abundante en estos ecosistemas (Mares y Schmidly 1991; Lasanta Martínez 2010).

Construcción de la base de datos

Los estudios fueron categorizados de acuerdo a su ubicación en ocho ecosistemas boscosos y leñosos, siguiendo la clasificación del Mercosur (PNUMA y CLAES 2008): Chaco (bosques secos tropicales estacionales), Matorral Chileno (bosques templados higrófilos y esclerófilos), Espinal (bosques y matorrales templados), Monte (bosques templados), Selva Paranaense (bosques tropicales y subtropicales), Bosque Patagónico (bosques templados y húmedos subantárticos), Sabana Uruguaya (sabanas subtropicales) y Yungas (bosques montanos subtropicales). En cada publicación se identificaron las variables de respuesta ecológica estudiadas y se las clasificó en siete categorías: i) conservación de la estructura, composición y dinámica de la vegetación (incluye el dosel y los estratos del sotobosque, la regeneración y el crecimiento); ii) conservación de la diversidad de fauna (abundancia, composición y diversidad de la fauna que habita en los bosques); iii) prevención de las invasiones de plantas (abundancia y composición de plantas invasoras); iv) reducción de la frecuencia y probabilidad de incendios; v) conservación de las características del suelo (contenido de agua, erosión del suelo y propiedades químicas); vi) conservación de las características del paisaje (uso de la tierra y productividad primaria neta); y vii) mantenimiento de las condiciones abióticas (temperatura y humedad del aire a nivel micro-climático) (para más detalles, véase la Tabla 2.1, Apéndices S2.1 y S2.2). Dado que varias publicaciones estudiaron múltiples variables de respuesta, cada una de estas variables fue considerada como una observación o caso. Los efectos del ganado se establecieron como positivos,

negativos o neutros, si el efecto fue considerado beneficioso, perjudicial o neutro, respectivamente, para la conservación de la naturaleza y la gestión forestal sostenible, siguiendo los análisis e interpretaciones de los propios autores de las publicaciones.

Análisis de los datos

Para explorar las asociaciones entre las variables de respuesta, se realizó un Análisis de Correspondencia Múltiple (ACM). Los casos de estudio se trataron como individuos (filas) y las variables como columnas (ecosistemas, variables de respuesta ecológica y efectos del ganado). En el ACM, se utiliza el Chi-cuadrado como medida de distancia, que es una distancia euclidiana entre frecuencias relativas ponderadas por el inverso del peso. Además, se excluyeron del análisis las categorías con frecuencias inferiores al 3%. Dado que el ACM explicó una baja variabilidad de los datos (~18%), se aplicó un análisis de clasificación jerárquico basado en los principales ejes factoriales producidos por el ACM. Se utilizó el método de Ward para agrupar los casos por similitudes de ecosistemas, variables de respuesta ecológica y efectos del ganado. El número de conglomerados o grupos se definió considerando las puntuaciones de los test de valor del método de Ward. Los análisis se realizaron con el programa R (R- Core 2018) utilizando el paquete FactoMiner (Lê et al. 2008) para el ACM y el análisis de clasificación, y se utilizó el paquete Cluster para la formación de los grupos (Maechler et al. 2018).

RESULTADOS

En la primera búsqueda (Web of Knowledge y Scopus) se identificaron 120 publicaciones, mientras que en la segunda (Scielo) se identificaron otras siete publicaciones adicionales, todas las cuales cumplieron con los criterios de inclusión establecidos. Las 127 publicaciones que reportaron impactos del ganado en los bosques del sur de Sudamérica incluyeron 220 casos de estudio (Tabla 2.1, Tabla S2.1, Apéndice S2.2).

Las publicaciones no estuvieron distribuidas homogéneamente entre los ecosistemas boscosos presentes en la región (Fig. 2.1). Alrededor del 41% de los estudios (52 de 127) reportó información para el Bosque Patagónico, ~34%

(43) para el Chaco, ~12% (15) para el Monte, mientras que el resto de los ecosistemas estuvieron representados con el 13% de las publicaciones analizadas: Yungas (6), Espinal (4), Matorral Chileno (3), Sabana Uruguaya (3) y Selva Paranaense (1) (Fig. 2.2).

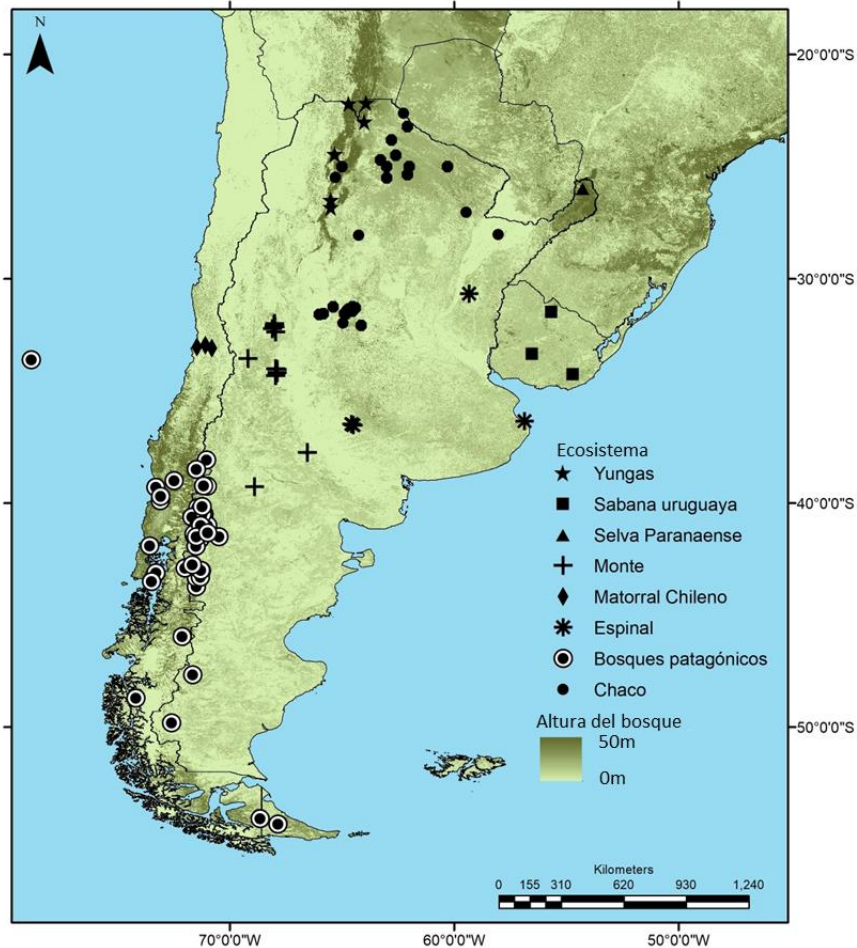


Figura 2.1. Mapa de ubicación de las publicaciones obtenidas a partir de la búsqueda bibliográfica de los efectos del ganado doméstico en los ecosistemas boscosos del sur de Sudamérica (Argentina, Chile y Uruguay) (para más detalles ver Tabla S2.1). Los símbolos corresponden a los lugares de estudio. El punto en el Océano Pacífico corresponde al archipiélago Juan Fernández, isla Robinson Crusoe. La capa de altura (m) del bosque (modificada a partir de Simard et al. 2011) se incluye en el mapa para mostrar la distribución de los principales ecosistemas boscosos y leñosos presentes en la región.

Tabla 2.1. Número de casos con efectos positivos, negativos y neutros del ganado sobre las principales variables de respuesta ecológica estudiadas a lo largo de los ecosistemas boscosos y leñosos en el sur de Sudamérica.

Ecosistema	Variable	Efecto del ganado		
		Positivo	Negativo	Neutro
Chaco	Conservación de la diversidad de fauna	1	12	8
	Conservación de los elementos del paisaje	-	2	-
	Conservación de las características del suelo	1	6	-
	Conservación de la estructura, composición y dinámica de la vegetación	7	29	3
	Prevención de invasiones de plantas	1	-	-
Matorral Chileno	Conservación de la estructura, composición y dinámica de la vegetación	1	2	1
Espinal	Conservación de la diversidad de fauna	-	1	-
	Conservación de la estructura, composición y dinámica de la vegetación	1	4	1
Monte	Conservación de la diversidad de fauna	1	2	2
	Conservación de las características del suelo	5	2	1
	Conservación de la estructura, composición y dinámica de la vegetación	3	9	2
Bosque Patagónico	Conservación de la diversidad de fauna	4	6	3
	Conservación de los elementos del paisaje	1	1	-
	Conservación de las características del suelo	-	6	-
	Conservación de la estructura, composición y dinámica de la vegetación	8	47	10
	Mantenimiento de las condiciones abióticas	1	-	1
	Prevención de invasiones de plantas	-	1	-
	Reducción de la frecuencia y probabilidad de incendios	1	3	2
Sabana Uruguaya	Conservación de las características del suelo	-	2	-
	Conservación de la estructura, composición y dinámica de la vegetación	-	2	2
Selva Paranaense	Conservación de la diversidad de fauna	-	1	-
Yungas	Conservación de la diversidad de fauna	-	2	2
	Conservación de las características del suelo	-	2	-
	Conservación de la estructura, composición y dinámica de la vegetación	-	2	-
	Reducción de la frecuencia y probabilidad de incendios	1	-	-

Considerando todos los ecosistemas, se reportaron efectos negativos en ~66% de los casos de estudio (145 de 220), efectos positivos en ~17% (37) de los casos y efectos neutros en ~17% (38) de los casos (Fig. 2.2).

Analizando las variables ecológicas consideradas, la conservación de la estructura, composición y dinámica de la vegetación fue, con mucho, la variable más estudiada, con ~61% de los casos analizados (134 de 220) (Tabla 2.1), seguida por la conservación de la diversidad de fauna con ~20% (45) y la conservación del suelo con ~11% (25). El resto de las variables totalizaron en conjunto ~7% de los casos analizados: reducción de la frecuencia de incendios (7), conservación de elementos del paisaje (5), prevención de invasiones vegetales (2) y mantenimiento de condiciones abióticas (2).

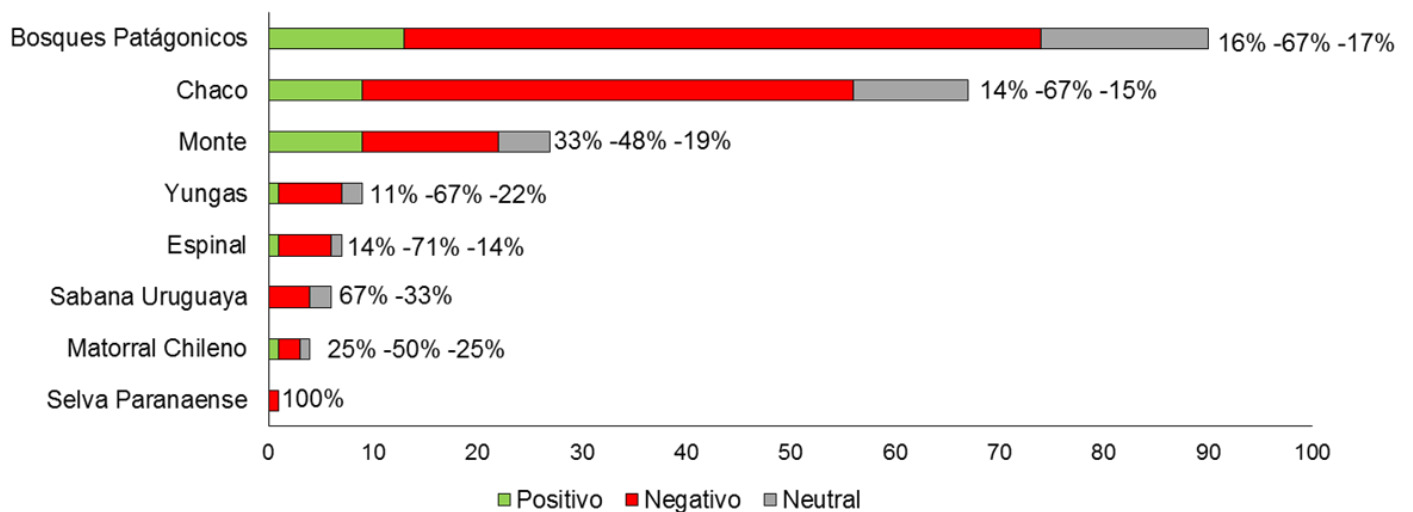


Figura 2.2. Número de casos de estudio que evalúan los efectos (positivos, negativos y neutros) del ganado doméstico en los ocho ecosistemas boscosos y leñosos del sur de Sudamérica (Argentina, Chile y Uruguay). Los números junto a las barras representan el porcentaje relativo de efectos positivos, negativos y neutros, respectivamente.

Clasificación de los casos de estudio

El Análisis de Correspondencia Múltiple (ACM) produjo seis ejes factoriales que en conjunto explicaron 78,9% de la varianza total. Los casos de estudio excluidos del análisis debido a sus bajas frecuencias fueron 14 en total (4 para Matorral Chileno, 1 para Selva Paranaense, 5 para la conservación de características del paisaje, 2 para el mantenimiento de las condiciones abióticas y 2 para la prevención de invasiones de plantas). El análisis de clasificación separó los casos de estudio en seis grupos principales, caracterizados por efectos, ecosistemas y variables (Fig. 2.3). De tal modo, la pertenencia al mismo grupo de efectos y ecosistemas no significa que dichos efectos se verifiquen solo

en esos ecosistemas, sino que aparecen más vinculados entre sí que con respecto a otros efectos y ecosistemas.

El primer grupo contuvo 15 casos relacionados con la reducción de la frecuencia de incendios (valor test = 5,97; $p < 0,001$) y los bosques de Yungas (valor test = 6,96; $p < 0,001$). El segundo grupo incluyó siete casos relacionados con el ecosistema Espinal (valor test = 7,27; $p < 0,001$). El tercer grupo estuvo representado por seis casos localizados principalmente en la Sabana Uruguaya (valor test = 6,80; $p < 0,001$). El cuarto grupo estuvo representado por 56 casos que en su mayoría describen efectos positivos (valor test = 8,48; $p < 0,001$), localizados principalmente en el ecosistema de Monte (valor test = 6,74; $p < 0,001$) y relacionados con la variable ecológica: conservación de las características del suelo (valor test = 6,29; $p < 0,001$). El quinto grupo comprendió 28 casos caracterizados en su mayoría por efectos neutros del ganado (valor test = 10,91; $p < 0,001$) y relacionados con la conservación de la diversidad de fauna (valor test = 3,17; $p < 0,001$). El sexto grupo contuvo 97 casos caracterizados por efectos negativos del ganado (valor test = 10,38; $p < 0,001$), relacionados con la conservación de la estructura, composición y dinámica de la vegetación (valor test = 4,87; $p = 0,001$), localizados predominantemente en el Bosque Patagónico (valor test = 3,34; $p < 0,001$) y en el Chaco (valor test = 3,08; $p < 0,001$).

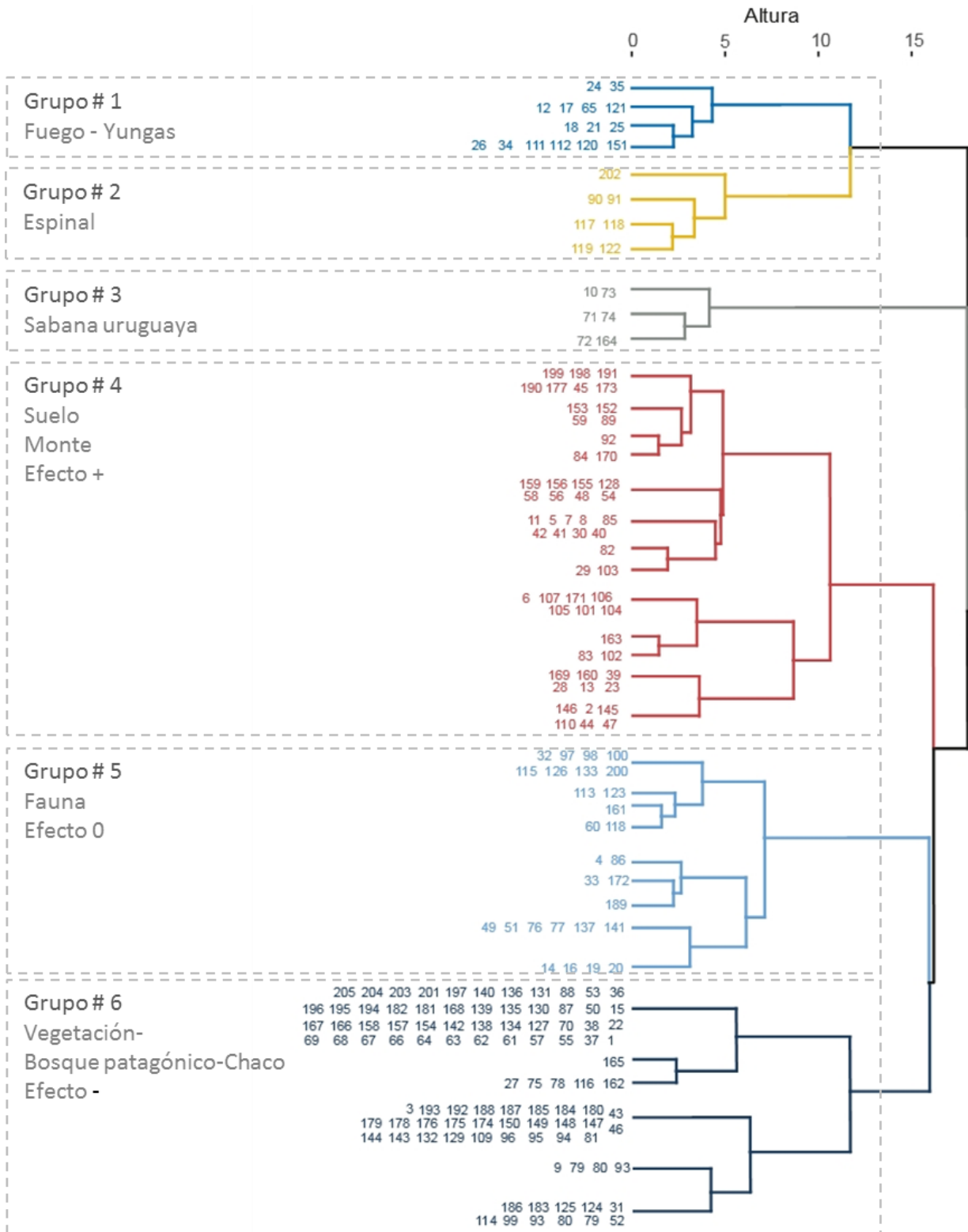


Figura 2.3. Dendrograma resultante del análisis de clasificación considerando efectos del ganado, variables ecológicas y ecosistemas boscosos y leñosos. Los números indican el caso de estudio (para más detalles ver Tabla S2.1). Altura es el valor del criterio asociado con el método de agrupación (Ward) para la cercanía de las agrupaciones; a menor valor, más similares son las agrupaciones.

DISCUSIÓN

Los efectos del pastoreo y ramoneo por parte del ganado doméstico en los bosques del sur de Sudamérica no son homogéneos, sino que dependen del ecosistema forestal y del atributo del bosque que se analice. Sin embargo, existe una clara tendencia con efectos negativos del ganado para la conservación de la naturaleza y el manejo forestal sostenible en la mayoría de las ecorregiones y variables ecológicas consideradas. Los esfuerzos de investigación sobre los efectos del ganado se concentran en dos (Bosque Patagónico y Chaco) de las ocho ecorregiones boscosas y leñosas del sur de Sudamérica consideradas. Se comprobó que la mayoría de los efectos negativos del ganado están asociados a ecosistemas templando como lo es el Bosque Patagónico, aunque también con ecosistemas diversos y semiáridos como el Chaco. Los efectos positivos se asociaron a ecosistemas áridos, donde predominan los pastizales, como es el caso del monte; sin embargo, esto no implica que el efecto del ganado sobre este ecosistema siempre sea positivo, sino que se encontraron un mayor número de publicaciones describiendo efectos positivos para este ecosistema. Por otro lado, el efecto positivo del ganado se relacionó con variables relacionadas de la conservación del suelo. Los efectos neutros no se asociaron a ningún ecosistema en particular. A continuación, se discuten los resultados hallados en este estudio en función de las agrupaciones producidas por el análisis de clasificación.

Reducción de la frecuencia y probabilidad de incendios; ecosistema Yungas (Grupo 1)

En líneas generales, los incendios no se asociaron a ningún efecto en particular. Es ampliamente reconocido el papel relevante que tienen los grandes herbívoros como reguladores de la dinámica espacial y temporal del fuego en bosques, pastizales y sabanas (Hobbs 1996). En los ambientes donde el fuego forma parte de la dinámica de los ecosistemas, como en las sabanas, no se encontraron muchas publicaciones que vinculen fuego y ganado. Las publicaciones sobre las interacciones entre fuego y ganadería identificadas en esta revisión, que en su mayoría provienen de los Bosques Patagónicos, demostraron que el ganado puede modificar el régimen de fuego, aumentando la inflamabilidad mediante el ramoneo selectivo de los sistemas arbustal y

bosque (Blackhall et al. 2015b). Es probable que los bosques húmedos de Yungas tengan un régimen de fuego infrecuente, dependiente de sequías extremas, como ocurre en los bosques húmedos tropicales de Sudamérica y Asia en relación a sequías relacionadas con eventos climáticos como El Niño (Goldammer 1993). En general, existe una correlación negativa entre el fuego y el reclutamiento de árboles, que puede explicarse tanto por los efectos directos sobre la mortalidad de las plántulas y los árboles jóvenes, como por los efectos indirectos sobre la fertilidad del suelo y la disponibilidad de agua en el suelo (Ivanauskas et al. 2003). Una mayor intensidad de pastoreo en general reduce la frecuencia de incendios en Yungas (Carilla y Grau 2010). La disminución del establecimiento de árboles durante el siglo XX reflejó la disminución del pastoreo y el aumento del fuego (Carilla y Grau 2010). Por ende, el fuego parece facilitar la invasión del bosque sobre el pastizal, seguramente asociado a una disminución de la competencia con pastos y arbustos (Grau y Veblen 2001). Complementariamente, se identificaron cambios en la composición de árboles adultos en relación a la presencia ganadera (Carilla y Grau 2010, Blundo et al. 2012).

El ramoneo del ganado altera la calidad y cantidad de combustible leñoso. Similares resultados han sido obtenidos en otras regiones del mundo. En EE.UU., los grandes herbívoros tienen un papel importante en el mantenimiento del régimen de incendios (periodicidad de incendios de baja magnitud). En el norte de Australia, como consecuencia de la disminución de la frecuencia de los incendios debido a que el ganado disminuye el material combustible y fomenta el crecimiento de renovales de árboles no combustibles, frecuentemente las sabanas naturales se transforman en bosques nuevos (Sharp y Whittaker 2003; Tasker y Bradstock 2006; Lehmann et al. 2014).

Ecosistema Espinal (Grupo 2); Ecosistema Sabana Uruguaya (Grupo 3)

Dos de los ecosistemas boscosos relevados (Espinal y Sabana Uruguaya) no se asociaron con ningún efecto ni variable ecológica en particular. Ambos ecosistemas recibieron poca atención desde una mirada de investigación de los impactos del ganado, ya que solo se registraron 7 casos (4 autores) y 6 casos (3 autores), respectivamente. Todas las publicaciones son de los últimos dos años, lo que indicaría que el tema está comenzando a tomar relevancia en estas

regiones. El Espinal en particular es un ecosistema con alto grado de modificación, ya que en su mayoría fue reemplazado para cultivos de soja, entre otros (Nanni et al. 2018). Quedan pocos relictos de Espinal y los que hay se encuentran con ganado de los pobladores locales (Mares y Schmidly 1991). En relación a la Sabana Uruguaya, los estudios realizados se enfocaron en bosques ribereños dentro de la matriz de sabana.

Efectos positivos; Conservación de las características del suelo; ecosistema Monte (Grupo 4)

En líneas generales, los efectos positivos se asociaron a la conservación del suelo, en principio por el aumento en la materia orgánica, debido a las deposiciones. El ganado es considerado como un importante regulador directo e indirecto del ciclo de nutrientes (Binkley et al. 2003; Meglioli et al. 2013). El ganado aumenta la disponibilidad local de nutrientes del suelo por la conversión de biomasa vegetal, de la cual se alimenta, a estiércol y orina (Pastor et al. 2006). Por otro lado, los efectos positivos del ganado (encontrados en este grupo) ocurrieron a escalas locales o sobre grupos en particular, y estuvieron relacionados con el incremento de la germinación y la dispersión de semillas (Venier et al. 2012).

Este grupo también lo compuso el ecosistema de Monte, en donde se realizaron varios de los estudios del efecto del ganado sobre la conservación del suelo. En general el efecto neto del ganado sobre el Monte no es positivo. La presencia ganadera por casi dos siglos en el Monte resultó en el predominio de arbustos altos y poco palatables o enanos y espinosos (Guevara et al. 2009). La heboría por parte del ganado, en este ecosistema, modifica la estructura espacial de las comunidades, disminuyendo la cobertura de arbustos y de pastos, en particular los más palatable (Gonnet 2001; Bisigato et al. 2008; Campanella y Bisigato 2010). A su vez, el ganado puede afectar indirectamente los niveles de polinización de las plantas a través de modificaciones en el ensamble de plantas y/o sus polinizadores (Tadey 2008). Altas cargas ganaderas disminuyen la riqueza de polinizadores, y la tasa de visita por medio de la reducción de la abundancia de insectos (Tadey 2015; Tadey 2016). Un

aumento en las cargas ganaderas reduce el peso de los frutos y la germinación de las plantas consumidas, sin embargo mejora el vigor de las plántulas (Tadey y Souto 2016). La densidad del ganado descripta en los estudio de Monte fue variable lo que influyó sobre los efectos encontrados.

Es posible que las estrategias adaptativas de las plantas para tolerar la aridez también les sean útiles para soportar adecuadamente cierto nivel de herbivoría (Cingolani et al. 2005a; Quiroga et al. 2010). Sin embargo, existe numerosa bibliografía que describe efectos negativos del ganado sobre numerosas variables en este ecosistema. Esta bibliografía no fue seleccionada dentro de la selección bibliográfica realizada, ya que no cumplía con todos las limitaciones impuestas. Una de las limitaciones de la presente búsqueda bibliográfica fue la elección de las palabras claves, y la más determinante en este caso fue bosque (*forest*) sobre todo para los ecosistemas que están en el límite de las definiciones, como lo es el monte o el espinal. Por tal motivo muchos artículos no fueron incluidos en los resultados ya que no cumplían con todas las restricciones establecidas. Esto limita la profundidad y conclusiones que se pueden obtener para este tipo de sistemas en la presente revisión bibliográfica.

Efectos neutros; Conservación de la diversidad de fauna (Grupo 5)

La conservación de la diversidad de fauna nativa, la segunda variable de respuesta más estudiada en el sur de Sudamérica, reporta en su mayoría efectos neutros. Los efectos neutros no se asociaron a ningún ecosistema en particular. Los efectos neutros no se darían por sustitución de especies frente a las diferentes condiciones ganaderas, sino por una posible falta de efecto visible sobre la fauna. Se ha reportado que el ganado tiene efectos neutros o positivos en la abundancia o la diversidad de la fauna, con un cambio en la composición de especies hacia especies más generalistas (Gill y Fuller 2007; Foster et al. 2014). Los efectos del ganado sobre la fauna dependieron del grupo estudiado, ya sean mamíferos, aves o invertebrados.

Para los mamíferos, se encontró que el ganado cambió la estructura de la vegetación y la cobertura de manera tal que afectó negativamente a los pequeños mamíferos (Nanni 2015). Por su parte, los ungulados se vieron más afectados por la competencia por interferencia que por los cambios en la

cantidad y calidad del forraje. La herbivoría por ganado limita el uso del hábitat por parte de las especies nativas (Côté et al. 2004), especialmente de otros herbívoros. Se encontró que el ganado restringe el uso de hábitat de herbívoros nativos en el Bosque Patagónico y en el Espinal (Frid 2001; Meier y Merino 2007; Vila et al. 2008; Soler Esteban et al. 2012). No se encontró ningún trabajo que describiera una interacción de facilitación entre el ganado y otros mamíferos. Con respecto a las aves, en Perú se encontró que la densidad de ganado afectó positivamente la riqueza de especies de aves rapaces que buscaban alimento en hábitats abiertos (Piana y Marsden 2014). Otros artículos reportaron que la presencia de ganado no tuvo efectos en la depredación de nidos de aves (De Santo et al. 2002; Mezquida et al. 2004). Los invertebrados también mostraron en su mayoría respuestas negativas a la herbivoría (Foster et al. 2014). Sin embargo, parece que la diversidad y abundancia de escarabajos de tierra se ven favorecidas por la presencia de ganado (Sasal et al. 2017).

Efectos negativos; Conservación de la composición, estructura y dinámica de la vegetación; ecosistemas Bosque Patagónico y Chaco (Grupo 6)

En general, las respuestas de los atributos de la vegetación (ej. reclutamiento, abundancia y crecimiento de renovales) al ramoneo han sido negativas, tanto en los bosques templados (i.e. Bosque Patagónico) como en los bosques subtropicales secos (Chaco) (Teich et al. 2005a; Blackhall et al. 2008; Aschero y Garcia 2012; Zamorano-Elgueta et al. 2014). Efectos similares también han sido reportados para bosques templados de América del Norte, donde la literatura sugiere que el ramoneo por ganado suele tener efectos negativos en la regeneración de los bosques (Belsky and Blumenthal 1997; Jones 2000; Kaufmann et al. 2014; Leopold y Hess 2017). Lo mismo ocurre en otros bosques tropicales y subtropicales secos del centro y sur de América, donde se observó que el efecto negativo del ramoneo sobre las especies de plantas leñosas aumenta con la intensidad del ramoneo del ganado (Griscom et al. 2009; Marquardt et al. 2009). Por otro lado, Vieira et al. (2006) no detectaron efectos negativos del ganado sobre la supervivencia de los renovales en los bosques secos del centro de Brasil. La degradación en la vegetación podría influir en las redes tróficas, en particular en aquellos componentes bióticos que dependen especialmente de este estrato, generando cambios a nivel de

comunidades y ecosistemas. Sin embargo, a la luz de la información disponible, estas relaciones aún no han sido suficientemente exploradas en la región. Es posible que se hayan descrito tantos efectos negativos en estos ecosistemas dada la ausencia de grandes ungulados nativos, en particular en los ecosistemas templados. Otra opción posible es el tiempo de crecimiento y regeneración de las especies de árboles de estas regiones. En general las especies de árboles predominantes son de crecimientos lentos, para el Chaco es probable que las diversas prácticas de manejo, además de que en general el ganado se encuentra a mayores abundancias que la fauna nativa, hagan más relevantes los efectos negativos.

Sin embargo, tanto en el Chaco como en los Bosques Patagónicos, también se reportaron, aunque en menor medida, efectos positivos del ganado, en particular incrementos de la germinación, dispersión de semillas y producción de flores y frutos de diversas especies (Venier et al. 2012; de Paz y Raffaele 2013). El ganado dispersa las semillas y sus heces proporcionan un microclima favorable para la germinación (por ejemplo, *Enterolobium* spp., *Guazuma* spp.) (Janzen 1970). El ganado también puede beneficiar a las plántulas de árboles al alimentarse de pastos competidores del sotobosque (Belsky y Blumenthal 1997; Darabant et al. 2007). Sin embargo, es posible que los efectos positivos descritos estén vinculados a situaciones particulares de ambientes previamente disturbados, como por ejemplo por fuego. Los efectos de interacción entre diversos disturbios antrópicos requerirán mayor atención en todos los ecosistemas boscosos abordados.

En este estudio, a los fines de efectuar una generalización de los efectos del ganado y por la relativa escasa información disponible para cada una de los atributos del bosque, la definición de las categorías de las variables respuesta fueron amplias. Hay un claro sesgo en el sur de Sudamérica hacia estudiar los atributos del bosque a nivel de composición, estructura y dinámica de la vegetación, y hacia estudios realizados a nivel de comunidad por sobre poblaciones o ecosistemas (Ballari et al. 2015). Este nivel está dado en general por la necesidad de los estudios de comprender la respuesta de los árboles a nivel comunitario, en lugar de las respuestas específicas de especies o individuos (Cromsigt y Kuijper 2011). Por ejemplo, la variable respuesta

regeneración incluyó a la germinación, establecimiento y supervivencia de renovales. Es muy probable que el ganado tenga efectos diferenciales en estos diferentes estadios de las plantas. Si se incrementan las investigaciones en el tema, se espera que futuros análisis puedan realizarse enfocándose en cada variable específica y así lograr una comprensión más detallada de los procesos del bosque afectados por el ramoneo del ganado vacuno.

Ecosistemas y variables ecológicas poco investigadas en los bosques del sur de Sudamérica

En el Matorral Chileno se reportaron efectos positivos del ganado, favoreciendo la germinación, la dispersión de semillas y la producción de flores y frutos (Fuentes et al. 1989). En la única publicación que se encontró, aparentemente el ganado vacuno y caprino dispersa (por consumo) relativamente más a *Acacia caven* que a *Prosopis chilensis*, llevando a una transformación de la composición del bosque (Fuentes et al. 1989). En los ecosistemas áridos se observó una mayor proporción de efectos positivos del ganado, ya que las adaptaciones a la aridez también funcionan para tolerar la herbivoría (Quiroga et al. 2010). Sin embargo, también han sido reportados efectos negativos sobre la abundancia de *P. chilensis*, así como sobre el establecimiento y crecimiento de *Beilschmiedia miersii*. La transformación del paisaje en el centro y sur de Chile ocurre desde la tiempos precolombinos, intensificándose progresivamente a partir de la colonización española y, llegando a su máxima intensidad a fines del siglo XIX con una intensa deforestación para satisfacer las necesidades internas de la economía, dando lugar a una competencia por espacio entre el uso del bosque, ya sea para ganadería o uso ocasional, la agricultura y la actividad minera (Muñoz-Pedreros y Larraín 2002). Por este motivo se pone de manifiesto la necesidad de evaluar el paisaje en el sur y centro de Chile, espacio rural fuertemente transformado en los últimos siglos y en particular en las últimas décadas producto de la actividad silvo-agropecuaria (Muñoz-Pedreros et al. 2000).

Se encontró una única publicación para la Selva Paranaense, a pesar de que hay abundante ganado en la zona. Esto probablemente se deba a que la mayoría del ganado vacuno se encuentra bajo sistemas silvo-pastoriles en bosques implantados, los cuales no fueron el foco de estudio de la presente

revisión. Sería importante encarar estudios en relación a los impactos del ganado en los bosques implantados y nativos de este ecosistema.

Para el sur de Sudamérica, la evidencia disponible sobre la relación entre plantas invasoras y ganado es escasa y limitada a unos pocos ecosistemas (Chaco, Matorral Chileno y Bosque Patagónico). Para el Chaco, se ha visto que el ganado reduce la invasión de árboles exóticos mediante la reducción de su crecimiento a través del ramoneo selectivo (Capó et al. 2016). En los Bosques Patagónicos, el ganado estaría facilitando la invasión de algunas especies introducidas, como diferentes especies de plantas (Vidal et al. 2011). A nivel global, también, existe evidencia contradictoria sobre si la herbivoría por ganado puede frenar o promover la invasión de flora introducida (Vavra et al. 2007). Se necesitan más estudios para dilucidar el efecto del ganado como dispersor de plantas nativas e introducidas, especialmente porque los sistemas silvo-pastoriles bajo bosque nativo se están fomentando como una práctica de manejo forestal en la región (Peri et al. 2016).

Los cambios en la estructura del paisaje debido al ramoneo del ganado fueron escasamente reportados en las publicaciones relevadas. La frontera agrícola está avanzando sobre áreas productivas de menor calidad, empujando al ganado a zonas más desfavorables, como los bosques. Los modelos tradicionales de transición de la vegetación en los ecosistemas forestales han ignorado las influencias de los ungulados, mientras que las investigaciones sobre los efectos de los herbívoros han excluido típicamente otras perturbaciones (Wisdom et al. 2006). Las investigaciones a escala de paisaje de los efectos de los herbívoros deben considerar las interacciones de la herbivoría con otros disturbios, bajo densidades y especies de ungulados variables, en extensiones espaciales tales que sean de interés para los administradores de bosques y pastizales. Sería importante obtener información sobre la productividad forestal (por ejemplo, de las selvas tropicales a las sabanas) para poder comparar las respuestas de las plantas a los herbívoros a través de un rango de productividad vegetal de los ecosistemas forestales.

CONCLUSIONES

Los resultados de este estudio muestran que los efectos del ramoneo por parte del ganado vacuno doméstico en los bosques del sur de Sudamérica no son homogéneos, sino que varían según el ecosistema y la variable ecológica considerada. No obstante, y de acuerdo a la evidencia disponible, existe un predominio de efectos negativos del ganado sobre la conservación del bosque para la mayoría de los ecosistemas y variables ecológicas consideradas.

A pesar de la amplia distribución del ganado doméstico en los bosques del sur de Sudamérica, así como de su relevancia como recurso económico y valor cultural, las publicaciones resultantes de la búsqueda bibliográfica aquí realizada se hallan mayormente restringidas a un reducido número de ecosistemas y variables ecológicas. Si bien este hecho podría limitar las generalizaciones que este estudio realiza sobre los efectos del ganado en el bosque, emergen patrones generales claros de la información aquí reunida y analizada. Los esfuerzos de investigación sobre los efectos del ganado se concentran en dos (Bosque Patagónico y Chaco) de los ocho ecosistemas boscosos y leñosos del sur de Sudamérica considerados. Se comprobó que la mayoría de los efectos negativos del ganado están asociados a sistemas templados (Bosque Patagónico), aunque también a ecosistemas diversos y semiáridos como el Chaco. Los efectos neutros no se asociaron a ningún ecosistema en particular, pero sí con los indicadores de diversidad de fauna. Los efectos positivos en su mayoría se asociaron a variables de la conservación de suelos.

Diferentes efectos del ganado encontrados aquí pueden ser parcialmente explicados por diferencias en la historia de pastoreo y presión de ramoneo a lo largo de los diferentes ecosistemas. La mayoría de las publicaciones no reportan datos sobre la abundancia o densidad animal, sino más bien que la infieren a partir de índices indirectos tales como heces y sendas, estimación de índices de ramoneo y entrevistas con los propietarios del ganado. Futuras investigaciones deberían incluir la cuantificación de la densidad animal asociada al efecto ecológico evaluado, a fin de establecer umbrales de daño por debajo de los cuáles sería posible mantener los valores deseados de conservación del bosque y asegurar que sea compatible con un manejo sostenible.

Finalmente, se recomienda promover estudios adicionales a escalas amplias estableciendo métodos observacionales-comparativos y experimentales estándares, así como también métricas comunes, controlados por la abundancia del ganado, en particular en los ecosistemas menos estudiados. Esto permitirá mejorar sustancialmente el entendimiento de las interacciones entre el ganado vacuno doméstico y los diferentes componentes bióticos y abióticos del bosque. Estos resultados permitirían a su vez avanzar en un manejo sustentable del ganado, compatible con la conservación del bosque en el sur de Sudamérica.

Bibliografía

- Adams SN (1975) Sheep and cattle grazing in forest: A review. *J Appl Ecol* 12:143–152
- Aschero V, Garcia D (2012) The fencing paradigm in woodland conservation: consequences for recruitment of a semi-arid tree. *Appl Veg Sci* 15:307–317 . doi: 10.1111/j.1654-109X.2011.01180.x
- Asner GP, Elmore AJ, Olander LP, Martin RE, Harris AT (2004) Grazing Systems, Ecosystem Responses, and Global Change. *Annu Rev Environ Resour* 29:261–299 . doi: 10.1146/annurev.energy.29.062403.102142
- Augustine DJ, Frelich LE, Jordan PA, Applications SE, Nov N (1998) Evidence for Two Alternate Stable States in an Ungulate Grazing System. *Ecol Appl* 8:1260–1269
- Ballari SA, Anderson CB, Valenzuela AEJ (2015) Understanding trends in biological invasions by introduced mammals in southern South America: a review of research and management. *Mamm Rev* 46:229–240 . doi: 10.1111/mam.12065
- Ballari SA, Kuebbing SE, Nuñez MA (2016) Potential problems of removing one invasive species at a time: Interactions between invasive vertebrates and unexpected effects of removal programs. *PeerJ Prepr PeerJ* 4:e2: . doi: 10.7287/peerj.preprints.1651v1
- Belsky AJ, Blumenthal DM (1997) Effects of Livestock Grazing on Stand

- Dynamics and Soils in Upland Forests of the Interior West. *Conserv Biol* 11:315–327 . doi: 10.1046/j.1523-1739.1997.95405.x
- Binkley D, Senock R, Bird S, Cole TG (2003) Twenty years of stand development in pure and mixed stands of *Eucalyptus saligna* and nitrogen-fixing *Facaltaria moluccana*. *For Ecol Manage* 182:93–102 . doi: [https://doi.org/10.1016/S0378-1127\(03\)00028-8](https://doi.org/10.1016/S0378-1127(03)00028-8)
- Bisigato A, Lopez Laphitz R, Carrera A (2008) Non-linear relationships between grazing pressure and conservation of soil resources in Patagonian Monte shrublands
- Blackhall M, Raffaele E, Veblen T (2008) Cattle affect early post-fire regeneration in a *Nothofagus dombeyi*-*Austrocedrus chilensis* mixed forest in northern Patagonia, Argentina. *Biol Conserv* 141:2251–2261 . doi: 10.1016/j.biocon.2008.06.016
- Blackhall M, Veblen TT, Raffaele E (2015) Recent fire and cattle herbivory enhance plant-level fuel flammability in shrublands. *J Veg Sci* 26:123–133 . doi: 10.1111/jvs.12216
- Campanella MV, Bisigato AJ (2010) What causes changes in plant litter quality and quantity as consequence of grazing in the Patagonian Monte: Plant cover reduction or changes in species composition? *Austral Ecol* 35:787–793 . doi: 10.1111/j.1442-9993.2009.02085.x
- Capó EA, Aguilar R, Renison D (2016) Livestock reduces juvenile tree growth of alien invasive species with a minimal effect on natives: a field experiment using exclosures. *Biol Invasions* 18:2943–2950 . doi: 10.1007/s10530-016-1185-3
- Carilla J, Grau HR (2010) 150 Years of Tree Establishment, Land Use and Climate Change in Montane Grasslands, Northwest Argentina. *Biotropica* 42:49–58 . doi: 10.1111/j.1744-7429.2009.00565.x
- Cingolani AM, Noy-Meir I, Díaz S (2005) Grazing effects on rangeland diversity: a synthesis of contemporary models. *Ecol Appl* 15:757–773 . doi: 10.1890/03-5272

- Cingolani AM, Noy-Meir I, Renison DD, Cabido M (2008) La ganadería extensiva: ¿ es compatible con la conservación de la biodiversidad y de los suelos? *Ecol austral* 18:253–271
- Côté SD, Rooney TP, Tremblay J-P, Dussault C, Waller DM (2004) Ecological Impacts of Deer Overabundance. *Annu Rev Ecol Evol Syst* 35:113–147 . doi: 10.2307/30034112
- Cromsigt JPGM, Kuijper DPJ (2011) Revisiting the browsing lawn concept: Evolutionary Interactions or pruning herbivores? *Perspect Plant Ecol Evol Syst* 13:207–215 . doi: <https://doi.org/10.1016/j.ppees.2011.04.004>
- Darabant A, Rai PB, Tenzin K, Roder W, Gratzner G (2007) Cattle grazing facilitates tree regeneration in a conifer forest with palatable bamboo understory. *For Ecol Manage* 252:73–83 . doi: 10.1016/j.foreco.2007.06.018
- de Paz M, Raffaele E (2013) Cattle change plant reproductive phenology, promoting community changes in a post-fire *Nothofagus* forest in northern Patagonia, Argentina. *J Plant Ecol* 6:459–467 . doi: 10.1093/jpe/rtt004
- De Santo TL, Willson MF, Sieving KE, Armesto JJ (2002) Nesting biology of Tapaculos (Rhinocryptidae) in fragmented south-temperate rainforests of Chile. *Condor* 104:482–495 . doi: 10.1650/0010-5422(2002)104[0482:NBOTRI]2.0.CO;2
- Díaz S, Lavorel S, McIntyre S, Falczuk V, Casanoves F, Milchunas DGDG, Skarpe C, Rusch G, Sternberg M, Noy-Meir I, Landsberg J, Zhang W, Clark H, Campbell BDBD (2006) Plant trait responses to grazing - A global synthesis. *Glob Chang Biol* 12:1–29 . doi: 10.1111/j.1365-2486.2006.01288.x
- Echávarri V, López I, Amunátegui R (2014) Boletín de carne bovina: tendencias de producción , precios y comercio exterior. Chile
- FAO (2018) Transforming the livestock sector through the Sustainable Development Goals. Rome, Italy
- FAO (2012) FRA 2015- Términos y Definiciones Programa de Evaluación de los

Recursos Forestales Mundiales

- Foster CN, Barton PS, Lindenmayer DB (2014) Effects of large native herbivores on other animals. *J Appl Ecol* 51:929–938 . doi: 10.1111/1365-2664.12268
- Frid A (2001) Habitat use by endangered huemul (*Hippocamelus bisulcus*): cattle, snow, and the problem of multiple causes. *Biol Conserv* 100:261–267 . doi: 10.1016/S0006-3207(01)00064-7
- Fuentes ER, Avilés R, Segura A (1989) Landscape change under indirect effects of human use: the Savanna of Central Chile. *Landsc Ecol* 2:73–80 . doi: 10.1007/BF00137151
- Fuller RJ, Gill RMA (2001) Ecological impacts of increasing numbers of deer in British woodland. *Forestry* 74:193–199 . doi: 10.1093/forestry/74.3.193
- Gill RMA, Fuller RJ (2007) The effects of deer browsing on woodland structure and songbirds in lowland Britain. *Ibis (Lond 1859)* 149:119–127 . doi: 10.1111/j.1474-919X.2007.00731.x
- Goheen JR, Palmer TM, Keesing F, Riginos C, Young TP (2010) Large herbivores facilitate savanna tree establishment via diverse and indirect pathways. *J Anim Ecol* 79:372–382 . doi: 10.1111/j.1365-2656.2009.01644.x
- Goldammer JG (1993) No TitleHistorical biogeography of fire: tropical and subtropical. In: Goldammer PJ, Crutzen JG (eds) *Fire in the Environment. The Ecological, Atmospheric, and Climatic Importance of Vegetation Fires*. Wiley, Chichester, UK, pp 297–314
- Gonnet JM (2001) Influence of cattle grazing on population density and species richness of granivorous birds (Emberizidae) in the arid plain of the Monte, Argentina. *J Arid Environ* 48:569–579 . doi: 10.1006/jare.2000.0777
- Grau HR, Veblen TT (2001) Rainfall variability, fire and vegetation dynamics in neotropical montane ecosystems in north-western Argentina. *J Biogeogr* 27:1107–1121 . doi: 10.1046/j.1365-2699.2000.00488.x
- Griscom HP, Griscom BW, Ashton MS (2009) Forest regeneration from pasture in the dry tropics of Panama: Effects of cattle, exotic grass, and forested

- riparia. *Restor Ecol* 17:117–126 . doi: 10.1111/j.1526-100X.2007.00342.x
- Guevara JC, Grünwaldt EG, Estevez OR, Bisigato AJ, Blanco LJ, Biurrún FN, Ferrando CA, Chirino CC, Morici E, Fernández B, Allegretti LI, Passera CB (2009) Range and livestock production in the Monte Desert, Argentina. *J Arid Environ* 73:228–237 . doi: 10.1016/j.jaridenv.2008.02.001
- Hester AJ, Bergman M, Iason GR, Moen J (2006) Impacts of large herbivores on plant community structure and dynamics. In: Danell K, Bergström R, Duncan P, Pastor J (eds) *Large Herbivore Ecology, Ecosystem Dynamic and Conservation*. Cambridge University Press, Cambridge, pp 97–141
- Hester AJ, Edenius L, Buttenschon RM, Kuiters AT (2000) Interactions between forests and herbivores: the role of controlled grazing experiments. *Forestry* 73:381–391 . doi: 10.1093/forestry/73.4.381
- Hobbs NT (2006) Large herbivores as sources of disturbance in ecosystems. In: Danell K, Bergström R, Duncan P, Pastor J (eds) *Large Herbivore Ecology, Ecosystem Dynamics and Conservation*. Cambridge University Press, Cambridge, pp 261–288
- Hobbs NT (1996) Modification of ecosystems by ungulates. *J Wildl Manage* 60:695–713
- Huntly N (1991) Herbivores and the dynamics of communities and ecosystems. *Annu Rev Ecol Syst* 22:477–503
- Ivanauskas NM, Monteiro R, Rodrigues RR (2003) Alterations following a fire in a forest community of Alto Rio Xingu. *For Ecol Manage* 184:239–250 . doi: [https://doi.org/10.1016/S0378-1127\(03\)00156-7](https://doi.org/10.1016/S0378-1127(03)00156-7)
- Janzen DH (1970) Herbivores and the Number of Tree Species in Tropical Forests. *Am Nat* 104:501–528
- Jones A (2000) Effects of cattle grazing on North American arid ecosystems: a quantitative review. *West North Am Nat* 60:155–164
- Kaufmann J, Bork EW, Alexander MJ, Blenis P V (2014) Effects of open-range cattle grazing on deciduous tree regeneration, damage, and mortality

- following patch logging. *Can J For Res* 44:777–783 . doi: 10.1139/cjfr-2014-0131
- Lasanta Martínez T (2010) Pastoreo en áreas de montaña: Estrategias e impactos en el territorio. *Estud Geográficos* LXXI:203–233
- Lê S, Josse J, Husson F (2008) FactoMineR: An R Package for Multivariate Analysis. *J Stat Software*; Vol 1, Issue 1
- Lehmann CER, Anderson TM, Sankaran M, Higgins SI, Archibald S, Hoffmann WA, Hanan NP, Williams RJ, Fensham RJ, Felfili J, Hutley LB, Ratnam J, San Jose J, Montes R, Franklin D, Russell-Smith J, Ryan CM, Durigan G, Hiernaux P, Haidar R, Bowman DMJS, Bond WJ (2014) Savanna Vegetation-Fire-Climate Relationships Differ Among Continents. *Science* (80-) 343:548 LP-552
- Leopold CR, Hess SC (2017) Conversion of native terrestrial ecosystems in Hawai'i to novel grazing systems: a review. *Biol Invasions* 19:161–177 . doi: 10.1007/s10530-016-1270-7
- Lortie CJ (2014) Formalized synthesis opportunities for ecology: Systematic reviews and meta-analyses. *Oikos* 123:897–902 . doi: 10.1111/j.1600-0706.2013.00970.x
- Malizia A, Easdale TA, Grau HR (2013) Rapid structural and compositional change in an old-growth subtropical forest: using plant traits to identify probable drivers. *PLoS One* 8:e73546 . doi: 10.1371/journal.pone.0073546
- Mares MA, Schmidly DJ (1991) *Latin American mammalogy: history, biodiversity, and conservation*. University of Oklahoma Press
- Marquardt S, Marquez A, Bouillot H, Beck SG, Mayer AC, Kreuzer M, Alzérreca A H (2009) Intensity of browsing on trees and shrubs under experimental variation of cattle stocking densities in southern Bolivia. *For Ecol Manage* 258:1422–1428
- Meglioli PA, Aranibar JN, Villagra PE, Alvarez JA, Jobbagy EG (2013) Livestock stations as foci of groundwater recharge and nitrate leaching in a sandy

- desert of the Central Monte, Argentina. *Ecohydrology* 7:600–611 . doi: 10.1002/eco.1381
- Meier D, Merino ML (2007) Distribution and habitat features of southern pudu (Pudu puda Molina, 1782) in Argentina. *Mamm Biol* 72:204–212 Meier, D., and Merino, M.L. 2007. Distribut . doi: 10.1016/j.mambio.2006.08.007
- Merino ML, Carpinetti BN, Abba AM (2009) Invasive Mammals in the National Parks System of Argentina. *Nat Areas J* 29:42–49
- Mezquida ET, Quse L, Marone L (2004) Artificial nest predation in natural and perturbed habitats of the central Monte Desert, Argentina. *J F Ornithol* 75:364–371
- Muñoz-Pedreros A, Larraín A (2002) Impacto de la actividad silvoagropecuaria sobre la calidad del paisaje en un transecto del sur de Chile. *Rev Chil Hist Nat* 75:673–689 . doi: 10.4067/S0716-078X2002000400004
- Muñoz-Pedreros A, Moncada-Herrera J, Larrain A (2000) Variación de la percepción del recurso paisaje en el sur de Chile TT - Variation of the perception of the landscape resource in Southern Chile. *Rev Chil Hist Nat* 73:729–738 . doi: 10.4067/S0716-078X2000000400015
- Nanni SA (2015) Dissimilar responses of the Gray brocket deer (*Mazama gouazoubira*), Crab-eating fox (*Cerdocyon thous*) and Pampas fox (*Lycalopex gymnocercus*) to livestock frequency in subtropical forests of NW Argentina. *Mamm Biol* 80:260–264 . doi: 10.1016/j.mambio.2015.04.003
- Nanni SA, Rodríguez DM, Aguiar S, Ballari S, Blundo C, Derlindati EJ, Di Blanco Y, Huertas Herrera A, Izquierdo A, Lescano J, Macchi L, Mazzini F, Monti L, Nuñez-Regueiro M, Paviolo A, Periago ME, Mariana P, Piquer-Rodríguez M, Quintana R, Quiroga V, Renison D, Santos Beade M, Schaaf A, Gasparri NI (2018) Amenazas para la conservación asociadas al uso del suelo en las ecorregiones terrestres de Argentina. In: XXVIII Reunion Argentina de Ecología. p 473
- Nations U (2004) Halving hunger by 2015: a framework for action. Millennium project. New York, United States

- Novillo A, Ojeda RA (2008) The exotic mammals of Argentina. *Biol Invasions* 10:1333–1344 . doi: 10.1007/s10530-007-9208-8
- Pastor J, Cohen Y, Hobbs NT (2006) The roles of large herbivores in ecosystem nutrient cycles. In: Pastor J, Danell K, Duncan P, Bergström R (eds) *Large Herbivore Ecology, Ecosystem Dynamics and Conservation*. Cambridge University Press, Cambridge, pp 289–325
- Pekin BK, Endress BA, Wisdom MJ, Naylor BJ, Parks CG (2015) Impact of ungulate exclusion on understorey succession in relation to forest management in the Intermountain Western United States. *Appl Veg Sci* 18:252–260 . doi: 10.1111/avsc.12145
- Peri PL, Lencinas MV, Bousson J, Lasagno R, Soler R, Bahamonde H, Martínez Pastur G (2016) Biodiversity and ecological long-term plots in Southern Patagonia to support sustainable land management: The case of PEBANPA network. *J Nat Conserv* 34:51–64 . doi: 10.1016/j.jnc.2016.09.003
- Piana RP, Marsden SJ (2014) Impacts of cattle grazing on forest structure and raptor distribution within a neotropical protected area. *Biodivers Conserv* 23:559–572 . doi: 10.1007/s10531-013-0616-z
- PNUMA, CLAES (2008) *Geo Mercosur*. Montevideo, Uruguay
- Pullin AS, Gavin SB (2006) Guidelines for systematic review in conservation and environmental management. *Conserv Biol* 20:1647–56 . doi: 10.1111/j.1523-1739.2006.00485.x
- Quiroga RE, Golluscio RA, Blanco LJ, Fernández RJ (2010) Aridity and grazing as convergent selective forces: an experiment with an Arid Chaco bunchgrass. *Ecol Appl* 20:1876–1889 . doi: 10.1890/09-0641.1
- R- Core T (2018) *R: A Language and Environment for Statistical Computing*
- Ramirez JI, Jansen PA, Poorter L (2018) Effects of wild ungulates on the regeneration, structure and functioning of temperate forests: A semi-quantitative review. *For Ecol Manage* 424:406–419 . doi:

10.1016/j.foreco.2018.05.016

Relva MA, Veblen TT (1998) Impacts of introduced large herbivores on *Austrocedrus chilensis* forests in northern Patagonia, Argentina. *For Ecol Manage* 108:27–40 . doi: 10.1016/S0378-1127(97)00313-7

Robinson TP, William Wint GR, Conchedda G, Van Boeckel TP, Ercoli V, Palamara E, Cinardi G, D'Aietti L, Hay SI, Gilbert M (2014) Mapping the global distribution of livestock. *PLoS One* 9: . doi: 10.1371/journal.pone.0096084

Sasal Y, Farji-Brener A, Raffaele E (2017) Fire modulates the effects of introduced ungulates on plant-insect interactions in a Patagonian temperate forest. *Biol Invasions* 19:2459–2475 . doi: 10.1007/s10530-017-1455-8

Schieltz JM, Rubenstein DI (2016) Evidence based review: positive versus negative effects of livestock grazing on wildlife. What do we really know? *Environ Res Lett* 11:1–18 . doi: 10.1088/1748-9326/11/11/113003

Sharp BR, Whittaker RJ (2003) The irreversible cattle-driven transformation of a seasonally flooded Australian savanna. *J Biogeogr* 30:783–802 . doi: 10.1046/j.1365-2699.2003.00840.x

Simard M, Pinto N, Fisher JB, Baccini A (2011) Mapping forest canopy height globally with spaceborne lidar. *J Geophys Res Biogeosciences* 116: . doi: 10.1029/2011JG001708

Soler Esteban R, Martinez Pastur G, Vanessa Lencinas M, Borrelli L (2012) Differential forage use between large native and domestic herbivores in Southern Patagonian *Nothofagus* forests. *Agrofor Syst* 85:397–409 . doi: 10.1007/s10457-011-9430-3

Spear D, Chown SL (2009) Non-indigenous ungulates as a threat to biodiversity. *J Zool* 279:1–17 . doi: 10.1111/j.1469-7998.2009.00604.x

Steinfeld H, de Hann C, Blackburn H (2003) *Livestock - Environment Interactions. Issues and Options*. United Kingdom

Steinfeld H, Gerber P, Wassenaar T, Castel V, Rosales M, Hann C de (2006)

- Livestock's long shadow -Environmental issues and options. Rome, Italy
- Tadey M (2008) Efectos del ganado sobre los niveles de polinización en especies del monte patagónico
- Tadey M (2015) Indirect effects of grazing intensity on pollinators and floral visitation: Grazing effect on pollinator visitation frequency
- Tadey M (2016) Variation in Insect Assemblage and Functional Groups along a Grazing Gradient in an Arid Environment
- Tadey M, Souto CP (2016) Unexpectedly, intense livestock grazing in arid rangelands strengthens the seedling vigor of consumed plants. *Agron Sustain Dev* 36:1–7 . doi: 10.1007/s13593-016-0400-z
- Tasker EM, Bradstock RA (2006) Influence of cattle grazing practices on forest understorey structure in north-eastern New South Wales. *Austral Ecol* 31:490–502 . doi: 10.1111/j.1442-9993.2006.01597.x
- Teich I, Cingolani AM, Renison D, Hensen I, Giorgis MA (2005) Do domestic herbivores retard *Polylepis australis* Bitt. woodland recovery in the mountains of Córdoba, Argentina? *For Ecol Manage* 219:229–241 . doi: 10.1016/j.foreco.2005.08.048
- Vavra M, Parks CG, Wisdom MJ (2007) Biodiversity, exotic plant species, and herbivory: The good, the bad, and the ungulate. *For Ecol Manage* 246:66–72 . doi: <http://dx.doi.org/10.1016/j.foreco.2007.03.051>
- Venier P, Carrizo Garcia C, Cabido M, Funes G (2012) Survival and germination of three hard-seeded *Acacia* species after simulated cattle ingestion: The importance of the seed coat structure. *South African J Bot* 79:19–24 . doi: 10.1016/j.sajb.2011.11.005
- Vidal OJ, Bannister JR, Sandoval V, Perez Y, Ramirez C (2011) Woodland communities in the Chilean cold-temperate zone (Baker and Pascua basins): Floristic composition and morpho-ecological transition. *Gayana Bot* 68:141–154
- Vieira DL., Scariot A, Holl KD (2006) Effects of habitat, cattle grazing and

- selective logging on seedling survival and growth forest of central Brazil. *Biotropica* 39:269–274 . doi: 10.1111/j.1744-7429.2006.00246.x
- Vila AR, Beade MS, Lamuniere DB (2008) Home range and habitat selection of pampas deer. *J Zool* 276:95–102 . doi: 10.1111/j.1469-7998.2008.00468.x
- Wardle DA, Bardgett RD (2004) Human-induced changes in large herbivorous mammal density: The consequences for decomposers. *Front Ecol Environ* 2:145–153 . doi: 10.1890/1540-9295(2004)002[0145:HCILHM]2.0.CO;2
- Wisdom MJ, Vavra M, Boyd JM, Hemstrom MA, Ager AA, Johnson BK (2006) Understanding ungulate herbivory-episodic disturbance effects on vegetation dynamics: knowledge gaps and management needs. *Wildl Soc Bull* 34:283–292
- Young HS, Mccauley DJ, Helgen KM, Goheen JR, Otárola-Castillo E, Palmer TM, Pringle RM, Young TP, Dirzo R (2013) Effects of mammalian herbivore declines on plant communities: Observations and experiments in an African savanna. *J Ecol* 101:1030–1041 . doi: 10.1111/1365-2745.12096
- Zamorano-Elgueta C, Cayuela L, Rey-Benayas JM, Donoso PJ, Geneletti D, Hobbs RJ, Maria Rey-Benayas J, Donoso PJ, Geneletti D, Hobbs RJ (2014) The differential influences of human-induced disturbances on tree regeneration community: a landscape approach. *Ecosphere* 5:1–17 . doi: 10.1890/ES14-00003.1

Apéndice 2.1. Tabla S2.1.

Lista de publicaciones revisadas obtenidas a partir de la búsqueda bibliográfica sobre el efecto del ganado en los ecosistemas forestales del sur de Sudamérica. Los casos de cada publicación se describen según el ecosistema forestal al que pertenecen, la categoría asignada de la variable de respuesta principal, la variable de respuesta específica medida por los autores, el efecto principal identificado y el número de conglomerados a los que pertenecen. Los casos numerados son los que se consideran en el análisis de conglomerados (es decir, categorías analizadas de variables con >2,5% de frecuencia) (ver Fig. 2.3).

Ecosistema	Autor	Variable respuesta principal	Variable respuesta específica	Efecto principal del ganado	Caso	Grupo
Bosques Patagónicos	Aagesen (2004)	Conservación de la estructura, composición y dinámica de la vegetación	Establecimiento y crecimiento de renovales - Post incendio /	-	1	2
	Blackhall et al. (2015b)	Reducción de la frecuencia y probabilidad de incendios	Ignitabilidad	0	12	4
	Blackhall et al. (2017)	Conservación de las características del suelo	Suelo de agua	-	13	6
	Blackhall et al. (2008)	Conservación de la estructura, composición y dinámica de la vegetación	Cubierta de plantas vasculares	0	14	3
	Blackhall et al. (2008)	Conservación de la estructura, composición y dinámica de la vegetación	Crecimiento- <i>Nothofagus</i> spp si fuego reciente	-	15	2
	Blackhall et al. (2008)	Conservación de la estructura, composición y dinámica de la vegetación	Riqueza-abundancia	0	16	3
	Blackhall et al. (2012)	Reducción de la frecuencia y probabilidad de incendios	Ignitabilidad	0	17	4

Blackhall et al. (2012)	Reducción de la frecuencia y probabilidad de incendios	Ignitabilidad - <i>Nothofagus</i> spp	-	18	4
Blackhall et al. (2015a)	Conservación de la estructura, composición y dinámica de la vegetación	Cubierta de plantas vasculares	0	19	3
Blackhall et al. (2015a)	Conservación de la estructura, composición y dinámica de la vegetación	Riqueza-abundancia	0	20	3
Blackhall et al. (2015a)	Mantenimiento de condiciones abióticas	Humedad del aire	0		
Blackhall et al. (2015a)	Mantenimiento de condiciones abióticas	Temperatura del aire	+		
Blackhall et al. (2015b)	Reducción de la frecuencia y probabilidad de incendios	Ignitabilidad -Palatable	-	21	4
Blackhall et al. (2017)	Conservación de las características del suelo	Camada cantidad-profundidad	-	22	2
Blackhall et al. (2017)	Conservación de la estructura, composición y dinámica de la vegetación	Crecimiento	-	23	6
Blackhall et al. (2017)	Reducción de la frecuencia y probabilidad de incendios	Frecuencia de fuego	+	24	4
Blackhall et al. (2017)	Reducción de la frecuencia y probabilidad de incendios	Ignitabilidad	-	25	4
Brand y Miserendino (2015)	Conservación de la diversidad de la fauna	Invertebrados-Macroinvertebrados	-	27	2
Brand y Miserendino (2015)	Conservación de las características del suelo	Propiedades del agua-Eutroficación	-	28	6
Caviedes e Ibarra (2017)	Conservación de las características del suelo	Camada cantidad-profundidad	-	36	2

Caviedes e Ibarra (2017)	Conservación de la estructura, composición y dinámica de la vegetación	Estructura del soporte- <i>Araucaria araucana</i>	-	37	2
Caviedes e Ibarra (2017)	Conservación de la estructura, composición y dinámica de la vegetación	Estructura	-	38	2
Caviedes e Ibarra (2017)	Conservación de la estructura, composición y dinámica de la vegetación	Estructura	-	39	6
Cuevas y LeQuesne (2006)	Conservación de la estructura, composición y dinámica de la vegetación	Riqueza-abundancia	+	48	6
Cuevas y LeQuesne (2006)	Conservación de la estructura, composición y dinámica de la vegetación	Cobertura de plantas vasculares	0	49	3
Cuevas y LeQuesne (2006)	Conservación de la estructura, composición y dinámica de la vegetación	Crecimiento	-	50	2
Cuevas y LeQuesne (2006)	Conservación de la estructura, composición y dinámica de la vegetación	Riqueza-abundancia	0	51	3
de Paz y Raffaele (2013)	Conservación de la estructura, composición y dinámica de la vegetación	Germinación	-	53	2
de Paz y Raffaele (2013)	Conservación de la estructura, composición y dinámica de la vegetación	Producción de flores y frutas	+	54	6
de Paz y Raffaele (2013)	Conservación de la estructura, composición y dinámica de la vegetación	Establecimiento y crecimiento de plántulas y renovales - Palatable	-	55	2

de Paz y Raffaele (2013)	Conservación de la estructura, composición y dinámica de la vegetación	Establecimiento y crecimiento de plántulas y renovales, desagradable	+	56	6
de Paz y Raffaele (2015)	Conservación de la estructura, composición y dinámica de la vegetación	asignación de recursos por parte de las plantas en especies palatables	-	57	2
de Paz y Raffaele (2015)	Conservación de la estructura, composición y dinámica de la vegetación	asignación de recursos por parte de las plantas en especies no palatables	+	58	6
De Santo et al. (2002)	Conservación de la diversidad de la fauna	Aves anidando- <i>Scelorchilus rubecula</i>	+	59	6
De Santo et al.(2002)	Conservación de la diversidad de la fauna	Aves anidando	0	60	3
De Pietri (1992)	Conservación de las características del paisaje	Estructura del paisaje	-		
De Pietri (1995)	Conservación de la estructura, composición y dinámica de la vegetación	Riqueza-abundancia	-	61	2
Dezzotti et al.(2003)	Conservación de la estructura, composición y dinámica de la vegetación	Crecimiento- <i>Nothofagus</i> spp	-	62	2
Dezzotti et al.(2003)	Conservación de la estructura, composición y dinámica de la vegetación	Abundancia de plántulas y arbustos - <i>Nothofagus</i> spp	-	63	2
Dezzotti et al.(2003)	Conservación de la estructura, composición y dinámica de la vegetación	Abundancia de plántulas y arbustos - <i>Nothofagus</i> spp	-	64	2

Donoso et al.(2014)	Conservación de la estructura, composición y dinámica de la vegetación	Abundancia de semillas - <i>Araucaria araucana</i>	-	66	2
Donoso et al.(2014)	Conservación de la estructura, composición y dinámica de la vegetación	Establecimiento y crecimiento de plántulas y renovales- <i>Araucaria araucana</i>	-	67	2
Echevarria et al.(2014)	Conservación de la estructura, composición y dinámica de la vegetación	Establecimiento y crecimiento de plántulas y renovales - <i>Nothofagus spp</i>	-	68	2
Echeverria et al.(2007)	Conservación de la estructura, composición y dinámica de la vegetación	Riqueza-abundancia	-	69	2
Echeverria et al.(2007)	Conservación de la estructura, composición y dinámica de la vegetación	Estructura del soporte	-	70	2
Fernani et al.(2008)	Conservación de la diversidad de la fauna	Invertebrados-hormigas	-	75	2
Fernani et al.(2008)	Conservación de la estructura, composición y dinámica de la vegetación	Riqueza-abundancia	0	76	3
Fernani et al.(2008)	Conservación de la estructura, composición y dinámica de la vegetación	Cobertura de plantas vasculares	0	77	3
Frid (2001)	Conservación de la diversidad de la fauna	Uso de hábitat herbívoro- <i>Hippocamelus bisulcus</i>	-	78	2
La Manna et al.(2008)	Conservación de la estructura, composición y dinámica de la vegetación	Regeneración: abundancia de renovales	-	87	2

La Manna et al.(2013)	Conservación de la estructura, composición y dinámica de la vegetación	Condición fitosanitaria: <i>Phytophthora Austrocedrae</i>	-	88	2
Lantschner et al.(2011)	Conservación de la diversidad de la fauna	Mamíferos	+	89	6
Meier y Merino (2007)	Conservación de la diversidad de la fauna	Uso del hábitat- Herbívoro- <i>Pudu puda</i>	0	108	3
Moraga y et al. (2014)	Conservación de la diversidad de la fauna	Mamíferos - <i>Lamaguanicoe</i>	-	116	2
Piazza et al.(2016)	Conservación de la estructura, composición y dinámica de la vegetación	Cubierta de plantas vasculares	-	127	2
Piazza et al.(2016)	Conservación de la estructura, composición y dinámica de la vegetación	Riqueza-abundancia	+	128	6
Quinteros et al.(2012)	Conservación de la estructura, composición y dinámica de la vegetación	Riqueza-abundancia	-	130	2
Quinteros et al.(2012)	Conservación de la estructura, composición y dinámica de la vegetación	Riqueza-abundancia	-	131	2
Raffaele et al.(2007)	Conservación de la estructura, composición y dinámica de la vegetación	Cubierta de plantas vasculares- <i>Nothofagus</i> spp	-	134	2
Raffaele et al.(2007)	Conservación de la estructura, composición y dinámica de la vegetación	Supervivencia de plántulas y plantones	-	135	2
Raffaele et al.(2011)	Conservación de la estructura, composición y dinámica de la vegetación	Establecimiento de plántulas y renovales y crecimiento después del fuego	-	136	2

Raffaele y Veblen (2001)	Conservación de la estructura, composición y dinámica de la vegetación	Crecimiento - Árboles y arbustos	0	137	3
Raffaele y Veblen (2001)	Conservación de la estructura, composición y dinámica de la vegetación	Riqueza-Abundancia-Fuegos recientes	-	138	2
Relva y Sancholuz (2000)	Conservación de la estructura, composición y dinámica de la vegetación	Crecimiento- <i>Astrocedrus chilensis</i>	-	139	2
Relva y Veblen (1998)	Conservación de la estructura, composición y dinámica de la vegetación	Crecimiento	-	140	2
Relva y Veblen (1998)	Conservación de la estructura, composición y dinámica de la vegetación	Abundancia de plántulas y arbolitos	0	141	3
Relva y Veblen (1998)	Conservación de la estructura, composición y dinámica de la vegetación	Riqueza-abundancia	-	142	2
Sánchez-Jaedón et al.(2014)	Conservación de las características del paisaje	Producción primaria: fotosíntesis y biomasa	+		
Sasal et al. (2015)	Conservación de la diversidad de la fauna	Invertebrados-Escarabajos en áreas quemadas	+	152	6
Sasal et al. (2015)	Conservación de la diversidad de la fauna	Invertebrados-Conservación de escarabajos	+	153	6
Sasal et al. (2017)	Conservación de la estructura, composición y dinámica de la vegetación	Polinización-áreas no quemadas	-	154	2
Sasal et al. (2017)	Conservación de la estructura, composición y	Polinización-áreas quemadas	+	155	6

	dinámica de la vegetación				
Sasal et al. (2017)	Conservación de la estructura, composición y dinámica de la vegetación	Producción de flores y frutas-Áreas quemadas	+	156	6
Sasal et al. (2017)	Conservación de la estructura, composición y dinámica de la vegetación	Producción de flores y frutas-Áreas no quemadas	-	157	2
Seis et al.(2014)	Conservación de la estructura, composición y dinámica de la vegetación	Riqueza-abundancia	-	158	2
Sepulveda & Chillo (2017)	Conservación de las características del suelo	Hojarasca: calidad y descomposición	-	159	6
Sepulveda & Chillo (2017)	Conservación de la estructura, composición y dinámica de la vegetación	Diversidad funcional del sotobosque	+	160	6
Sepúlveda et al. (2014)	Conservación de la diversidad de la fauna	Uso del hábitat: perros / herbívoros nativos	0	161	3
Shepherd y Ditgen (2005)	Conservación de la diversidad de la fauna	Mamíferos	-	162	2
Soler et al.(2012)	Conservación de la diversidad de la fauna	Uso del hábitat- <i>Lama guanicoe</i>	-	165	2
Sottile et al.(2015)	Conservación de la estructura, composición y dinámica de la vegetación	Riqueza-abundancia-especies nativas	-	166	2
Speziale et al.(2010)	Conservación de la estructura, composición y dinámica de la vegetación	Riqueza-abundancia	-	167	2

Szymansky et al. (2017)	Conservación de las características del suelo	Cantidad de hojarasca: abundancia de madera muerta	-	168	2
Szymansky et al. (2017)	Conservación de la estructura, composición y dinámica de la vegetación	Estructura	-	169	6
Tercero-Bucardo et al. (2007)	Conservación de la estructura, composición y dinámica de la vegetación	Riqueza-abundancia	-	181	2
Tercero-Bucardo et al. (2007)	Conservación de la estructura, composición y dinámica de la vegetación	Supervivencia de plántulas y renovales	-	182	2
Vázquez y Simberloff (2002)	Conservación de la estructura, composición y dinámica de la vegetación	Supervivencia de plántulas y renovales	-	194	2
Vázquez y Simberloff (2003)	Conservación de la estructura, composición y dinámica de la vegetación	Polinización	-	195	2
Vázquez y Simberloff (2004)	Conservación de la estructura, composición y dinámica de la vegetación	Polinización	-	196	2
Veblen et al. (1992)	Conservación de la estructura, composición y dinámica de la vegetación	Riqueza-abundancia	-	197	2
Vidal et al. (2011)	Prevención de invasiones de plantas	Crecimiento de especies de árboles introducidos	-		3
Vila & Borrelli (2011)	Conservación de la estructura, composición y dinámica de la vegetación	Establecimiento y crecimiento de plántulas y renovales	-	201	2

	Zamorano-Elgueta et al.(2012)	Conservación de la estructura, composición y dinámica de la vegetación	Diversidad genética	-	203	2
	Zamorano-Elgueta et al.(2012)	Conservación de la estructura, composición y dinámica de la vegetación	Establecimiento y crecimiento de plántulas y renovales - Genética	-	204	2
	Zamorano-Elgueta et al.(2014)	Conservación de la estructura, composición y dinámica de la vegetación	Establecimiento y crecimiento de plántulas y renovales	-	205	2
Chaco	Abril y Bucher (2001)	Conservación de las características del suelo	Propiedades químicas del suelo-Contenido de carbono	-	2	6
	Alinari et al. (2015)	Conservación de la estructura, composición y dinámica de la vegetación	Crecimiento de <i>Polylepis austrails</i> post fuego	-	3	2
	Bellis et al.(2015)	Conservación de la diversidad de la fauna	Aves	-	9	2
	Cano y Leynaud(2010)	Conservación de la diversidad de la fauna	Anfibios	-	31	2
	Cano y Leynaud(2010)	Conservación de la diversidad de la fauna	Reptiles-Lagartos	0	32	3
	Capó et al.(2016)	Conservación de la estructura, composición y dinámica de la vegetación	Crecimiento de especies nativas	0	33	3
	Capó et al.(2016)	Prevención de invasiones de plantas	Crecimiento de especies de árboles introducidos	-		
	Cingolani et al.(2008)	Conservación de las características del paisaje	Estructura del paisaje (características físicas)	-		
	Cingolani et al.(2008)	Conservación de las características del suelo	Erosión del suelo	-	43	2

Cingolani et al.(2008)	Conservación de la estructura, composición y dinámica de la vegetación	Riqueza-abundancia	-	44	6
Cingolani et al.(2014)	Conservación de las características del suelo	Erosión del suelo	-	45	6
Cingolani et al.(2014)	Conservación de la estructura, composición y dinámica de la vegetación	Riqueza-abundancia	+	46	2
Cingolani et al.(2014)	Conservación de la estructura, composición y dinámica de la vegetación	Riqueza-abundancia	-	47	6
Dambrosky et al.(2014)	Conservación de la diversidad de la fauna	Invertebrados- escarabajos	-	52	2
Garcia et al.(2008)	Conservación de la diversidad de la fauna	Aves	-	79	2
Garcia et al.(2008)	Conservación de la diversidad de la fauna	Aves	-	80	2
Giorgis et al.(2010)	Conservación de la estructura, composición y dinámica de la vegetación	Crecimiento en <i>Polylepis australis</i>	-	81	2
Gordillo (2010)	Conservación de las características del paisaje	Cambio de pastizales a bosques. Histórico	+		
Grau et al. (2008)	Conservación de las características del paisaje	Cambio en el uso de la tierra (categorías de cobertura: suelo desnudo, pastizales / vegetación degradada, bosques)	-		
Macchi y Grau(2012)	Conservación de la diversidad de la fauna	Aves	+	92	6

Macchi y Grau(2012)	Conservación de la diversidad de la fauna	Aves	-	93	2
Marcora et al.(2013)	Conservación de la estructura, composición y dinámica de la vegetación	Crecimiento de renovales (<i>Polylepis australis</i> , <i>Maytenus boaria</i> y <i>Escallonia cordobensis</i>)	-	94	2
Marcora et al.(2013)	Conservación de la estructura, composición y dinámica de la vegetación	Establecimiento y crecimiento de plántulas y renovales	-	95	2
Marcora et al.(2013)	Conservación de la estructura, composición y dinámica de la vegetación	Supervivencia de plántulas	-	96	2
Marinero y Grau(2015)	Conservación de la diversidad de la fauna	Aves	0	97	3
Marinero y Grau(2015)	Conservación de la diversidad de la fauna	Mamíferos	0	98	3
Mastrangelo y Gavin (2012)	Conservación de la diversidad de la fauna	Aves	-	99	2
Mastrangelo y Gavin (2014)	Conservación de la diversidad de la fauna	Aves	0	100	3
Menoyo et al.(2009)	Conservación de las características del suelo	Erosión del suelo: hongos micorrízicos en <i>Polylepis australis</i>	-	109	2
Menoyo et al.(2009)	Conservación de la estructura, composición y dinámica de la vegetación	Rendimiento (capacidad de germinación de la semilla, cobertura de la corona e indicadores del estado de salud)	-	110	6
Molina et al.(1999)	Conservación de la diversidad de la fauna	Invertebrados-Insectos	-	114	2

Molina et al.(1999)	Conservación de la diversidad de la fauna	Invertebrados- Coleópteros	0	115	3
Pia et al. (2013)	Conservación de la diversidad de la fauna	Mamíferos- <i>Lycalopex gymnocercus</i>	-	124	2
Pia et al. (2013)	Conservación de la diversidad de la fauna	Mamíferos - <i>Puma concolor</i>	-	125	2
Pia et al. (2013)	Conservación de la diversidad de la fauna	Mamíferos-Top carnívoros	0	126	3
Pollice et al.(2013)	Conservación de la estructura, composición y dinámica de la vegetación	Abundancia de semillas: <i>Polylepis australis</i>	-	129	2
Quinteros et al.(2013)	Conservación de la estructura, composición y dinámica de la vegetación	Riqueza-Abundancia-dieta de ganado de invierno	-	132	2
Quiroga et al.(2016)	Conservación de la diversidad de la fauna	Mamíferos- <i>Puma concolor</i>	0	133	3
Renison et al.(2006)	Conservación de la estructura, composición y dinámica de la vegetación	Cobertura del dosel del árbol – <i>Polylepis australis</i>	-	143	2
Renison et al.(2010)	Conservación de las características del suelo	Erosión del suelo	-	144	2
Renison et al.(2010)	Conservación de las características del suelo	Propiedades químicas del suelo (pH, C y N totales, capacidad de intercambio y fósforo extraíble)	-	145	6
Renison et al.(2010)	Conservación de la estructura, composición y dinámica de la vegetación	Cobertura del dosel del árbol – <i>Polylepis australis</i>	-	146	6

Renison et al.(2011)	Conservación de la estructura, composición y dinámica de la vegetación	Estructura del soporte	-	147	2
Renison et al.(2015)	Conservación de la estructura, composición y dinámica de la vegetación	Crecimiento- <i>Polylepis australis</i>	-	148	2
Renison et al.(2015)	Conservación de la estructura, composición y dinámica de la vegetación	Establecimiento y crecimiento de plántulas y arbolitos - <i>Polylepis australis</i>	-	149	2
Renison et al.(2015)	Conservación de la estructura, composición y dinámica de la vegetación	Supervivencia de plántulas y renovales	-	150	2
Silverman et al. (2016)	Conservación de las características del suelo	Comunidades microbianas del suelo	+	163	6
Talamo et al.(2009)	Conservación de la estructura, composición y dinámica de la vegetación	Riqueza-abundancia	0	172	3
Talamo et al.(2015a)	Conservación de la estructura, composición y dinámica de la vegetación	Defensa física: producción de espinas	+	173	6
Talamo et al.(2015b)	Conservación de la estructura, composición y dinámica de la vegetación	Establecimiento y crecimiento de plántulas y renovales	-	174	2
Talamo y Caziani (2003)	Conservación de la estructura, composición y dinámica de la vegetación	Riqueza-abundancia	-	175	2
Talamo y Caziani (2003)	Conservación de la estructura, composición y dinámica de la vegetación	Estructura - <i>Acacia</i> spp	-	176	2

Talamo y Caziani (2003)	Conservación de la estructura, composición y dinámica de la vegetación	Establecimiento y crecimiento de renovales	+	177	6
Teich et al.(2005)	Conservación de la estructura, composición y dinámica de la vegetación	Crecimiento- <i>Polylepis australis</i>	-	178	2
Teich et al.(2005)	Conservación de la estructura, composición y dinámica de la vegetación	Establecimiento y crecimiento de plántulas y arbolitos - <i>Polylepis australis</i>	-	179	2
Teich et al.(2005)	Conservación de la estructura, composición y dinámica de la vegetación	Supervivencia de plántulas y pimpollos - <i>Polylepis australis</i>	-	180	2
Torres et al. (2016)	Conservación de la diversidad de la fauna	Invertebrados- Araña biología y abundancia	-	183	2
Torres et al.(2008)	Conservación de la estructura, composición y dinámica de la vegetación	Abundancia de plántulas y renovales - <i>Polylepis australis</i>	-	184	2
Torres et al.(2008)	Conservación de la estructura, composición y dinámica de la vegetación	Abundancia de semillas: <i>Polylepis australis</i>	-	185	2
Torres et al.(2014)	Conservación de la diversidad de la fauna	Vertebrado-Anfibio / Aves / Mamíferos	-	186	2
Torres y Renison(2015)	Conservación de la estructura, composición y dinámica de la vegetación	Crecimiento	-	187	2
Torres y Renison(2015)	Conservación de la estructura, composición y dinámica de la vegetación	Establecimiento y crecimiento de plántulas y renovales	-	188	2

	Torres y Renison(2016)	Conservación de la estructura, composición y dinámica de la vegetación	Abundancia de plántulas y arbolitos	0	189	3
	Torres y Renison(2016)	Conservación de la estructura, composición y dinámica de la vegetación	Supervivencia de plántulas y renovales	+	190	6
	Trigo et al.(2017)	Conservación de la estructura, composición y dinámica de la vegetación	Interacciones de especies	+	191	6
	Trigo et al.(2017)	Conservación de la estructura, composición y dinámica de la vegetación	Cobertura de plantas vasculares	-	192	2
	Trigo et al.(2017)	Conservación de la estructura, composición y dinámica de la vegetación	Riqueza-abundancia	-	193	2
	Venier et al.(2012)	Conservación de la estructura, composición y dinámica de la vegetación	Germinación- <i>Acacia</i> spp	+	198	6
	Venier et al.(2017)	Conservación de la estructura, composición y dinámica de la vegetación	Germinación- <i>Acacia</i> spp	+	199	6
	Verga et al.(2012)	Conservación de la diversidad de la fauna	Anfibios	0	200	
	Zimmermann et al. (2009)	Conservación de la estructura, composición y dinámica de la vegetación	Establecimiento y crecimiento de plántulas y arbolitos - <i>Polylepis australis</i>	-	206	2
Espinal	Ledesma et al.(2016)	Conservación de la estructura, composición y dinámica de la vegetación	Abundancia de semillas	-	90	1

	Ledesma et al.(2016)	Conservación de la estructura, composición y dinámica de la vegetación	Abundancia de semillas	0	91	1
	Morici et al. (2009)	Conservación de la estructura, composición y dinámica de la vegetación	Cobertura de plantas vasculares	-	117	1
	Morici et al. (2009)	Conservación de la estructura, composición y dinámica de la vegetación	Abundancia de semillas	-	118	1
	Morici et al. (2009)	Conservación de la estructura, composición y dinámica de la vegetación	Riqueza-abundancia	-	119	1
	Peinetti et al. (1993)	Conservación de la estructura, composición y dinámica de la vegetación	Germinación- <i>Prosopis caldenia</i>	+	122	1
	Vila et al. (2008)	Conservación de la diversidad de la fauna	Uso del hábitat- <i>Ozotoceros bezoarticus</i>	-	202	1
Matorral chileno	Fuentes et al.(1989)	Conservación de la estructura, composición y dinámica de la vegetación	Dispersión de semillas- <i>Acacia Caven</i>	+	4	-
	Fuentes et al.(1989)	Conservación de la estructura, composición y dinámica de la vegetación	Riqueza-abundancia- <i>Prosopis chilensis</i>	-		-
	Henriquez y Simonetti (2001)	Conservación de la estructura, composición y dinámica de la vegetación	Establecimiento y crecimiento de plántulas y renovales- <i>Beilschmiedia miersii</i>	-		-
	Valdivia y Romero (2013)	Conservación de la estructura, composición y dinámica de la vegetación	Interacciones de especies- <i>Prosopis chilensis</i>	0		-

Monte	Aschero et al.(2016)	Conservación de la estructura, composición y dinámica de la vegetación	Tasa de crecimiento de la población - <i>Prosopis</i> spp	0		3
	Aschero y García (2012)	Conservación de la estructura, composición y dinámica de la vegetación	Abundancia de semillas	-	5	6
	Aschero y García (2012)	Conservación de la estructura, composición y dinámica de la vegetación	Establecimiento y crecimiento de plántulas y renovales	+	6	6
	Aschero y García (2012)	Conservación de la estructura, composición y dinámica de la vegetación	Supervivencia de plántulas y renovales	-	7	6
	Aschero y Vázquez (2009)	Conservación de la estructura, composición y dinámica de la vegetación	Abundancia de semillas	-	8	6
	Besio et al.(2011)	Conservación de la estructura, composición y dinámica de la vegetación	Establecimiento y crecimiento de plántulas y arbolitos	-	11	6
	Campos et al.(2011)	Conservación de la estructura, composición y dinámica de la vegetación	Germinación- <i>Prosopis</i> spp	+	29	6
	Campos et al.(2011)	Conservación de la estructura, composición y dinámica de la vegetación	Supervivencia de plántulas y pimpollos- <i>Prosopis flexuosa</i>	-	30	6
	Cerda et al.(2012)	Conservación de la estructura, composición y dinámica de la vegetación	Germinación	-	40	6
	Cesca et al.(2012)	Conservación de la estructura, composición y dinámica de la vegetación	Estructura	-	41	6

Cesca et al.(2012)	Conservación de la estructura, composición y dinámica de la vegetación	Riqueza-abundancia	-	42	6
Gomez et al.(2012)	Conservación de las características del suelo	Propiedades químicas del suelo-Contenido de nitrógeno	0	82	6
Gomez et al.(2012)	Conservación de las características del suelo	Corteza del suelo	-	83	6
Gonnet (2001)	Conservación de la diversidad de la fauna	Aves	-	84	6
Gonnet (2001)	Conservación de la estructura, composición y dinámica de la vegetación	Abundancia de semillas	-	85	6
Gonnet (2001)	Conservación de la estructura, composición y dinámica de la vegetación	Riqueza-abundancia	0	86	3
Meglioli et al.(2013)	Conservación de las características del suelo	Suelo de agua	+	101	6
Meglioli et al.(2013)	Conservación de las características del suelo	Cantidad de hojarasca - Profundidad	-	102	6
Meglioli et al.(2015)	Conservación de las características del suelo	Agua del suelo	+	103	6
Meglioli et al.(2015)	Conservación de las características del suelo	Propiedades químicas del suelo-Contenido de nitrógeno	+	104	6
Meglioli et al.(2015)	Conservación de la estructura, composición y dinámica de la vegetación	Balance hídrico- <i>Prosopis</i> spp	+	105	6
Meglioli et al.(2017)	Conservación de las características del suelo	Suelo de agua	+	106	6

	Meglioli et al.(2017)	Conservación de las características del suelo	Propiedades químicas del suelo-Contenido de nitrógeno	+	107	6
	Mezquida et al.(2004)	Conservación de la diversidad de la fauna	Depredación de nidos de pájaros	0	113	3
	Pereira et al.(2011)	Conservación de la diversidad de la fauna	Mamíferos- Leopardus geoffroyi	0	123	3
	Tabeni et al.(2013)	Conservación de la diversidad de la fauna	Mamíferos medianos	-	170	6
	Tabeni et al.(2013)	Conservación de la diversidad de la fauna	Mamíferos de pequeño tamaño	+	171	6
Sabana Uruguaya	Bernardi et al.(2016)	Conservación de la estructura, composición y dinámica de la vegetación	Riqueza-abundancia	0	10	5
	Etchebarre y Brazeiro (2016)	Conservación de las características del suelo	La erosión del suelo	-	71	5
	Etchebarre y Brazeiro (2016)	Conservación de las características del suelo	Calidad de la hojarasca-cobertura	-	72	5
	Etchebarre y Brazeiro (2016)	Conservación de la estructura, composición y dinámica de la vegetación	Establecimiento y crecimiento de plántulas y renovales	-	73	5
	Etchebarre y Brazeiro (2016)	Conservación de la estructura, composición y dinámica de la vegetación	Riqueza-abundancia	0	74	5
	Six et al (2016)	Conservación de la estructura, composición y dinámica de la vegetación	Riqueza-abundancia	-	164	5
Selva Paranaense	Gómez-Cifuentes et al. (2017)	Conservación de la diversidad de la fauna	Invertebrados-escarabajos	-	26	

Yungas	Blundo et al.(2012)	Conservación de la estructura, composición y dinámica de la vegetación	Riqueza-abundancia	-		4
	Carilla y Grau(2010)	Conservación de la estructura, composición y dinámica de la vegetación	Establecimiento y crecimiento de plántulas y renovales	-	34	4
	Carilla y Grau(2010)	Reducción de la frecuencia y probabilidad de incendios	Frecuencia de fuego - <i>Podocarpus parlatorei</i>	+	35	4
	Di Bitetti et al.(2013)	Conservación de la diversidad de la fauna	Mamíferos	0	65	4
	Mesa (2010)	Conservación de la diversidad de la fauna	Invertebrados	-	111	4
	Mesa (2010)	Conservación de las características del suelo	Propiedades del agua- Conductividad	-	112	4
	Nanni (2015)	Conservación de la diversidad de la fauna	Mamíferos- <i>Cerdocyon thous/ Lycalopexg Gymnocercus</i>	-	120	4
	Nanni (2015)	Conservación de la diversidad de la fauna	Mamíferos- <i>Mazama gouazoubira</i>	0	121	4
	Ripley et al.(2010)	Conservación de las características del suelo	Compactación del suelo	-	151	4

Apéndice 2.2 – Bibliografía

Literatura resultante de la búsqueda sistemática de los efectos del ganado sobre los ecosistemas boscosos y leñosos del sur de Sudamérica (Argentina, Chile y Uruguay).

Aagesen D (2004) Burning monkey-puzzle: Native fire ecology and forest management in northern Patagonia. *Agric Human Values* 21:233–242 . doi: 10.1023/B:AHUM.0000029402.85972.6c

Abril A, Bucher EH (2001) Overgrazing and soil carbon dynamics in the western Chaco of Argentina. *Appl Soil Ecol* 16:243–249 . doi: 10.1016/S0929-1393(00)00122-0

Alinari J, von Müller A, Renison D (2015) The contribution of fire damage to restricting high mountain *Polylepis australis* forests to ravines: Insights from an un-replicated comparison. *Ecol austral* 25:11–18

Aschero V, Morris WF, Vázquez DP, Alvarez JA, Villagra PE (2016) Demography and population growth rate of the tree *Prosopis flexuosa* with contrasting grazing regimes in the Central Monte Desert. *For Ecol Manage* 369:184–190 . doi: 10.1016/j.foreco.2016.03.028

Aschero V, Garcia D (2012) The fencing paradigm in woodland conservation: consequences for recruitment of a semi-arid tree. *Appl Veg Sci* 15:307–317 . doi: 10.1111/j.1654-109X.2011.01180.x

Aschero V, Vazquez DP (2009) Habitat protection, cattle grazing and density-dependent reproduction in a desert tree. *Austral Ecol* 34:901–907 . doi: 10.1111/j.1442-9993.2009.01997.x

Bellis LM, Pidgeon AM, Alcántara C, Dardanelli S, Radeloff VC (2015) Influences of succession and erosion on bird communities in a South American highland wooded landscape. *For Ecol Manage* 349:85–93 . doi: 10.1016/j.foreco.2015.03.047

Bernardi RE, de Jonge IK, Holmgren M (2016) Trees improve forage quality and abundance in South American subtropical grasslands. *Agric Ecosyst Environ* 232:227–231 . doi: 10.1016/j.agee.2016.08.003

Besio L, Gonzalez Loyarte MM, Edith Peralta I (2011) Conservation status of *Maytenus boaria* Mol. (maiten) forests in narrow mountain valleys (San Carlos, Mendoza, Argentina). *Rev la Fac Ciencias Agrar* 43:57–73

Blackhall M, Raffaele E, Veblen TT (2015) Combined effects of fire and cattle in shrublands and forests of northwest Patagonia [Efectos combinados del fuego y el ganado en matorrales y bosques del noroeste patagónico]. *Ecol Austral* 25:1–10

Blackhall M, Raffaele E, Paritsis J, Tiribelli F, Morales JM, Kitzberger T, Gowda JH, Veblen TT (2017) Effects of biological legacies and herbivory on fuels and flammability traits: A long-term experimental study of alternative stable states. *J Ecol* 105:1309–1322 . doi: 10.1111/1365-2745.12796

- Blackhall M, Raffaele E, Veblen T (2008) Cattle affect early post-fire regeneration in a *Nothofagus dombeyi*-*Austrocedrus chilensis* mixed forest in northern Patagonia, Argentina. *Biol Conserv* 141:2251–2261 . doi: 10.1016/j.biocon.2008.06.016
- Blackhall M, Raffaele E, Veblen TT (2012) Is foliar flammability of woody species related to time since fire and herbivory in northwest Patagonia, Argentina? *J Veg Sci* 23:931–941 . doi: 10.1111/j.1654-1103.2012.01405.x
- Blackhall M, Veblen TT, Raffaele E (2015) Recent fire and cattle herbivory enhance plant-level fuel flammability in shrublands. *J Veg Sci* 26:123–133 . doi: 10.1111/jvs.12216
- Blundo C, Malizia LR, Blake JG, Brown AD (2012) Tree species distribution in Andean forests: influence of regional and local factors. *J Trop Ecol* 28:83–95 . doi: 10.1017/S0266467411000617
- Brand C, Miserendino ML (2015) Testing the Performance of Macroinvertebrate Metrics as Indicators of Changes in Biodiversity After Pasture Conversion in Patagonian Mountain Streams. *Water Air Soil Pollution* 226:370 . doi: 10.1007/s11270-015-2633-x
- Campos CM, Campos VE, Mongeaud A, Borghi CE, De Los Ríos C, Giannoni SM (2011) Relationships between *Prosopis flexuosa* (Fabaceae) and cattle in the Monte desert: Seeds, seedlings and saplings on cattle-use site classes. *Rev Chil Hist Nat* 84:289–299 . doi: 10.4067/S0716-078X2011000200013
- Cano PD, Leynaud GC (2010) Effects of fire and cattle grazing on amphibians and lizards in northeastern Argentina (Humid Chaco). *Eur J Wildl Res* 56:411–420 . doi: 10.1007/s10344-009-0335-7
- Capó EA, Aguilar R, Renison D (2016) Livestock reduces juvenile tree growth of alien invasive species with a minimal effect on natives: a field experiment using exclosures. *Biol Invasions* 18:2943–2950 . doi: 10.1007/s10530-016-1185-3
- Carilla J, Grau HR (2010) 150 Years of Tree Establishment, Land Use and Climate Change in Montane Grasslands, Northwest Argentina. *Biotropica* 42:49–58 . doi: 10.1111/j.1744-7429.2009.00565.x
- Caviedes J, Ibarra JT (2017) Influence of Anthropogenic Disturbances on Stand Structural Complexity in Andean Temperate Forests: Implications for Managing Key Habitat for Biodiversity. *PLoS One* 12:e0169450 . doi: 10.1371/journal.pone.0169450
- Cerda N V, Tadey M, Farji-Brener AG, Navarro MC (2012) Effects of leaf-cutting ant refuse on native plant performance under two levels of grazing intensity in the Monte Desert of Argentina. *Appl Veg Sci* 15:479–487 . doi: 10.1111/j.1654-109X.2012.01188.x
- Cesca EM, Passera C, Villagra PE, Alvarez JA (2012) Effect of *Prosopis flexuosa* on understory species and its importance to pastoral management in woodlands of the Central Monte Desert. *Rev la Fac ciencias Agrar* 44:207–219

- Cingolani AM, Renison D, Tecco PA, Gurvich DE, Cabido M (2008) Predicting cover types in a mountain range with long evolutionary grazing history: a GIS approach. *J Biogeogr* 35:538–551 . doi: 10.1111/j.1365-2699.2007.01807.x
- Cingolani AM, Vaieretti MV, Giorgis MA, Poca M, Tecco PA, Gurvich DE (2014) Can livestock grazing maintain landscape diversity and stability in an ecosystem that evolved with wild herbivores? *Perspect Plant Ecol Evol Syst* 16:143–153 . doi: 10.1016/j.ppees.2014.04.002
- Cuevas JG, Le Quesne C (2006) Low vegetation recovery after short-term cattle exclusion on Robinson Crusoe Island. *Plant Ecol* 183:105–124 . doi: 10.1007/s11258-005-9010-6
- Damborsky MP, Alvarez Bohle MC, Ibarra Polesel MG, Porcel EA, Fontana JL (2014) Spatial and Temporal Variation of Dung Beetle Assemblages in a Fragmented Landscape at Eastern Humid Chaco. *Neotrop Entomol* 44:30–39 . doi: 10.1007/s13744-014-0257-2
- de Paz M, Raffaele E (2013) Cattle change plant reproductive phenology, promoting community changes in a post-fire *Nothofagus* forest in northern Patagonia, Argentina. *J Plant Ecol* 6:459–467 . doi: 10.1093/jpe/rtt004
- De Pietri DE (1995) The spatial configuration of vegetation as an indicator of landscape degradation due to livestock enterprises in Argentina. *J Appl Ecol* 32:857–865 . doi: 10.2307/2404825
- De Pietri DE (1992) The search for ecological indicators - is it possible to biomonitor forest system degradation caused by cattle ranching activities in argentina. *Vegetatio* 101:109–121
- De Santo TL, Willson MF, Sieving KE, Armesto JJ (2002) Nesting biology of Tapaculos (*Rhinocryptidae*) in fragmented south-temperate rainforests of Chile. *Condor* 104:482–495 . doi: 10.1650/0010-5422(2002)104[0482:NBOTRI]2.0.CO;2
- Dezzotti A, Sbrancia R, Rodriguez-Arias M, Roat D, Parisi A (2003) Regeneration of a *Nothofagus* (*Nothofagaceae*) mixed forest after selective cutting. *Rev Chil Hist Nat* 76:591–602
- Di Bitetti MS, Albanesi SA, Foguet MJ, De Angelo C, Brown AD (2013) The effect of anthropic pressures and elevation on the large and medium-sized terrestrial mammals of the subtropical mountain forests (Yungas) of NW Argentina. *Mamm Biol* 78:21–27 . doi: 10.1016/j.mambio.2012.08.006
- Donoso SR, Pena-Rojas K, Espinoza C, Galdames E, Pacheco C (2014) Production, permanence and germination of seeds of *araucaria araucana* (mol.) k. koch in natural forests, used by indigenous communities in southern Chile. *Interciencia* 39:338–343
- Echevarria DC, von Mueller AR, Hansen NE, Bava JO (2014) Cattle browsing on *Nothofagus antarctica* saplings in Chubut province, Argentina, related to stocking rate and plant height. *Bosque* 35:357–368 . doi: 10.4067/S0717-92002014000300010

- Echeverría C, Newton AC, Lara A, Benayas JMR, Coomes DA (2007) Impacts of forest fragmentation on species composition and forest structure in the temperate landscape of southern Chile. *Glob Ecol Biogeogr* 16:426–439 . doi: 10.1111/j.1466-8238.2007.00311.x
- Etchebarne V, Brazeiro A (2016) Effects of livestock exclusion in forests of Uruguay: Soil condition and tree regeneration. *For Ecol Manage* 362:120–129 . doi: 10.1016/j.foreco.2015.11.042
- Ferngani P, Sackmann P, Cuezco F (2008) Environmental determinants of the distribution and abundance of the ants, *Lasiophanes picinus* and *L-valdiviensis*, in Argentina. *J Insect Sci* 8:
- Frid A (2001) Habitat use by endangered huemul (*Hippocamelus bisulcus*): cattle, snow, and the problem of multiple causes. *Biol Conserv* 100:261–267 . doi: 10.1016/S0006-3207(01)00064-7
- Fuentes ER, Avilés R, Segura A (1989) Landscape change under indirect effects of human use: the Savanna of Central Chile. *Landsc Ecol* 2:73–80 . doi: 10.1007/BF00137151
- García C, Renison D, Cingolani AM, Fernández-Juricic E (2008) Avifaunal changes as a consequence of large-scale livestock exclusion in the mountains of Central Argentina. *J Appl Ecol* 45:351–360 . doi: 10.1111/j.1365-2664.2007.01388.x
- Giorgis MA, Cingolani AM, Teich I, Renison D, Hensen I (2010) Do *Polylepis australis* trees tolerate herbivory? Seasonal patterns of shoot growth and its consumption by livestock. *Plant Ecol* 207:307–319 . doi: 10.1007/s11258-009-9674-4
- Gómez DA, Aranibar JN, Tabeni S, Villagra PE, Garibotti IA, Atencio A (2012) Biological soil crust recovery after long-term grazing exclusion in the Monte Desert (Argentina). Changes in coverage, spatial distribution, and soil nitrogen. *Acta Oecologica* 38:33–40 . doi: 10.1016/j.actao.2011.09.001
- Gomez-Cifuentes A, Munevar A, Gimenez VC, Genoveva Gatti M, Zurita GA (2017) Influence of land use on the taxonomic and functional diversity of dung beetles (Coleoptera: Scarabaeinae) in the southern Atlantic forest of Argentina. *J Insect Conserv* 21:147–156 . doi: 10.1007/s10841-017-9964-4
- Gonnet JM (2001) Influence of cattle grazing on population density and species richness of granivorous birds (Emberizidae) in the arid plain of the Monte, Argentina. *J Arid Environ* 48:569–579 . doi: 10.1006/jare.2000.0777
- Gordillo G (2010) Historias de los bosques que alguna vez fueron pastizales: La producción de la naturaleza en la frontera argentino-paraguaya. *Población y Soc* 17:59–79
- Grau HR, Gasparri NI, Aide TM (2008) Balancing food production and nature conservation in the Neotropical dry forests of northern Argentina. *Glob Chang Biol* 14:985–997 . doi: 10.1111/j.1365-2486.2008.01554.x
- Henríquez CA, Simonetti JA (2001) The effect of introduced herbivores upon an endangered tree (*Beilschmiedia miersii*, Lauraceae). *Biol Conserv* 98:69–76 . doi: 10.1016/S0006-3207(00)00143-9

- La Manna L, Collantes M, Bava J, Rajchenberg M (2008) Seedling recruitment of *Austrocedrus chilensis* in relation to cattle use, microsite environment and forest disease TT - Reclutamiento de renovales de *Austrocedrus chilensis* en relación al uso ganadero, los factores de micrositio y la sanidad del bosque. *Ecol austral* 18:27–41
- La Manna L, Greslebin AG, Matteucci SD (2013) Applying cost-distance analysis for forest disease risk mapping: *Phytophthora austrocedrae* as an example. *Eur J For Res* 132:877–885 . doi: 10.1007/s10342-013-0720-3
- Lantschner MV, Rusch V, Hayes JP (2011) Influences of pine plantations on small mammal assemblages of the Patagonian forest-steppe ecotone. *Mammalia* 75:249–255 . doi: 10.1515/MAMM.2011.031
- Ledesma SG, Sione SMJ, Loker MF, Rosenberger LJ (2016) Effect of cattle grazing on forage seed bank of espinal native forest. *Ciencias Agron* 17–23
- Macchi L, Grau HR (2012) Piospheres in the dry Chaco. Contrasting effects of livestock puestos on forest vegetation and bird communities. *J Arid Environ* 87:176–187 . doi: 10.1016/j.jaridenv.2012.06.003
- Marcora PI, Renison D, Ines Pais-Bosch A, Ruben Cabido M, Andrea Tecco P (2013) The effect of altitude and grazing on seedling establishment of woody species in central Argentina. *For Ecol Manage* 291:300–307 . doi: 10.1016/j.foreco.2012.11.030
- Marinaro S, Grau RH (2015) Comparison of animal biodiversity in three livestock systems of open environments of the semi-arid Chaco of Argentina. *Rangel J* 37:497–505 . doi: 10.1071/RJ15052
- Mastrangelo ME, Gavin MC (2014) Impacts of agricultural intensification on avian richness at multiple scales in Dry Chaco forests. *Biol Conserv* 179:63–71 . doi: 10.1016/j.biocon.2014.08.020
- Mastrangelo ME, Gavin MC (2012) Trade-Offs between Cattle Production and Bird Conservation in an Agricultural Frontier of the Gran Chaco of Argentina. *Conserv Biol* 26:1040–1051 . doi: 10.1111/j.1523-1739.2012.01904.x
- Meglioli PA, Villagra PE, Aranibar JN (2015) Does land use change alter water and nutrient dynamics of phreatophytic trees in the Central Monte desert? *Ecohydrology* 9:738–752 . doi: 10.1002/eco.1670
- Meglioli PA, Aranibar JN, Villagra PE, Alvarez JA, Jobbagy EG (2013) Livestock stations as foci of groundwater recharge and nitrate leaching in a sandy desert of the Central Monte, Argentina. *Ecohydrology* 7:600–611 . doi: 10.1002/eco.1381
- Meglioli PA, Aranibar JN, Villagra PE, Vega C (2016) Spatial patterns of soil resources under different land use in *Prosopis* woodlands of the Monte desert. *Catena* 149:86–97 . doi: 10.1016/j.catena.2016.09.002
- Meier D, Merino ML (2007) Distribution and habitat features of southern pudu (*Pudu puda* Molina, 1782) in Argentina. *Mamm Biol* 72:204–212 Meier, D., and Merino, M.L. 2007. Distribut . doi: 10.1016/j.mambio.2006.08.007

- Menoyo E, Renison D, Becerra AG (2009) Arbuscular mycorrhizas and performance of *Polylepis australis* trees in relation to livestock density. *For Ecol Manage* 258:2676–2682 . doi: 10.1016/j.foreco.2009.09.031
- Mesa LM (2010) Effect of spates and land use on macroinvertebrate community in Neotropical Andean streams. *Hydrobiologia* 641:85–95 . doi: 10.1007/s10750-009-0059-4
- Mezquida ET, Quse L, Marone L (2004) Artificial nest predation in natural and perturbed habitats of the central Monte Desert, Argentina. *J F Ornithol* 75:364–371
- Molina SI, Valladares GR, Gardner S, Cabido MR (1999) The effects of logging and grazing on the insect community associated with a semi-arid chaco forest in central Argentina. *J Arid Environ* 42:29–42 . doi: 10.1006/jare.1999.0498
- Moraga CA, Funes MC, Cristobal Pizarro J, Briceno C, Novaro AJ (2014) Effects of livestock on guanaco *Lama guanicoe* density, movements and habitat selection in a forest-grassland mosaic in Tierra del Fuego, Chile. *Orix* 49:30–41 . doi: 10.1017/S0030605312001238
- Morici E, Doménech-García V, Gómez-Castro G, Kin A, Saenz A, Rabotnikof C (2009) Structural differences between caldenal patches of the rangeland and its influence on the seed bank, in the province of La Pampa, Argentina. *Agrociencia* 43:529–537
- Nanni SA (2015) Dissimilar responses of the Gray brocket deer (*Mazama gouazoubira*), Crab-eating fox (*Cerdocyon thous*) and Pampas fox (*Lycalopex gymnocercus*) to livestock frequency in subtropical forests of NW Argentina. *Mamm Biol* 80:260–264 . doi: 10.1016/j.mambio.2015.04.003
- Paz M, Raffaele E (2015) Efecto del ganado sobre la asignación de recursos de especies leñosas de los matorrales y bosques andino patagónicos. *Boletín la Soc Argentina Botánica* 50:575–584
- Peinetti R, Pereyra M, Kin A, Sosa A (1993) Effects of cattle ingestion on viability and germination rate of Calden (*Prosopis caldenia*) seeds. *J Range Manag* 46:483–486 . doi: 10.2307/4002856
- Pereira JA, Di Bitetti MS, Fracassi NG, Paviolo A, De Angelo CD, Di Blanco YE, Novaro AJ (2011) Population density of Geoffroy's cat in scrublands of central Argentina. *J Zool* 283:37–44 . doi: 10.1111/j.1469-7998.2010.00746.x
- Pia M V, Renison D, Mangeaud A, De Angelo C, Haro JG (2013) Occurrence of top carnivores in relation to land protection status, human settlements and rock outcrops in the high mountains of central Argentina. *J Arid Environ* 91:31–37 . doi: 10.1016/j.jaridenv.2012.11.004
- Piazza M, Garibaldi LA, Kitzberger T, Chaneton EJ (2016) Impact of introduced herbivores on understory vegetation along a regional moisture gradient in Patagonian beech forests. *For Ecol Manage* 366:11–22 . doi: 10.1016/j.foreco.2016.01.035

- Pollice J, Marcora P, Renison D (2013) Seed production in *Polylepis australis* (Rosaceae) as influenced by tree size, livestock and interannual climate variations in the mountains of central Argentina. *New For* 44:233–247 . doi: 10.1007/s11056-012-9313-0
- Quinteros CP, Feijoo SM, Arias NS, Lopez Bernal PM, Bava JO (2013) Summer diet of cattle grazing in lenga forests (*Nothofagus pumilio*) and flood meadows of Chubut, Argentina. *Rev la Fac ciencias Agrar* 45:285–292
- Quinteros CP, Lopez Bernal PM, Gobbi ME, Bava JO, Bernal PML, Gobbi ME, Bava JO (2012) Distance to flood meadows as a predictor of use of *Nothofagus pumilio* forest by livestock and resulting impact, in Patagonia, Argentina. *Agrofor Syst* 84:261–272 . doi: 10.1007/s10457-011-9461-9
- Quiroga VA, Noss AJ, Paviolo A, Boaglio GI, Di Bitetti MS (2016) Puma density, habitat use and conflict with humans in the Argentine Chaco. *J Nat Conserv* 31:9–15 . doi: 10.1016/j.jnc.2016.02.004
- Raffaele E, Veblen TT (2001) Effects of cattle grazing on early postfire regeneration of matorral in northwest Patagonia, Argentina. *Nat Areas J* 21:243–249
- Raffaele E, Kitzberger T, Veblen T (2007) Interactive effects of introduced herbivores and post-flowering die-off of bamboos in Patagonian *Nothofagus* forests. *J Veg Sci* 18:371–378 . doi: 10.1658/1100-9233(2007)18[371:IEOIHA]2.0.CO;2
- Raffaele E, Veblen TT, Blackhall M, Tercero-Bucardo N (2011) Synergistic influences of introduced herbivores and fire on vegetation change in northern Patagonia, Argentina. *J Veg Sci* 22:59–71 . doi: 10.1111/j.1654-1103.2010.01233.x
- Relva MA, Veblen TT (1998) Impacts of introduced large herbivores on *Austrocedrus chilensis* forests in northern Patagonia, Argentina. *For Ecol Manage* 108:27–40 . doi: 10.1016/S0378-1127(97)00313-7
- Relva MA, Sancholuz LA (2000) Effects of simulated browsing on the growth of *austrocedrus chilensis* saplings. *Plant Ecol* 151:121–127 . doi: 10.1023/A:1026505412732
- Renison D, Hensen I, Suarez R, Cingolani AM (2006) Cover and growth habit of *Polylepis* woodlands and shrublands in the mountains of central Argentina: human or environmental influence? *J Biogeogr* 33:876–887 . doi: 10.1111/j.1365-2699.2006.01455.x
- Renison D, Chartier MP, Menghi M, Marcora PI, Torres RC, Giorgis M, Hensen I, Cingolani AM (2015) Spatial variation in tree demography associated to domestic herbivores and topography: Insights from a seeding and planting experiment. *For Ecol Manage* 335:139–146 . doi: 10.1016/j.foreco.2014.09.036
- Renison D, Hensen I, Suarez R (2011) Landscape Structural Complexity of High-Mountain *Polylepis australis* Forests: A New Aspect of Restoration Goals. *Restor Ecol* 19:390–398 . doi: 10.1111/j.1526-100X.2009.00555.x
- Renison D, Hensen I, Suarez R, Cingolani AM, Marcora P, Giorgis MA (2010) Soil conservation in *Polylepis* mountain forests of Central Argentina: Is livestock

reducing our natural capital? *Austral Ecol* 35:435–443 . doi: 10.1111/j.1442-9993.2009.02055.x

Ripley SW, Krzic M, Bradfield GE, Bomke A (2010) Land-use impacts on selected soil properties of the Yungas/Chaco transition forest of Jujuy province, northwestern Argentina: A preliminary study. *Can J Soil Sci* 90:679–683 . doi: 10.4141/CJSS09101

Sanchez-Jardon L, Acosta-Gallo B, del Pozo A, Casado MA, Ovalle C, de Miguel JM (2014) Variability of herbaceous productivity along *Nothofagus pumilio* forest-open grassland boundaries in northern Chilean Patagonia. *Agrofor Syst* 88:397–411 . doi: 10.1007/s10457-014-9696-3

Sasal Y, Farji-Brener A, Raffaele E (2017) Fire modulates the effects of introduced ungulates on plant-insect interactions in a Patagonian temperate forest. *Biol Invasions* 19:2459–2475 . doi: 10.1007/s10530-017-1455-8

Sasal Y, Raffaele E, Farji-Brener AG (2015) Consequences of fire and cattle browsing on ground beetles (Coleoptera) in NW Patagonia. *Ecol Res* 30:1015–1023 . doi: 10.1007/s11284-015-1302-2

Seis K, Gaertner S, Donoso PJ, Reif A (2014) The effect of small-scale land use on vegetation in the Valdivian Coastal Range (Chile). *Community Ecol* 15:194–204 . doi: 10.1556/COMEC.13.2014.2.8

Sepulveda MA, Singer RS, Silva-Rodriguez E, Stowhas P, Pelican K (2014) Domestic Dogs in Rural Communities around Protected Areas: Conservation Problem or Conflict Solution? *PLoS One* 9: . doi: 10.1371/journal.pone.0086152

SepúlvedaArias JE, Chillo V (2017) Cambios en la diversidad funcional del sotobosque y la tasa de descomposición frente a diferentes intensidades de uso silvopastoril en el noroeste de la Patagonia, Argentina. *Ecol austral* 27:29–38

Shepherd JD, Ditgen RS (2005) Human use and small mammal communities of *Araucaria* forests in Neuquen, Argentina. *Mastozoología Neotrop* 12:217–226

Silverman JE, Albanesi A, Grasso D (2016) Manejo de bosques con ganadería integrada: impacto en las comunidades microbianas del suelo. *Cienc del suelo* 34:211–219

Six LJ, Bakker JD, Bilby RE (2016) The combined effects of afforestation and grazing on Uruguayan grassland vegetation at multiple spatiotemporal scales. *New For* 47:685–699 . doi: 10.1007/s11056-016-9538-4

Soler Esteban R, Martinez Pastur G, Vanessa Lencinas M, Borrelli L (2012) Differential forage use between large native and domestic herbivores in Southern Patagonian *Nothofagus* forests. *Agrofor Syst* 85:397–409 . doi: 10.1007/s10457-011-9430-3

Sottile GD, Ezequiel Meretta P, Sandra Tonello M, Martha Bianchi M, Virginia Mancini M, David Sottile G, Ezequiel Meretta P, Sandra Tonello M, Martha Bianchi M, Virginia Mancini M (2015) Disturbance induced changes in species and functional diversity in southern Patagonian forest-steppe ecotone. *For Ecol Manage* 353:77–86 . doi: 10.1016/j.foreco.2015.05.025

- Speziale KL, Ruggiero A, Ezcurra C (2010) Plant species richness-environment relationships across the Subantarctic-Patagonian transition zone. *J Biogeogr* 37:449–464 . doi: 10.1111/j.1365-2699.2009.02213.x
- Szymanski C, Fontana G, Sanguinetti J (2017) Natural and anthropogenic influences on coarse woody debris stocks in *Nothofagus-Araucaria* forests of northern Patagonia, Argentina. *Austral Ecol* 42:48–60 . doi: 10.1111/aec.12400
- Tabeni S, Spirito F, Ojeda RA (2013) Conservation of small and medium-sized mammals following native woodland regrowth: A case study in a long-term UNESCO Biosphere Reserve, Argentina. *J Arid Environ* 88:250–253 . doi: 10.1016/j.jaridenv.2012.07.003
- Tálamo A, Trucco CE, Caziani SM (2009) Woody vegetation of an abandoned road in the semiarid Chaco forest in relation to the surrounding vegetation matrix and grazing [Vegetación leñosa de un camino abandonado del Chaco semiárido en relación a la matriz de vegetación circundante y el pastoreo]. *Ecol Austral* 19:157–165
- Tálamo A, Barchuk AH, Garibaldi LA, Trucco CE, Cardozo S, Mohr F (2015) Disentangling the effects of shrubs and herbivores on tree regeneration in a dry Chaco forest (Argentina). *Oecologia* 178:847–854 . doi: 10.1007/s00442-015-3269-7
- Talamo A, Barchuk A, Cardozo S, Trucco C, Marás G, Trigo C (2015) Direct versus indirect facilitation (herbivore mediated) among woody plants in a semiarid Chaco forest: A spatial association approach. *Austral Ecol* 40:573–580 . doi: 10.1111/aec.12224
- Tálamo A, Caziani SM (2003) Variation in woody vegetation among sites with different disturbance histories in the Argentine Chaco. *For Ecol Manage* 184:79–92 . doi: 10.1016/S0378-1127(03)00150-6
- Teich I, Cingolani AM, Renison D, Hensen I, Giorgis MA (2005) Do domestic herbivores retard *Polylepis australis* Bitt. woodland recovery in the mountains of Córdoba, Argentina? *For Ecol Manage* 219:229–241 . doi: 10.1016/j.foreco.2005.08.048
- Tercero-Bucardo N, Kitzberger T, Veblen TT, Raffaele E (2007) A field experiment on climatic and herbivore impacts on post-fire tree regeneration in north-western Patagonia. *J Ecol* 95:771–779 . doi: 10.1111/j.1365-2745.2007.01249.x
- Torres R, Ignacio Gasparri N, Blendinger PG, Ricardo Grau H (2014) Land-use and land-cover effects on regional biodiversity distribution in a subtropical dry forest: a hierarchical integrative multi-taxa study. *Reg Environ Chang* 14:1549–1561 . doi: 10.1007/s10113-014-0604-1
- Torres RC, Renison D, Hensen I, Suarez R, Enrico L (2008) *Polylepis australis*' regeneration niche in relation to seed dispersal, site characteristics and livestock density. *For Ecol Manage* 254:255–260 . doi: 10.1016/j.foreco.2007.08.007
- Torres RC, Renison D (2016) Indirect facilitation becomes stronger with seedling age in a degraded seasonally dry forest. *Acta Oecologica* 70:138–143 . doi: 10.1016/j.actao.2015.12.006

- Torres RC, Renison D (2015) Effects of vegetation and herbivores on regeneration of two tree species in a seasonally dry forest. *J Arid Environ* 121:59–66 . doi: 10.1016/j.jaridenv.2015.05.002
- Torres VM, González-Reyes AX, Rodríguez-Artigas SM, Corronca JA (2016) Efectos del disturbio antrópico sobre las poblaciones de *Leprolochus birabeni* (Araneae, Zodariidae) en el Chaco Seco del noroeste de Argentina TT - Effects of anthropogenic disturbance on the populations of *Leprolochus birabeni* (Araneae, Zodariidae) in th. *Iheringia Série Zool* 106: . doi: 10.1590/1678-4766e2016009
- Trigo CB, Talamo A, Nunez-Regueiro MM, Derlindati EJ, Maras GA, Barchuk AH, Palavecino A (2017) A woody plant community and tree-cacti associations change with distance to a water source in a dry Chaco forest of Argentina. *Rangel J* 39:15–23 . doi: 10.1071/RJ16014
- Valdivia CE, Romero CR (2013) In the path of extinction: the case of the mesquite *Prosopis chilensis* (Fabaceae) and the spiny forest at the Metropolitan Region of Central Chile. *Gayana Bot* 70:57–65
- Vazquez DP, Simberloff D (2004) Indirect effects of an introduced ungulate on pollination and plant reproduction. *Ecol Monogr* 74:281–308 . doi: 10.1890/02-4055
- Vazquez DP, Simberloff D (2003) Changes in interaction biodiversity induced by an introduced ungulate. *Ecol Lett* 6:1077–1083 . doi: 10.1046/j.1461-0248.2003.00534.x
- Vazquez DP, Simberloff D (2002) Ecological specialization and susceptibility to disturbance: Conjectures and refutations. *American Nat* 159:606–623 . doi: 10.1086/339991
- Veblen TT, Mermoz M, Martin C, Kitzberger T (1992) Ecological impacts of introduced animals in Nahuel Huapi National, Argentina. *Conserv Biol* 6:71–83 . doi: 10.1046/j.1523-1739.1992.610071.x
- Venier P, Cabido M, Funes G (2017) Germination characteristics of five coexisting neotropical species of *Acacia* in seasonally dry Chaco forests in Argentina. *Plant Species Biol* 32:134–146 . doi: 10.1111/1442-1984.12134
- Venier P, Carrizo Garcia C, Cabido M, Funes G (2012) Survival and germination of three hard-seeded *Acacia* species after simulated cattle ingestion: The importance of the seed coat structure. *South African J Bot* 79:19–24 . doi: 10.1016/j.sajb.2011.11.005
- Verga EG, Leynaud GC, Lescano JN, Bellis LM (2012) Is livestock grazing compatible with amphibian diversity in the High Mountains of Córdoba, Argentina? *Eur J Wildl Res* 58:823–832 . doi: 10.1007/s10344-012-0630-6
- Vidal OJ, Bannister JR, Sandoval V, Perez Y, Ramirez C (2011) Woodland communities in the Chilean cold-temperate zone (Baker and Pascua basins): Floristic composition and morpho-ecological transition. *Gayana Bot* 68:141–154
- Vila AR, Beade MS, Lamuniere DB (2008) Home range and habitat selection of pampas deer. *J Zool* 276:95–102 . doi: 10.1111/j.1469-7998.2008.00468.x

- Vila AR, Borrelli L (2011) Cattle in the Patagonian forests: Feeding ecology in Los Alerces National Reserve. For Ecol Manage 261:1306–1314 . doi: 10.1016/j.foreco.2011.01.009
- Zamorano-Elgueta C, Cayuela L, González-Espinosa M, Lara A, Parra-Vázquez MR (2012) Impacts of cattle on the South American temperate forests: Challenges for the conservation of the endangered monkey puzzle tree (*Araucaria araucana*) in Chile. Biol Conserv 152:110–118 . doi: 10.1016/j.biocon.2012.03.037
- Zamorano-Elgueta C, Cayuela L, Rey-Benayas JM, Donoso PJ, Geneletti D, Hobbs RJ, Maria Rey-Benayas J, Donoso PJ, Geneletti D, Hobbs RJ (2014) The differential influences of human-induced disturbances on tree regeneration community: a landscape approach. Ecosphere 5:1–17 . doi: 10.1890/ES14-00003.1
- Zimmermann H, Renison D, Leyer I, Hensen I (2009) Do we need livestock grazing to promote *Polylepis australis* tree recruitment in the Central Argentinean Mountains? Ecol Res 24:1075–1081 . doi: 10.1007/s11284-009-0585-6

Capítulo 3

Efectos de la herbivoría sobre la regeneración de árboles en Yungas bajo diferentes abundancias relativas de ganado



INTRODUCCIÓN

Los ungulados ramoneadores, como el ganado vacuno, son herbívoros clave que pueden modificar tanto la regeneración como la diversidad de la vegetación del bosque (Nuttall et al. 2014). Cuando este tipo de herbívoros son introducidos en un nuevo hábitat, imponen un nuevo tipo y nivel de herbivoría (Hobbs y Hueneke 1992). Si la presión que éstos imponen es muy alta, puede llevar a una disminución de la diversidad vegetal (Horsley et al. 2003; Gordon et al. 2004; Vavra et al. 2007). Los impactos del ganado en las especies de plantas pueden resultar, entre otros, en: (i) una disminución en la abundancia y/o riqueza de especies; (ii) un aumento en la abundancia y/o riqueza de especies; (iii) cambios en la estructura pero sin cambios en la abundancia y/o riqueza de especies; o (iv) ninguna influencia comprobable (Reimoser et al. 1999).

La presencia de ganado puede afectar negativamente la regeneración del bosque, por la modificación del reclutamiento (mortalidad y supervivencia), el crecimiento y la composición de los renovales. Existen evidencias de este tipo de efectos negativos a lo largo del mundo, como en los diversos ecosistemas boscosos del sur de Sudamérica (Raffaele y Veblen 2001; Teich et al. 2005; Blackhall et al. 2008; Zamorano-Elgueta et al. 2014), así como también en ecosistemas boscosos de Australia (Eldridge et al. 2016) y en las sabanas africanas (Goheen et al. 2010). Por lo tanto, la conservación de muchos bosques dependería de la protección de los renovales contra el ganado, de manera de promover el reclutamiento y el crecimiento de las especies arbóreas. El ramoneo por ganado puede reducir la riqueza de muchos taxones diferentes (incluyendo plantas y animales) debido al efecto directo del disturbio, la alteración de la vegetación y de la estructura del suelo, y a través de cambios en la redes tróficas (Chillo y Ojeda 2014). En contraste a los efectos perjudiciales, algunos estudios han encontrado efectos positivos del ganado en el reclutamiento y el crecimiento de renovales de árboles. Por ejemplo, el ganado vacuno doméstico puede actuar como dispersor de semillas, aumentando la probabilidad de la germinación (Aschero y Garcia 2012) y promover el establecimiento de plántulas por la modificación de las condiciones micro-ambientales del sotobosque (Darabant et al. 2007; Zimmermann et al. 2009). Por otro lado, el ramoneo ha sido señalado como un mecanismo potencial, en sitios de alta productividad,

para eliminar o reducir la biomasa de especies dominantes no deseadas en favor de otras, manteniendo la riqueza de especies (Spooner et al. 2002; Borer et al. 2014; Eldridge et al. 2016). Los efectos de la herbivoría, donde la intensidad de ramoneo varía desde baja a alta, son menos conocidos (Herrero-Jáuregui y Oesterheld 2017). Una mejor comprensión de los efectos del ganado vacuno bajo abundancias variables es fundamental para mejorar el manejo de la ganadería en los bosques.

Es muy probable que muchos de los efectos descritos, tanto positivos como negativos, dependan de la abundancia animal (Renison et al. 2015). En general, uno de los mayores inconvenientes para detectar la relación entre las diferentes densidades del ganado doméstico bajo ganadería extensiva y las condiciones del bosque son los métodos que se utilizan para estimar la abundancia del ganado doméstico. A pesar de que las abundancias serían conocidas por sus propietarios, muchas veces ellos no conocen en detalle o no quieren revelar dicha información, particularmente en sistemas de ganadería extensiva. En general, los estudios utilizan un gradiente de abundancias de ganado que rara vez controlan o conocen (Schieltz y Rubenstein 2016). Lo usual es que se infiera por métodos indirectos, como abundancia de bostas (von Müller et al. 2012), distancia a aguadas (Quinteros et al. 2012), o distancia a puestos (Macchi y Grau 2012). Por otro lado, los métodos de cuantificación directa, como conteos de individuos (censos) o capturas y recapturas (mediante cámaras trampa, por ejemplo), requieren un mayor esfuerzo de campo, presupuesto y tiempo, ya que el ganado pastorea libremente por el bosque. Es importante obtener una buena estimación de la abundancia del ganado para entender los efectos en un gradiente de densidades en los bosques. A pesar de la cantidad de estudios realizados a nivel global sobre el efecto de la herbivoría por grandes mamíferos sobre la vegetación (Putman et al. 2011; Reimoser y Putman 2011), en bosques subtropicales es escaso el conocimiento entre la relación de la abundancia de ganado y los diferentes atributos del bosque, así como si en dicha relación existen puntos de inflexión y/o niveles críticos de daño. La mayoría de las publicaciones en el sur de Sudamérica no reportan datos precisos sobre la abundancia o densidad del ganado (Mazzini et al. 2018).

Los enfoques tradicionales para la conservación de los bosques y el manejo ganadero se centran principalmente en la composición de la comunidad vegetal y en la regeneración de renovales de árboles de interés especial. Más recientemente, se han incorporado enfoques basados en rasgos funcionales como base para la gestión de la conservación, destacando el papel que desempeñan las especies vegetales en la función de los ecosistemas y explorando la relación entre la diversidad funcional y la resiliencia ante futuras perturbaciones, como el pastoreo y el ramoneo por ganado (Ford et al. 2018). En general, los sitios con poca presión de herbivoría están caracterizados por un mayor establecimiento de plántulas y diversidad funcional que los sitios con altas abundancias ganaderas (Ford et al. 2018). Los rasgos funcionales relacionados con el tamaño y la tasa de crecimiento de las plantas son particularmente importantes, porque determinan la capacidad productiva de la vegetación. Por otro lado, hay que destacar que los rasgos funcionales de las plantas que influyen en los herbívoros afectan prácticamente todos los procesos ecosistémicos (Chapin 2003). Los herbívoros son una vía importante de transferencia de carbono y nutrientes de las plantas a los suelos, ya que la herbivoría acorta el proceso de descomposición y acelera el ciclo de los nutrientes (Chapin 2003). Por ejemplo, las plantas que crecen en suelos de baja fertilidad suelen presentar crecimientos lentos y producir defensas químicas que reducen la frecuencia de herbivoría, lo que a su vez reduce la tasa de descomposición de la hojarasca, y en consecuencia altera el ciclo de nutrientes (Chapin 2003). En contraste, las plantas que crecen en suelos de alta fertilidad tienden a invertir preferentemente más en el crecimiento que en defensas químicas (Karban 2011; Carmona et al. 2011). De esta manera, conocer la composición de las especies vegetales (identidad) y la respuesta de las especies a la herbivoría es fundamental para el manejo de áreas con ganado. Poder predecir las respuestas a la herbivoría a partir de los rasgos funcionales de las especies sería un gran avance hacia la generalización del conocimiento más allá de la comunidad en estudio (Ford et al. 2018). Sin embargo, los rasgos funcionales que sirven en una parte del mundo para predecir los efectos de la herbivoría, no son generalizables a todos los ecosistemas (Díaz et al. 2001; Vesk et al. 2004). Así, es importante evaluar los diferentes rasgos funcionales de la

vegetación para cada tipo de ecosistema y bajo diferentes abundancias de ganado.

En los bosques montanos de los Andes tropicales y subtropicales, la ganadería es una de las principales amenazas para la integridad de los ecosistemas, luego de la deforestación y de los cambios de uso de la tierra (Tejedor Garavito et al. 2012). Más aún, la cría de ganado vacuno representa una de las mayores causas de deforestación en los bosques tropicales (Geist y Lambin 2002). En los bosques secos tropicales de Brasil, se demostró que al menos el 60% de la dieta del ganado proviene del ramoneo sobre renovales de árboles durante la época seca (Stern et al. 2002). En los bosques nublados de Bolivia, el ganado selecciona plantas leñosas (renovales, arbustos, y luego hojarasca y frutos) sobre todo hacia el final de la época seca, donde las hierbas comienzan a disminuir (Marquardt et al. 2010). Además, la ganadería es uno de los usos de la tierra más importantes en los pastizales de altura y bosques ecotonales (Carilla y Grau 2010). Aunque el impacto del ramoneo por ganado en los ecosistemas subtropicales con estación seca, como las Yungas, todavía no es tan conocido (Stern et al. 2002), no hay dudas que el ganado podría ser un factor de riesgo para la conservación de la diversidad biológica de estos bosques. En este contexto, adquieren importancia los estudios que logren cuantificar los efectos de la ganadería sobre los distintos atributos del bosque, bajo un gradiente de abundancia ganadera.

Ganado en Yungas

La mayoría de los bosques andinos experimentan algún grado de intervención humana, como la ganadería extensiva, la tala selectiva y la extracción de leña (Blundo et al. 2018). La ganadería es una perturbación antropogénica histórica, que ha sido practicada por las comunidades locales en los bosques andinos por lo menos durante los últimos 400 años (Reboratti 1998; Brown et al. 2001). En los bosques nublados subtropicales del norte de Argentina, el ganado se encuentra a densidades mucho mayores que cualquier otro mamífero (mediano o grande) que habita estos bosques (Cuyckens 2014). Esta práctica podría influir en la composición de especies del bosque, al promover diferentes condiciones ambientales para el establecimiento y

crecimiento de los árboles (Blundo et al. 2012; Malizia et al. 2013; Lorenzatti 2014).

Debido a la diferente composición de especies de las comunidades vegetales en relación a los pisos altitudinales de Yungas (ej. Bosque Montano, Selva Montana, Selva Pedemontana), es posible que se presenten respuestas diferenciales a la herbivoría por ganado en los distintos pisos. En la parte baja (Selva Pedemontana 400-700 m s.n.m. aprox.), se comprobó que la ganadería favorece la arbustización y el ingreso de especies pertenecientes al ecosistema chaqueño (Chalukian 1991, Lorenzatti 2014). Por otro lado, la ausencia/presencia de ganado explica en parte la variación en la composición de árboles adultos (Blundo et al. 2012). En cuanto a los herbívoros nativos, se estima que han disminuido su presencia en estas comunidades, debido a la caza y a la modificación del hábitat (Malizia et al. 2013). En los pisos de vegetación más altos (Selva y Bosque Montano, 700 a 2800 m s.n.m.), se ha señalado que la ganadería, que es el factor de disturbio predominante, favorece el reclutamiento de especies poco palatables como Pino del cerro (*Podocarpus parlatorei*), Nogal (*Juglans australis*) y Cedro (*Cedrela angustifolia*) (Arturi et al. 1998; Carilla y Grau 2010; Lorenzatti 2014). Sin embargo, la regeneración del Cedro luego se ve afectada negativamente a causa del pisoteo del ganado (Zamora Petri 2006).

Los rasgos funcionales, demográficos y morfológicos diferencian a las especies de árboles de las Yungas, en términos de estructura y función arbórea (Blundo et al. 2015). Se ha observado para estos bosques que el tipo de dispersión de semillas, la dureza de la madera que a su vez se asocia con otras características de historia de vida, y la capacidad de regenerar bajo luz o sombra, afectan la distribución de las especies de árboles (Easdale et al. 2007a; Easdale et al. 2007b; Blundo et al. 2015). Estos rasgos funcionales pueden ser utilizados para analizar la estructura de la comunidad en el contexto de diversos disturbios antrópicos, como por ejemplo diferentes abundancias de ganado (Malizia et al. 2013). En general, se ha observado que la ganadería favorece el reclutamiento de aquellas especies nativas ya establecidas en el dosel; pero se observa poco reclutamiento especies nuevas (Lorenzatti 2014). Frente a la disminución de la abundancia ganadera en Yungas (Grau et al. 2010), se ha

observado un incremento en la tasa de recambio de especies, y en menor medida un aumento de la biomasa y el área basal. En esta línea, Malizia et al. (2013) monitorearon la vegetación (árboles adultos) durante 15 años en tres parcelas permanentes en Sierras de San Javier, Yungas de Tucumán, y encontraron cambios de composición de especies consistentes con un incremento de las especies ricas en nutrientes foliares. Este estudio vincula este patrón encontrado con la exclusión de ganado ocurrida en la zona 20 años atrás del inicio del monitoreo. Como se mencionó anteriormente, la información existente sobre los efectos del ganado en Yungas no ha considerado hasta el momento la cuantificación, al menos relativa, de los niveles de carga ganadera asociados a los niveles de daño hallados en la vegetación. Es así que el objetivo del presente capítulo es analizar los efectos de diferentes abundancias relativas de ganado vacuno sobre la composición, abundancia y riqueza de renovales de especies arbóreas de las Yungas de Jujuy y Salta. Las hipótesis asociadas al objetivo son:

Hipótesis 1. Diferentes especies de renovales se asociarán a las diferentes abundancias relativas de ganado vacuno, según los rasgos funcionales de las especies.

Predicción 1.1. Las especies de árboles de maderas duras, crecimientos lentos, que regeneran a la sombra, se asociaran a abundancias relativas de ganado alta. Las especies con crecimientos rápidos, maderas blandas, que regeneran en claros, se asociaran a abundancia relativa de ganado baja.

Hipótesis 2. El ganado afecta negativamente a las especies arbóreas de las Yungas a través del ramoneo/pisoteo.

Predicción 2.1. En sitios con menor abundancia relativa de ganado, la abundancia y la riqueza de renovales serán mayores con respecto a sitios con mayor abundancia relativa de ganado.

Predicción 2.2. En sitios con menor abundancia relativa de ganado, la altura de los renovales arbóreos será mayor con respecto a sitios con mayor abundancia relativa de ganado.

Predicción 2.3. En sitios con menor abundancia relativa de ganado, la complejidad vertical del sotobosque (medida como intersección visual de la vegetación) aumentará con respecto a sitios con mayor abundancia relativa de ganado.

MÉTODOS

Área de estudio y diseño experimental

Selección de sitios

Los efectos de la abundancia del ganado sobre la regeneración de las especies arbóreas se estudiaron en 25 sitios ubicados en las Yungas de las provincias de Jujuy y Salta. La selección de los sitios se basó en el conocimiento previo de historia de uso, contemplando situaciones con diferente abundancia ganadera. Estos sitios se distribuyeron en dos pisos altitudinales (Selva y Bosque Montano), abarcando un gradiente altitudinal entre 1200-1800 m s.n.m. En cada uno de los 25 sitios se instalaron 3 parcelas (Fig. 3.1, Tabla 3.1), dentro de las cuales se midieron composición, riqueza y abundancia de renovales arbóreos, estructura del sotobosque, e indicadores de uso y presencia animal. Las mediciones se realizaron a lo largo de 3 años (2014, 2015 y 2016) durante la estación seca (junio-octubre), ya que es la estación cuando se puede acceder más fácilmente a los sitios. Por otro lado, corresponde con la época en la que los efectos del ganado serían más evidentes debido a la disminución de la disponibilidad de pastos (Osuna y Guzmán 2014), aumentando la probabilidad de ramoneo sobre los renovales arbóreos, respecto a la estación húmeda.

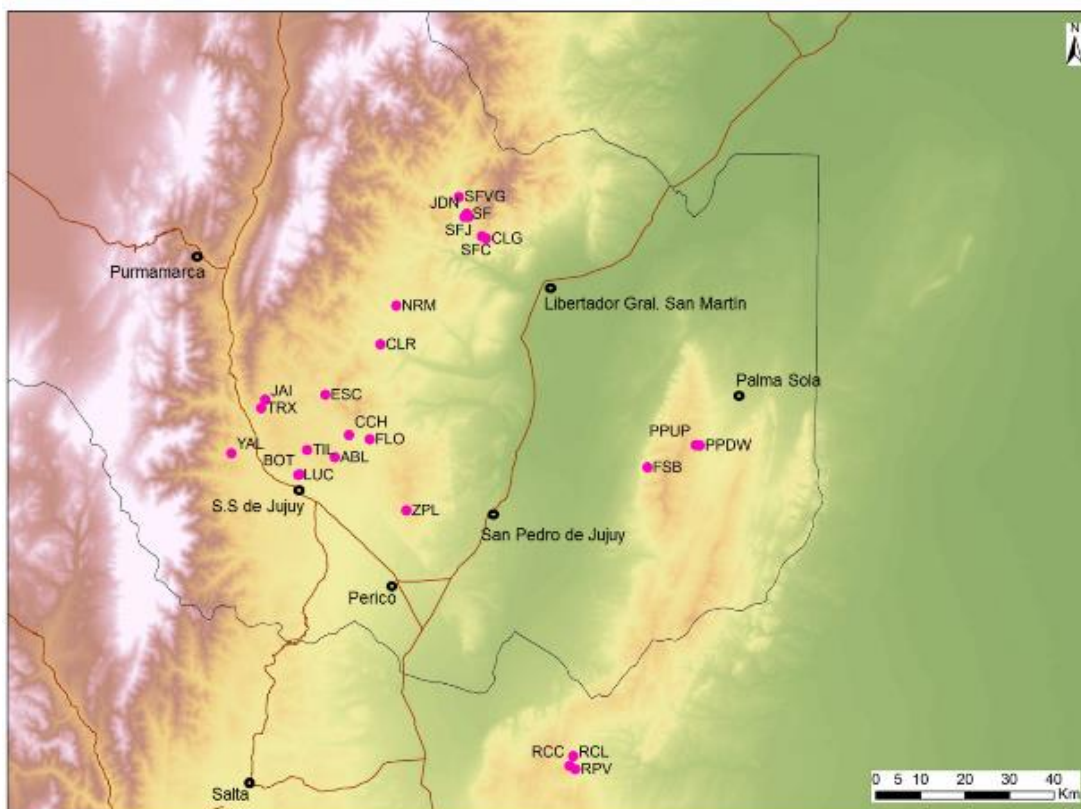


Figura 3.1. Ubicación de los 25 sitios de relevamiento de vegetación (puntos rosados) en las Yungas de Jujuy y Salta. Los puntos negros indican las principales ciudades de la región. Las rutas nacionales están en marrón. Detalles y características de los sitios están descritos en la Tabla 3.1, Tabla 3.3 y Tabla 3.5.

Tabla 3.1. Características de los 25 sitios donde se realizaron los relevamientos de vegetación para evaluar los efectos del ganado, especificando su ubicación (en decimal) y el piso de vegetación al que pertenecen (Nombre: PM = parque municipal, PP = parque provincial, PN = parque nacional. Piso vegetación: SM = Selva Montana, BM = Bosque Montano, SM-BM = transición entre Selva Montana y Bosque Montano).

#	Sitio	Nombre	Latitud	Longitud	Altitud (m s.n.m.)	Piso de vegetación
1	ABL	Abra los Blancos	-24,07397	-65,13553	1500	SM-BM
2	BOT	PM Jardín Botánico	-24,09464	-65,18351	1437	SM-BM
3	CCH	El Cucho	-24,04561	-65,12045	1411	SM-BM
4	CLG	PN Calilegua	-23,40558	-64,5408	1650	BM
5	CLR	Caulario	-23,53541	-65,07599	1200	SM
6	ESC	Las Escaleras	-24,00414	-65,23118	1200	SM
7	FLO	Ocloya-Corral de Piedra	-24,05259	-65,09196	1500	SM-BM
8	FSB	Forestal Santa Bárbara	-24,05432	-64,05432	1570	BM
9	JAI	Jaire	-24,01431	-65,23416	1850	BM
10	JDN	Jordán	-23,38172	-64,5700	1450	SM-BM

11	LUC	Jujuy-Los Perales	-24,09496	-65,1846	1293	SM
12	NRM	Normenta	-23,49091	-65,05565	1200	SM
13	PPDW	Portal de Piedra - Abajo	-24,05511	-64,25408	1500	SM-BM
14	PPUP	Portal de Piedra - Arriba	-24,05473	-64,26101	1600	BM
15	RCC	PN El Rey- Cerro Chañar	-24,44585	-64,42288	1570	BM
16	RCL	PN El Rey-Chorrillo los Loros	-24,04556	-65,12103	1178	SM
17	RPV	PN El Rey- Pozo Verde	-24,45215	-64,42438	1330	SM
18	SF	San Francisco	-23,37549	-64,56429	1650	BM
19	SFC	Jordán - Calilegua	-23,40395	-64,54433	1600	BM
20	SFJ	San Francisco - Jordán	-23,38169	-64,56267	1600	BM
21	SFVG	San Francisco - Valle Grande	-23,35537	-64,57456	1400	SM-BM
22	TIL	Tilquiza	-24,0649	-65,17373	1500	SM-BM
23	TRX	Tiraxi	-24,00038	-65,15148	1600	BM
24	YAL	PP Potrero de Yala	-24,07136	-65,27387	1750	BM
25	ZPL	Serranía de Zapla	-24,14042	-65,04256	1736	BM

Abundancia relativa de ganado

Para definir la abundancia relativa ganadera se utilizaron cuatro variables indicadoras de presencia y uso animal. Por un lado, se elaboró un mapa utilizando los puntos georreferenciados de las vacunaciones contra fiebre aftosa del Servicio Nacional de Sanidad y Calidad Agroalimentaria (SENASA) para el año 2016 (SENASA 2016). Se convirtieron los puntos a un raster de píxeles de 10x10 km² (Nicolas et al. 2016) para simular el área ganadera de cada punto y obtener una densidad por hectárea. Este tamaño de píxel se utiliza para otros análisis similares para la región chaqueña (Fernández, comunicación personal). Se seleccionó esta superficie de píxel para obtener una distribución continua de bovinos para todos los puntos relevados, y se extrajo de cada sitio relevado el valor de densidad en número de cabezas de ganado por hectárea. Por otro lado, se realizaron conteos de bostas para estimar la abundancia relativa de ganado a escala local. Los conteos se realizaron en 3 parcelas circulares, de 100 m² cada una (5,6 m de radio), separadas al menos 300 m entre sí, y se promediaron para obtener el valor a nivel de sitio. Además, se complementó la información de presencia ganadera con dos indicadores del uso animal: incidencia de ramoneo, que es la proporción de individuos ramoneados, e intensidad promedio de ramoneo sobre los individuos. La incidencia de ramoneo a nivel de sitio se obtuvo como la proporción promedio de individuos ramoneados por parcela. La intensidad del ramoneo a nivel de sitio se obtuvo de promediar el índice de

ramoneo en base a una escala semi-cuantitativa (Barrios-García et al. 2012): (0) sin ramoneo, (1) ramoneo leve (hasta 25% de las ramas consumidas), (2) ramoneo moderado (entre 25 y 75% de las ramas consumidas) y (3) ramoneo intenso (más de 75% de las ramas consumidas), para todos los individuos relevados en cada parcela. La intensidad de ramoneo a nivel de especie se obtuvo de promediar el índice de ramoneo para esa especie en las tres parcelas para cada uno de los sitios.

Caracterización del estrato arbóreo

En cada sitio se utilizaron las mismas 3 parcelas de 100 m² cada una (5,6 m de radio), separadas al menos 300 m entre sí, y se georreferenciaron. Dentro de cada parcela se realizó una caracterización estructural del sitio, mediante el registro de todos los individuos de diámetro a la altura del pecho (DAP) mayor a 1 cm, considerando por ende sub-adultos (1-10 cm DAP) y adultos (>10 cm DAP), tratando por simplicidad en el texto a todos como adultos, de todas las especies arbóreas presentes. Las especies fueron descritas siguiendo la nomenclatura de Instituto de Botánica Darwinion, Catálogos de la Flora de Argentina y Plantas Vasculares de la Flora del Cono Sur: www.darwin.edu.ar.

Caracterización del sotobosque

En cada parcela de 100 m² se ubicaron 4 sub-parcelas de 3x3 m (Fig. 3.2) donde se registraron todos los renovales de las especies arbóreas (<1 cm DAP; <150 cm altura), se identificó la especie y se midió la altura. Esta denominación de renoval, considerando individuos no reproductivos, de entre 5 y 150 cm de altura y menos de 1 cm de DAP, ha sido usada en otros estudios en regiones tropicales y subtropicales (Rao et al. 2001; Peña-Claros 2003; Easdale et al. 2007; Martínez-Ramos et al. 2013, Murphy et al. 2014). Además, se identificó la especie, se midió la altura y se estimó la intensidad del ramoneo de cada individuo.

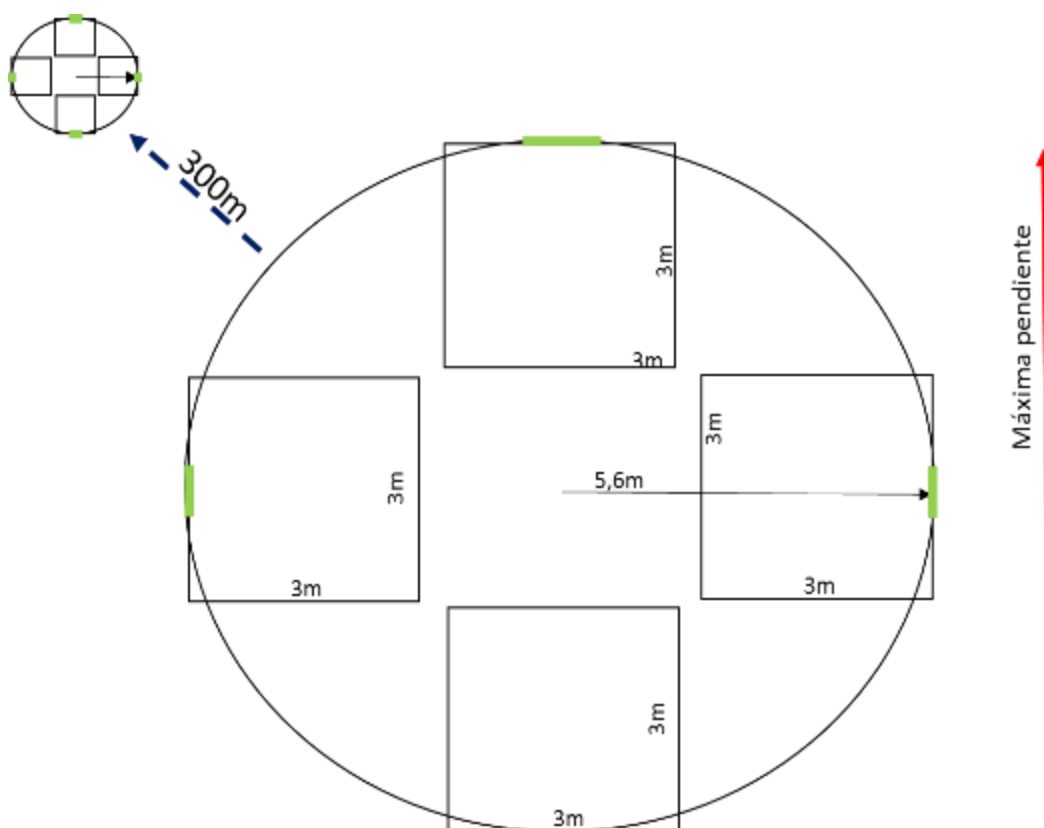


Figura 3.2. Diseño de las parcelas de muestreo (100 m^2). Los cuadrados de $3 \times 3 \text{ m}$ indican la ubicación de las sub-parcelas de medición de renovales. La línea verde indica la localización del cuadro de $1 \times 1 \text{ m}$ para la fotografía de complejidad vertical de sotobosque.

La complejidad vertical del sotobosque está entendida como la presencia de diferentes formas de vida (gramíneas, herbáceas y leñosas) hasta un metro de altura, ya que es el límite superior de ramoneo más intensamente usado por el ganado vacuno (Relva y Veblen 1998; Brokaw y Lent 1999) (Fig. 3.2, línea verde). Esta complejidad se estimó por medio de fotografías como el porcentaje de píxeles negros (ocupados) sobre un fondo uniforme (amarillo) de $1 \text{ m} \times 1 \text{ m}$. Las fotografías fueron tomadas desde el centro de la parcela hacia la periferia donde se apoyó el fondo sobre el suelo (modificado de Limb et al. 2007). Se optó por estimar la complejidad vertical de este modo ya que es un método sencillo, que requiere poco tiempo, material y personal. Se ha demostrado que con este método se obtienen similares resultados que con el método del mástil de cobertura que es el usualmente utilizado (Collins y Becker 2001; Ordiz et al. 2009; Toledo et al. 2010). Para facilitar el conteo, las imágenes fueron transformadas a blanco y negro (binario) con el programa imageJ (Rasband

2015) y el conteo de píxeles se realizó con el programa CobCal (Ferrari et al. 2011) (Fig. 3.3).



Figura 3.3. Proceso para la obtención del porcentaje de cobertura, para el cálculo de la complejidad vertical del sotobosque, mediante fotografías, desde la foto cruda al conteo porcentual de píxeles ocupado en una superficie de 1 m². El cuadro se apoyó sobre el suelo. Ejemplo en la foto: helecho *Pteridium aquilinum* en un sitio donde la abundancia relativa de ganado es alta.

Rasgos funcionales de las especies de árboles

Se recopilieron características morfológicas y funcionales de las especies de renovales a partir de diversas fuentes bibliográficas (Legname 1982; Chave et al. 2006; Easdale et al. 2007a; Easdale et al. 2007b; Blundo et al. 2015 y www.ambienteforestelnoa.com). Las características seleccionadas están relacionadas con los diferentes roles funcionales en la vida de un árbol, que probablemente tienen importancia funcional de acuerdo con la literatura y de aquí en adelante se denominan como rasgos funcionales. Con los datos obtenidos se generó una matriz de rasgos funcionales (Tabla S3.1) que incluye: cinco rasgos morfológicos, considerando dureza de la madera (densidad de la madera en g cm⁻³, categorizadas como baja: 0-0,45 g cm⁻³, media: 0,46-0,64 g cm⁻³, y alta: >0,65 g cm⁻³), longitud de la hoja (largo máximo de la hoja en cm), estructura de defensa (presencia o ausencia de las diferentes estructuras, ya sean químicas o físicas), fenología de la especie (decidua, semidecidua o siempreverde) y modo de dispersión de las semillas (1: anemocoria, 2: zoocoria, 3: autocoria); un rasgo demográfico, tasa de crecimiento (en mm por año de DAP); y un rasgo de nicho de regeneración, tolerancia a la sombra medida como un índice pionero, donde se registró si la especie (1) recluta bajo la sombra del dosel del bosque solamente, (2) recluta en claros y deslizamientos y bajo la sombra de las copas

de los bosques, o no encontrados en deslizamientos ni bajo la sombra de las copas de los bosques, o (3) recluta en claros y deslizamientos solamente. Toda la nomenclatura de los rasgos funcionales se realizó siguiendo la utilizada por Blundo et al. (2015). Los rasgos elegidos están potencialmente relacionados con diferentes roles en la vida de un árbol, y se ha encontrado en estudios anteriores que están relacionados con la demanda de luz de las especies y/o algunos de los componentes de la sucesión temporal (Cornelissen et al. 2003; Poorter y Bongers 2006; Easdale y Healey 2009).

Análisis de datos

Con el objetivo de ordenar los sitios según la abundancia ganadera, se realizó un análisis de componentes principales (PCA por sus siglas en inglés), utilizando las cuatro variables (centradas y estandarizadas) de presencia y uso ganadero (densidad de ganado, promedio del conteo de bostas, e incidencia e intensidad promedio de ramoneo por sitio). A fin de corroborar el agrupamiento de sitios resultante del PCA, se realizó un análisis de conglomerados iterativo (análisis de clúster) utilizando como variables las coordenadas de los sitios en los dos primeros ejes factoriales. El número de conglomerados o grupos se definió considerando tres niveles de abundancia relativa: baja, media y alta. Los análisis se realizaron con el programa R (R- Core 2018) utilizando los paquetes FactoMiner (Lê et al. 2008) y cluster (Maechler et al. 2018).

Caracterización del estrato arbóreo: composición de adultos y renovales

Para analizar las relaciones entre la abundancia de cada especie en cada estrato de vegetación (adultos y renovales) y la abundancia relativa del ganado, se utilizó un análisis de correspondencia canónica (CCA, función “cca” del paquete vegan de R). Las matrices de datos para dicho análisis fueron una matriz de sitios por abundancia de cada especie y otra matriz de sitios por abundancia relativa de ganado. Posteriormente, se realizó un test de permutación para evaluar la significancia estadística del efecto de la abundancia relativa del ganado, con 999 permutaciones y una significancia de $\alpha < 0,05$ (ter Braak y Verdonschot 1995). Por otro lado, para probar las diferencias en la composición de la comunidad entre las diferentes abundancias relativas de ganado y la categoría del árbol (adulto y renoval), se utilizó un análisis multivariado de permutación de la varianza (PERMANOVA por sus siglas en inglés) utilizando

matrices de distancia (Bray-Curtis) con la función *adonis* (paquete *vegan*, Oksanen et al. 2017). *Adonis* computa un valor de R^2 (tamaño del efecto) que muestra el porcentaje de variación explicado, así como también un valor de p para determinar la significancia estadística.

Por último, para describir el nexo entre la abundancia relativa de ganado, la composición de la regeneración arbórea y los rasgos funcionales de las especies, se realizó un análisis RLQ (método de ordenación de tres matrices) (Dray et al. 2014) y posteriormente un análisis de cuatro esquinas (*4-corner*) con el paquete R *ade4* (Dray y Dufour 2007; Bougeard y Dray 2018). Para estos análisis se utilizó una matriz de la abundancia relativa de ganado para cada sitio (R), una matriz de composición de renovales (L) y una matriz de rasgos funcionales de las especies de renovales (Q). El análisis RLQ es una ordenación directa y restringida que maximiza la covarianza entre sitios y especies sobre la base de las variables ambientales (abundancia ganadera) del sitio y los rasgos funcionales de las especies. Este enfoque organiza los sitios de acuerdo a los rasgos de las especies que contienen, y las especies de acuerdo a la abundancia relativa de ganado de los sitios en los que están presentes. Los sitios que contienen especies con rasgos similares se colocan muy cerca unos de otros en el espacio de ordenación. De manera similar, las especies que se encuentran en sitios con las mismas variables ambientales se colocan muy cerca unas de otras. La cantidad total de varianza que el análisis RLQ puede explicar está limitada por la varianza explicada en ordenaciones separadas de las matrices R, L y Q (en este estudio, representada por un análisis de correspondencia y dos análisis de componentes principales de Hill-Smith). Por lo tanto, para evaluar qué tan bien el análisis RLQ explicó el nexo entre las condiciones ambientales, la composición de los renovales y los rasgos funcionales de las especies, se comparó la varianza explicada por los dos primeros ejes RLQ. Luego se probó la importancia del análisis RLQ usando una prueba de permutación con 999 permutaciones. Para finalizar, se realizó un análisis de cuatro esquinas (*4-corner*) para comprobar la asociación entre las diferentes abundancias relativas de ganado y los rasgos funcionales de las especies. Generalmente, los análisis RLQ y de cuatro esquinas se utilizan conjuntamente para identificar analítica y

gráficamente grupos de rasgos funcionales de las especies bajo ciertas condiciones ambientales (Dray et al. 2014).

Caracterización del sotobosque: abundancia y riqueza de renovales, intensidad e incidencia de ramoneo sobre renovales y complejidad del sotobosque

Para comprobar diferencias en la regeneración (riqueza, abundancia, altura de los renovales, intensidad de ramoneo por especie, incidencia promedio de ramoneo por especie y complejidad vertical del sotobosque) según las diferentes abundancias relativas de ganado, se utilizaron modelos lineales de efectos mixtos. Como variable explicativa se utilizó la abundancia relativa de ganado (factor con tres niveles: baja, media y alta). Para la variable riqueza de especies, dado que la misma depende del número de individuos muestreados (Gotelli y Colwell 2001), se realizaron curvas de acumulación de especies para cada categoría de sitio. Se utilizó la estandarización por el sitio de menor riqueza para la comparación de la riqueza entre las diferentes abundancias relativas de ganado. Se consideró la distribución de las variables de respuesta y la estructura de los datos al momento de plantear los modelos (Tabla 3.2). Los datos de las sub-parcelas fueron promediados y los análisis se realizaron a nivel de parcela. Para hallar el modelo mínimo adecuado, se partió desde un modelo saturado, y se utilizó el método de prueba de hipótesis o *step forward* con prueba de F de Fisher para variables continuas y χ^2 para discretas. Se eligió este método ya que la comparación de los modelos siempre implicó la comparación entre modelos anidados (Zuur et al. 2009). Se realizaron pruebas de Tukey para realizar comparaciones múltiples en todos los análisis. Todos los análisis se realizaron con el programa R (R core 2018), usando los paquetes *vegan* (Oksanen et al. 2017), *nmle* (Pinheiro et al. 2016), *lme4* (Bates et al. 2015), y *MASS* (Venables y Ripley 2002). Los gráficos se realizaron utilizando los paquetes *ggplot2* (Wickham 2009) y *effects* (John Fox 2003).

Tabla 3.2. Estructura de las ecuaciones de los modelos utilizados para explorar la relación entre las variables de respuesta estudiadas y la abundancia relativa de ganado. Para los casos que presentaron varianzas no uniformes se aplicó una corrección de heterocedasticidad.

Variable respuesta	Efecto fijo	Efecto aleatorio	Corrección por	Distribución	Observaciones
Abundancia de renovales	Ganado	Sitio	-	Poisson	También se ajustó el modelo con las abundancias totales por sitio. No hubo diferencias en los resultados.
Densidad de renovales	Ganado	Sitio	Heterocedasticidad: varIdent	Normal	
Riqueza de renovales (rarefacción)	Ganado	Sitio	-	Normal	Se utilizó la intrapolación para abundancia con el mínimo común (n=4). Se grafican los resultados para n=30 y n=500.
Altura de los renovales	Ganado	Sitio + especie	Heterocedasticidad: varPower	Normal	Factor aleatorio anidado
Cobertura del sotobosque	Ganado	Sitio	-	Normal	
Incidencia de ramoneo	Rasgos funcionales de las especies	-	-	Normal	Variable respuesta: proporción de individuos ramoneados por especie Variables explicativas: aditivas
Intensidad de ramoneo	Rasgos funcionales de las especies	-		Normal	Variable respuesta: promedio del grado de ramoneo por especie Variables explicativas: aditivas

RESULTADOS

Abundancia relativa de ganado en los sitios estudiados

El mapa de densidad de ganado para el año 2016 muestran un gradiente entre 0,0028 a 2,5 cabezas/ha a lo largo del área de estudio (Fig. 3.4). Los sitios de estudio cubrieron casi todo este gradiente de densidad relativa (Tabla 3.3), aunque ninguno se ubicó en la situación de máxima densidad ganadera, ya que ésta se registró en la zona del pedemonte, que no fue incluido en este trabajo (i.e. aquí se relevaron sitios de Selva y Bosque Montano). Por otro lado, la estimación de la abundancia relativa de ganado por medio del conteo de bostas también muestran un gradiente para los sitios relevados, desde la ausencia de bostas (ej. sitio CLG) a un máximo de 24 bostas (ej. sitio ABL) (Tabla 3.3). El resto de los indicadores también muestran una variación en el uso ganadero en los diferentes sitios relevados. La proporción de individuos ramoneados por sitio (incidencia) varió entre 6% en el sitio de menor incidencia (CLG) a 75% en el de mayor (YAL). En cuanto a la intensidad de ramoneo promedio, ésta varió entre 0,06 y 1,79 (Tabla 3.3).

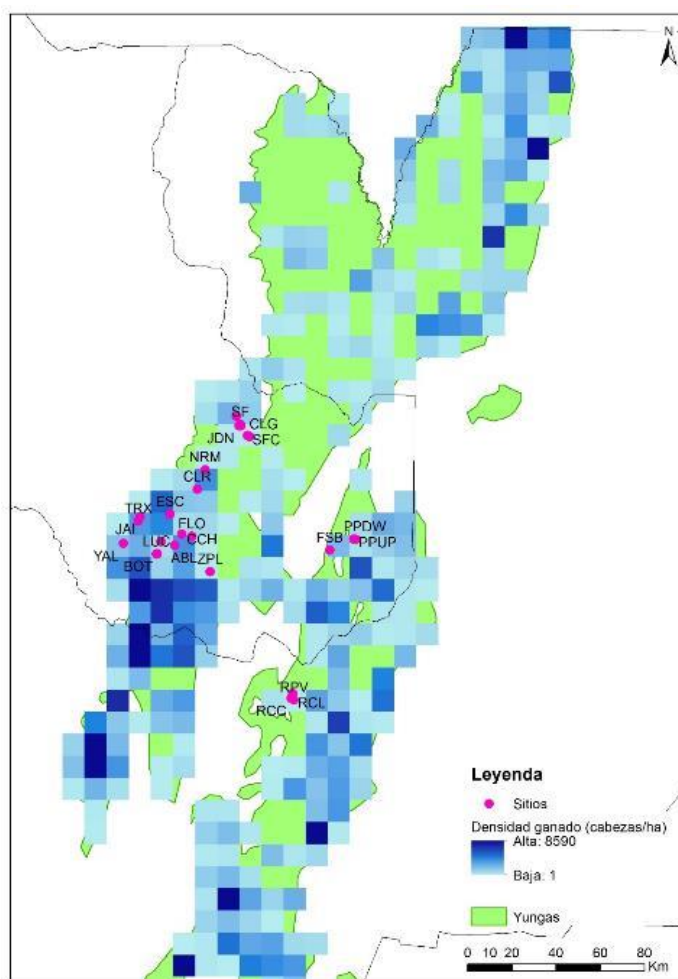


Figura 3.4. Mapa de la densidad de ganado vacuno en la región de Yungas para el año 2016 en el noroeste argentino, según estadísticas de vacunación del SENASA (SENASA 2016). La ecorregión de Yungas está delimitada en verde. El tamaño de píxel para la estimación de la densidad ganadera es de 10x10 km² (en azules). Los puntos rosados corresponden a la ubicación de los sitios de relevamiento de vegetación.

En el análisis de componentes principales (PCA) se observa que el eje 1 (que explica 58,7% de la variación total) está definido por las variables de uso animal (número de bostas, e intensidad e incidencia de ramoneo), en tanto que el eje 2 (23,8% de la variación total) está definido por la variable densidad de ganado (Fig. 3.5). En base a este ordenamiento, mediante un análisis de conglomerados, se conformaron los 3 grupos de sitios (Fig. 3.5).

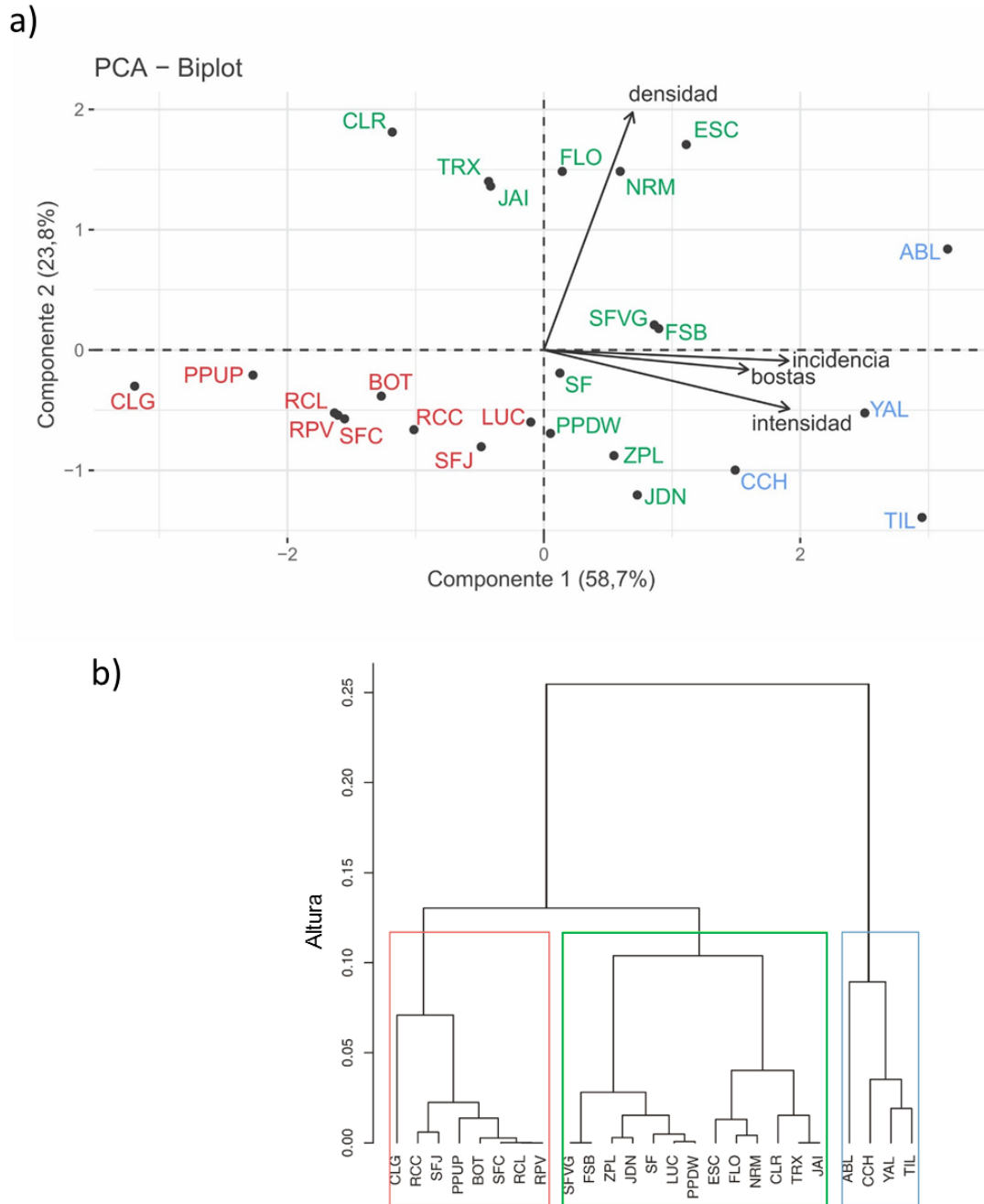


Figura 3.5. a) Ordenamiento de los 25 sitios de estudio según las cuatro variables indicadoras de uso animal a partir del PCA. Las flechas indican la dirección de aumento de la las variables de uso animal utilizadas para la estimación de la abundancia ganadera relativa. b) Dendrograma resultante del análisis de clasificación considerando las cuatro variables de uso animal. Altura es el valor del criterio asociado con el método de agrupación (Ward) para la cercanía de las agrupaciones; a menor valor más similares son las agrupaciones. Los acrónimos corresponden a los 25 sitios relevados (ver detalle Tabla 3.1). En Rojo sitios con abundancia ganadera baja, verde sitios con abundancia ganadera media y azul sitios con abundancia ganadera alta.

Tabla 3.3. Indicadores de uso animal de los 25 sitios relevados. Los acrónimos corresponden a los 25 sitios relevados (ver detalle Tabla 3.1). En Rojo sitios con abundancia ganadera baja, verde sitios con abundancia ganadera media y azul sitios con abundancia ganadera alta.

Sitio	Densidad (cabezas/ha)	Bostas promedio	Desvío bostas	Incidencia	Intensidad ramoneo (promedio)	Desvío intensidad	Abundancia relativa de ganado (Clúster)
BOT	0,217	1	1,73	33%	0,52	0,81	1_baja
CLG	0,028	0	0,00	6%	0,06	0,25	1_baja
PPUP	0,191	1	1,00	17%	0,22	0,54	1_baja
RCC	0,056	0,67	0,58	43%	0,55	0,71	1_baja
RCL	0,056	0	0,00	37%	0,39	0,53	1_baja
RPV	0,056	1	1,00	31%	0,38	0,61	1_baja
SFC	0,028	2	1,73	29%	0,29	0,46	1_baja
SFJ	0,028	3,33	1,53	39%	0,56	0,86	1_baja
LUC	0,217	1	1,73	55%	0,80	0,88	1_baja
PPDW	0,191	1	1,00	56%	0,89	0,89	2_media
CLR	1,577	0,33	0,58	31%	0,42	0,70	2_media
ESC	1,763	2	1,00	66%	0,83	0,70	2_media
FLO	1,51	3,67	3,79	41%	0,53	0,72	2_media
FSB	0,822	1,33	0,58	67%	1,00	0,89	2_media
JAI	1,397	1,67	0,58	38%	0,59	0,90	2_media
JDN	0,034	3,67	2,08	44%	1,22	1,48	2_media
NRM	1,577	3,67	3,79	47%	0,68	0,81	2_media
SF	0,537	0,33	0,58	55%	1,00	1,00	2_media
SFVG	0,909	0,33	0,58	61%	1,28	1,18	2_media
TRX	1,397	0,33	0,58	48%	0,58	0,66	2_media
ZPL	0,055	3,67	1,53	63%	0,63	0,52	2_media
ABL	1,51	8	3,61	67%	1,23	0,99	3_alta
CCH	0,204	4	3,46	62%	1,22	1,08	3_alta
TIL	0,217	5,67	1,15	68%	1,79	1,40	3_alta
YAL	0,638	4	1,73	75%	1,50	1,29	3_alta

Composición de especies de árboles en función de la abundancia relativa de ganado

En total se relevaron 1172 individuos adultos y 757 renovales pertenecientes a 69 especies y 36 familias, siendo las Fabaceas y las Mirtaceas

las familias más diversas (7 y 9 especies, respectivamente) (Tabla 3.4). Se registraron 63 especies de árboles adultos y 44 especies de renovales. Cuarenta y un especies estuvieron representadas tanto en su forma adulta como renoval, mientras que 25 especies fueron registradas sólo como adultos y 3 sólo como renovales. Considerando las 3 parcelas relevadas dentro de cada sitio, el sitio con mayor riqueza de adultos presentó una baja abundancia relativa de ganado (RCL, 16 especies) y el sitio de mayor abundancia de adultos presentó una alta abundancia relativa de ganado (ABL, 112 individuos). Los sitios con mayor riqueza de renovales fueron NRM y RCC (11 especies), con abundancias relativas de ganado media y baja, respectivamente, mientras que el sitio con mayor abundancia de renovales fue RCC (65 individuos), con una baja abundancia relativa de ganado (para detalles ver Tabla 3.5).

Tabla 3.4. Abundancia promedio de adultos (sub-adultos y adultos) y de renovales para los 25 sitios, para cada una de las especies encontradas (individuos/ha y desvío estándar). Las especies que no cuentan con desvío se debe a que sólo se encontraron en un sitio.

Nombre científico	Nombre común	Familia	Acrónimo	Adultos abundancia promedio (ind/ha)	Desvío estándar	Renovales abundancia promedio (ind/ha)	Desvío estándar
<i>Achatocarpus praecox</i>	Palo Tinta	Achatocarpaceae	ach par	66,7	0,0		
<i>Agonandra excelsa</i>	Sacha Pera	Opiliaceae	ago exc	83,3	23,6	92,6	-
<i>Alnus jorullensis</i>	Aliso	Betulaceae	aln jor	72,2	53,4	185,2	-
<i>Allophylus edulis</i>	Chal-Chal	Sapindaceae	all edu	189,9	200,7	485,0	632,0
<i>Anadenanthera colubrina</i>	Cebil	Fabaceae	ana col	133,3	-	115,7	46,3
<i>Blepharocalyx salicifolius</i>	Palo Barroso	Myrtaceae	ble sal	263,2	273,3	378,8	313,9
<i>Boehmeria caudata</i>	Ortiga	Urticaceae	boe cau	191,7	191,2	185,2	160,4
<i>Cedrela angustifolia</i>	Cedro Coya	Meliaceae	ced ang	138,5	190,0	105,8	35,0
<i>Cedrela balansae</i>	Cedro Oran	Meliaceae	ced bal	33,3	-		
<i>Chrysophillum marginatum</i>	Lanza Blanca	Sapotaceae	chr mar	116,7	103,6	2592,6	-
<i>Condalia buxifolia</i>	Piquillin Negro	Rhamnaceae	con bux	33,3	-	148,1	124,2
<i>Cordia trichotoma</i>	Afata	Borraginaceae	cor tri	125,0	161,9	416,7	196,4
<i>Croton beetle</i>	Croto	Euphorbiaceae	cro bee	66,7	-	92,6	-
<i>Cupania vernalis</i>	Ramo	Sapindaceae	cup ver	233,3	185,6	617,3	141,4
<i>Duranta serratifolia</i>	Tala Blanca	Verbenaceae	dur ser	133,3	-		
<i>Enterolobium contortisiliquum</i>	Pacará	Fabaceae	ent con			92,6	-

<i>Erythrina crista-galli</i>	Seibo	Fabaceae	ery cri	33,3	-	92,6	-
<i>Erythroxylum cuneifolium</i>	Coca De Monte	Erythroxylaceae	ery cun	33,3	-	92,6	-
<i>Erythrina falcata</i>	Seibo Rosado	Fabaceae	ery fal	66,7	-		
<i>Eugenia repanda</i>	Guayabo Blanco	Myrtaceae	eug rep	33,3	-		
<i>Eupatorium saltense</i>		Asteraceae	eup sal	83,3	70,7		
<i>Frangula sphaerosperma</i>	Picantillo	Rhamnaceae	fra sph	66,7	-		
<i>Gleditsia amorphoides</i>	Espina Corona	Fabaceae	gle amo	33,3	0	115,7	46,3
<i>Handroanthus lapacho</i>	Lapacho Amarillo	Bignoniaceae	han lap	66,7	-		
<i>Illex argentinum</i>	Palo Yerba	Aquifoliaceae	ill arg	83,3	70,7	185,2	-
<i>Juglans australis</i>	Nogal Criollo	Juglandaceae	jug aus	60,6	44,3	396,8	459,0
<i>Juglans regia</i>	Nogal De Castilla	Juglandaceae	jug reg	233,3	-		
<i>Ligustrum lucidum</i>	Siempre Verde	Oleaceae	lig luc	100,0	88,2	1898,1	982,1
<i>Myrrhinium atropurpureum</i>	Pino De Castilla	Myrtaceae	myr atr			555,6	333,8
<i>Myrcianthes callicoma</i>	Saguito	Myrtaceae	myr cal	516,7	636,4	231,5	65,5
<i>Myrcianthes cisplatensis</i>	Guayabo Colorado	Myrtaceae	myr cis			185,2	-
<i>Myrsine laetevirens</i>	Yoruma	Myrsinaceae	myr lae	58,3	31,9	246,9	141,4
<i>Myrrhinium loranthoides</i>		Myrtaceae	myr lor	91,7	73,9		
<i>Myrcianthes mato</i>	Mato	Myrtaceae	myr mat	185,2	119,2	571,0	801,7
<i>Myrcianthes pseudomato</i>	Pseudomato	Myrtaceae	myr pse	302,4	270,9	607,6	630,7
<i>Myrcianthes pungens</i>	Mato	Myrtaceae	myr pun	133,3	98,1	401,2	141,4
<i>Nectandra pichurim</i>	Laurel Peludo	Lauraceae	nec pic	133,3	-		
<i>Ocotea porphyria</i>	Laurel Negro	Lauraceae	oco por	64,3	53,1		
<i>Ocotea puberula</i>	Laurel Blanco	Lauraceae	oco pub	58,3	31,9	200,6	108,2
<i>Parapiptadenia excelsa</i>	Horco Cebil	Fabaceae	par exc	63,9	30,0	439,8	366,2
<i>Piper tucumanum</i>	Matico	Piperaceae	pip tuc	66,7	-	532,4	324,1
<i>Pisonia zapallo</i>	Zapallo Caspi	Nictaginaceae	pis zap	33,3	0		
<i>podocarpus parlatoarei</i>	Pino Del Carro	Podocarpaceae	pod par	441,7	627,9	621,7	597,0
<i>Porlieria microphylla</i>	Unquillo	Zygophyllaceae	por mic	83,3	19,2	648,1	-
<i>prunus tucummanensis</i>	Duraznillo	Rosaceae	pru tuc	50,0	19,2	648,1	523,8
<i>randia armata</i>	Sacha Limon	Rubiaceae	ran arm	33,3	0	92,6	-
<i>Randia spinosa</i>	Sacha Lima	Rubiaceae	ran spi	33,3	-		
<i>Rupechtia apetala</i>	Virarú Colorado	Polygonaceae	rup ape	33,3	0		
<i>ruprechtia laxiflora</i>	Virarú Blanco	Polygonaceae	rup lax	33,3	0		
<i>Rupechtia triflora</i>	Sacha Membrillo	Polygonaceae	rup tri	83,3	23,6		
<i>Salta triflora</i>	Duraznillo	Polygonaceae	sal tri	66,7	-	231,5	196,4
<i>Sambucus nigra</i>	Molulo-Sauco	Adoxaceae	sam nig	44,4	19,2		
<i>Schinus gracilipes</i>	Molle	Anacardiaceae	sch gra	111,1	134,7	231,5	196,4
<i>Scutia buxifolia</i>	Mocán	Rhamnaceae	scu bux	500,0	47,1	92,6	0,0
<i>Sebastiania brasiliensis</i>	Palo Leche	Euphorbiaceae	seb bra	170,8	93,3	555,6	292,8

<i>Sebastiania commersoniana</i>	Blanquillo	Euphorbiaceae	seb com	400,0	630,7	555,6	130,9
<i>Solanum betaceum</i>	Chilto	Solanaceae	sol bet	66,7	66,7	254,6	205,3
<i>solanum riparium</i>	Tabaquillo	Solanaceae	sol rip	33,3	-	92,6	-
<i>Styrax subargenteus</i>	Laurel Peludo	Styracaceae	sty sub	166,7	0		
<i>Tabebuia nodosa</i>	Palo Cruz	Bignoniaceae	tab nod	66,7	-		
<i>Terminalia triflora</i>	Laza Amarilla	Combretaceae	ter tri	33,3	-		
<i>Tipuana tipu</i>	Tipa Blanca	Fabaceae	tip tip	41,7	16,7	370,4	555,6
<i>Urera baccifera</i>	Ortiguilla Brava	Urticaceae	ure bac	33,3	-		
<i>Viburnum seemenii</i>	Arbolillo	Adoxaceae	vib see	88,9	69,4	185,2	0,0
<i>Xylosma longipetiolata</i>	Supa	Salicaceae	xyl lon	50,0	33,3		
<i>Xylosma pubescens</i>	Coronillo	Salicaceae	xyl pus	200,0	-	463,0	523,8
<i>Zanthoxylum rhoifolium</i>	Lagarto	Rutaceae	zan rho	66,7	-		

Tabla 3.5. Datos totales y promedios de los sitios relevados durante los relevamientos de vegetación en relación a la densidad ganadera en la Selva y el Bosque Montano durante la época seca de los años 2014-2015-2016. La Intensidad de ramoneo está representada en una escala semi-cuantitativa donde 0 equivale a no ramoneado y 3 a totalmente ramoneado. Abreviaciones: DAP = diámetro a la altura del pecho; R = riqueza; Ab = abundancia. En Rojo sitios con abundancia ganadera baja, verde sitios con abundancia ganadera media y azul sitios con abundancia ganadera alta.

Sitio	Adultos			Renovales					Complejidad del sotobosque (promedio en %)
	DAP promedio (cm)	R total	Ab total	R total	Ab total	Altura promedio (cm)	Individuos ramoneados (% del total)	Intensidad ramoneo (promedio)	
ABL	10,19	11	112	10	30	42,90	67%	1,23	26,63
BOT	18,85	7	24	5	21	69,62	33%	0,52	41,34
CCH	11,76	10	64	7	37	44,38	62%	1,22	38,50
CLG	13,66	14	45	4	32	75,16	6%	0,06	23,86
CLR	16,94	11	26	10	26	63,96	31%	0,42	22,85
ESC	9,87	11	60	7	41	69,93	66%	0,83	28,07
FLO	12,34	9	49	4	32	70,75	41%	0,53	60,55
FSB	20,81	9	31	4	6	115,17	67%	1,00	21,55
JAI	9,42	6	89	5	37	81,86	38%	0,59	25,76
JDN	25,82	10	33	5	18	62,11	44%	1,22	29,12
LUC	18,26	9	37	8	60	61,93	55%	0,80	37,99
NRM	9,65	10	48	11	38	74,24	47%	0,68	15,88
PPDW	27,85	8	20	6	27	66,78	56%	0,89	32,98
PPUP	10,02	8	75	7	36	62,69	17%	0,22	37,19
RCC	24,90	12	27	11	64	73,18	43%	0,55	47,69
RCL	20,81	16	39	10	57	75,70	37%	0,39	50,75
RPV	9,37	12	42	9	48	76,60	31%	0,38	34,17
SF	18,35	4	31	3	11	99,55	55%	1,00	64,37

SFC	15,03	14	41	9	31	42,19	29%	0,29	15,41
SFJ	22,94	12	25	6	18	78,89	39%	0,56	35,07
SFVG	21,10	9	24	7	18	42,89	61%	1,28	26,72
TIL	17,38	11	47	6	19	44,58	68%	1,79	27,83
TRX	16,59	8	35	5	33	73,33	48%	0,58	32,10
YAL	15,13	5	39	2	4	76,75	75%	1,50	20,09
ZPL	8,91	13	64	6	8	92,50	63%	0,63	45,86

El análisis de correspondencia canónico (CCA) mostró que la composición de especies de renovales y adultos en conjunto se asoció con las diferentes abundancias relativas de ganado (Fig. 3.6). Las diferentes abundancias relativas de ganado explicaron 10% de la variación en la composición de especies. El valor de la prueba de permutación de Monte Carlo indica que la abundancia relativa de ganado se relacionó con los cambios en la composición de árboles adultos y renovales en conjunto ($F = 1,29$, $p = 0,025$, permutaciones = 199, $\alpha < 0,05$). El primer eje explicó 43% del ordenamiento y el segundo eje 25% del ordenamiento. Según el análisis PERMANOVA, la composición de las especies arbóreas varió según las diferentes abundancias de ganado y la categoría de tamaño (renovales y adultos) cuando se los evalúa por separado (Tabla 3.6, Fig. 3.6).

Tabla 3.6. Análisis multivariado de permutación de la varianza (PERMANOVA) para la composición de árboles según la categoría de tamaño del árbol (adulto y renoval) y la abundancia relativa de ganado (baja, media y alta). En negrita las diferencias significativas.

Factores	gl	Suma de cuadrados (Sqs)	Media Sqs	F del modelo	R ²	<i>p</i>
Abundancia de ganado	2	1,49	0,74	2,18	0,08	0,002
Tamaño del árbol	1	1,20	1,20	3,52	0,06	0,001
Abundancia de ganado x tamaño del árbol	2	0,49	0,24	0,73	0,02	0,89
Residual	44	15,01	0,34		0,82	

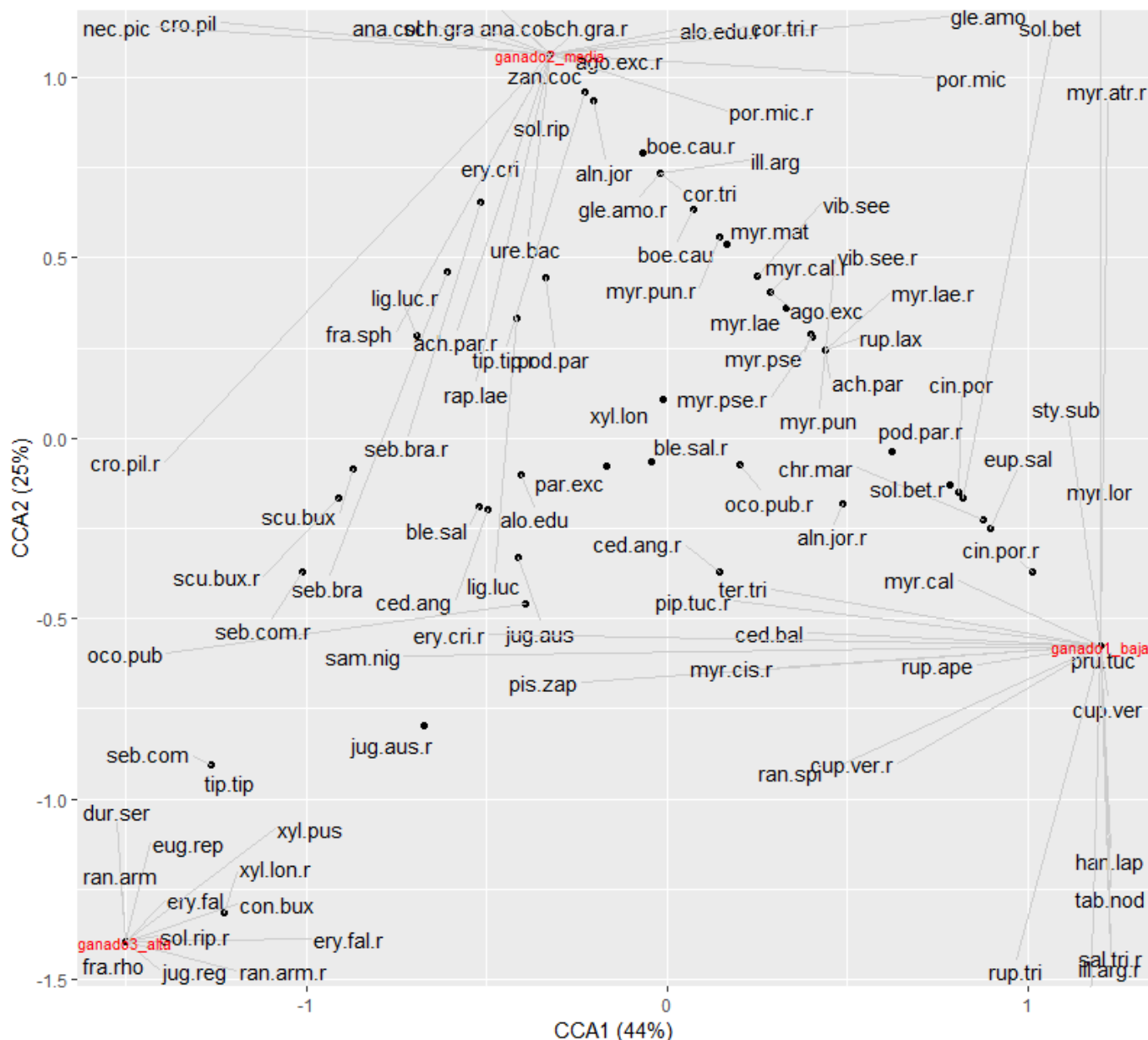
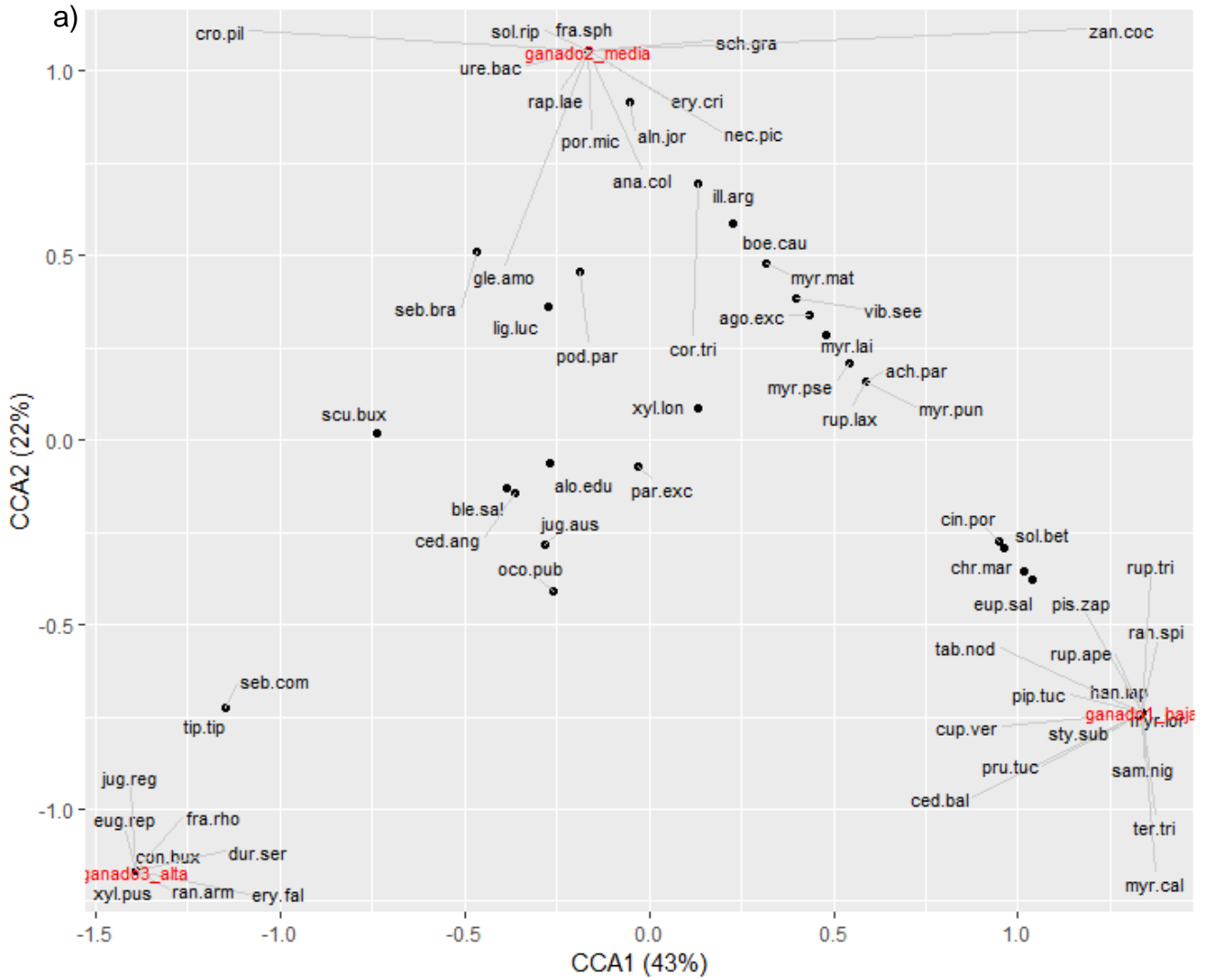


Figura 3.6. Diagrama de ordenamiento (Biplot) resultante del análisis de correspondencia canónica (CCA), entre la composición de especies (medida como la abundancia de individuos para cada una de las especies arbóreas de adultos y renovales en los diferentes sitios) en relación con las diferentes abundancias relativas de ganado. Los acrónimos con r indican que pertenecen a la categoría de renoval; si no posee indicador corresponde a la categoría de adulto.

Composición de individuos adultos en función de la abundancia relativa de ganado

El análisis de correspondencia canónica (CCA) mostró que la composición de árboles adultos se asocia a las diferentes abundancias relativas de ganado

(Fig. 3.7) (test de permutación $F = 1,33$, $p = 0,015$, permutaciones = 999, alfa $< 0,05$). Las diferentes abundancias relativas de ganado explican 11% de la variación en la composición de adultos (partición restringida, inercia = 0,65) (Fig. 3.7). El primer eje explica 43% del ordenamiento y el segundo eje 22% del ordenamiento.



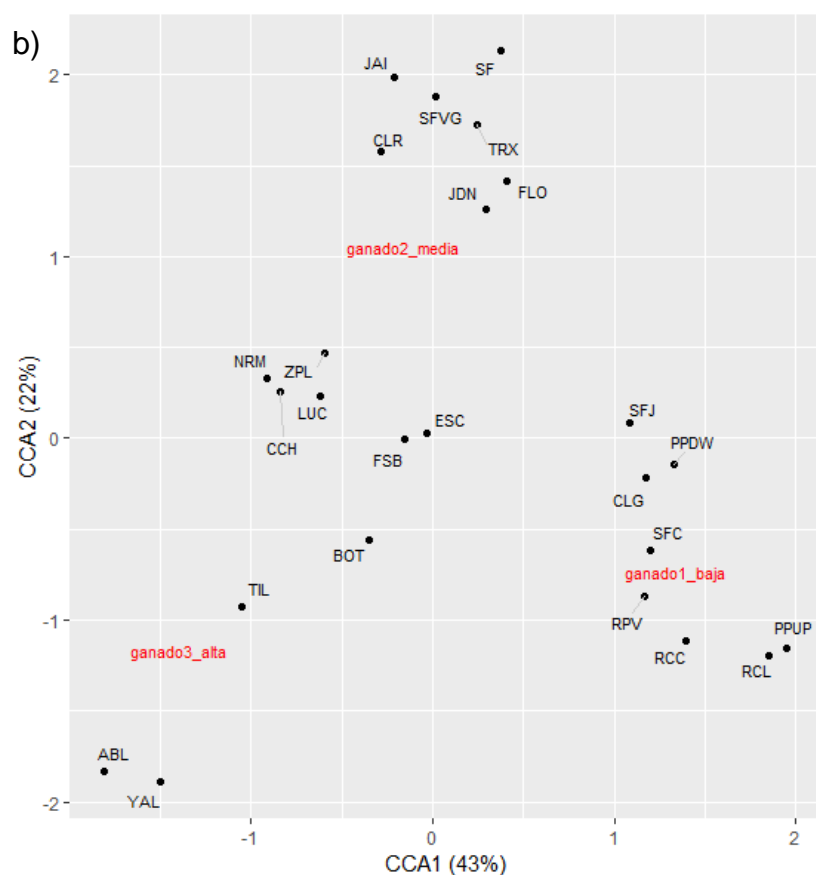
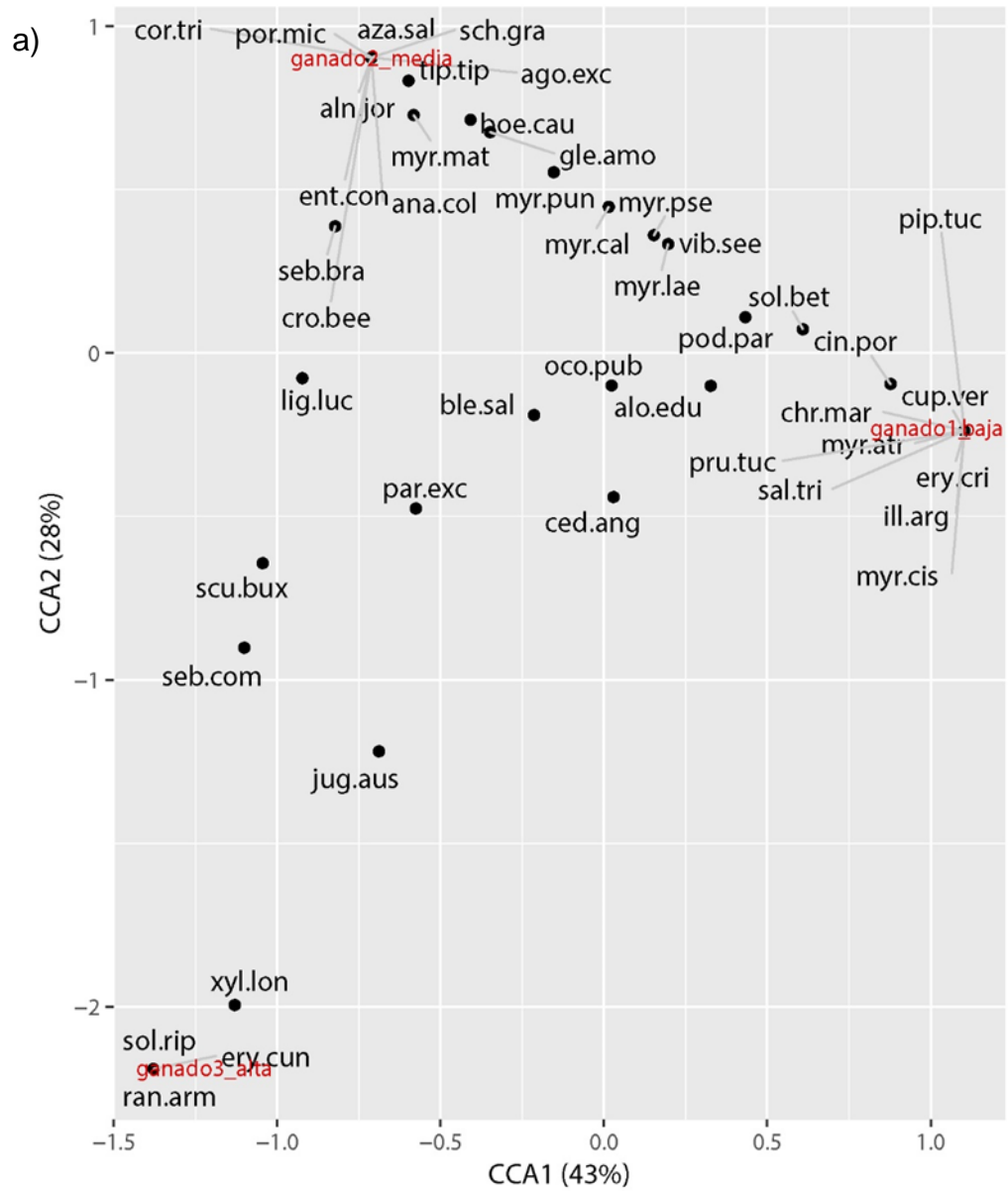


Figura 3.7. Diagramas de ordenamiento (Biplot) resultantes del CCA. a) Composición de individuos adultos y abundancia relativa de ganado (baja, media y alta). b) Sitios y abundancia relativa de ganado.

Composición de renovales en función de la abundancia relativa de ganado

El CCA mostró que la composición de árboles de la categoría renovales, cuando son analizados sin la de adultos, no se asoció a las diferentes abundancias relativas de ganado (Fig. 3.8) (test de permutación $F = 1,16$, $p = 0,16$, permutaciones = 999, alfa $<0,05$). Las diferentes abundancias relativas de ganado explican 9% de la variación en la composición de los renovales (partición restringida, inercia = 0,72). De este modo, algunas especies se asociaron a diferentes abundancias relativas de ganado (Fig. 3.8). El primer eje explica 43% del ordenamiento y el segundo eje 28% del ordenamiento.



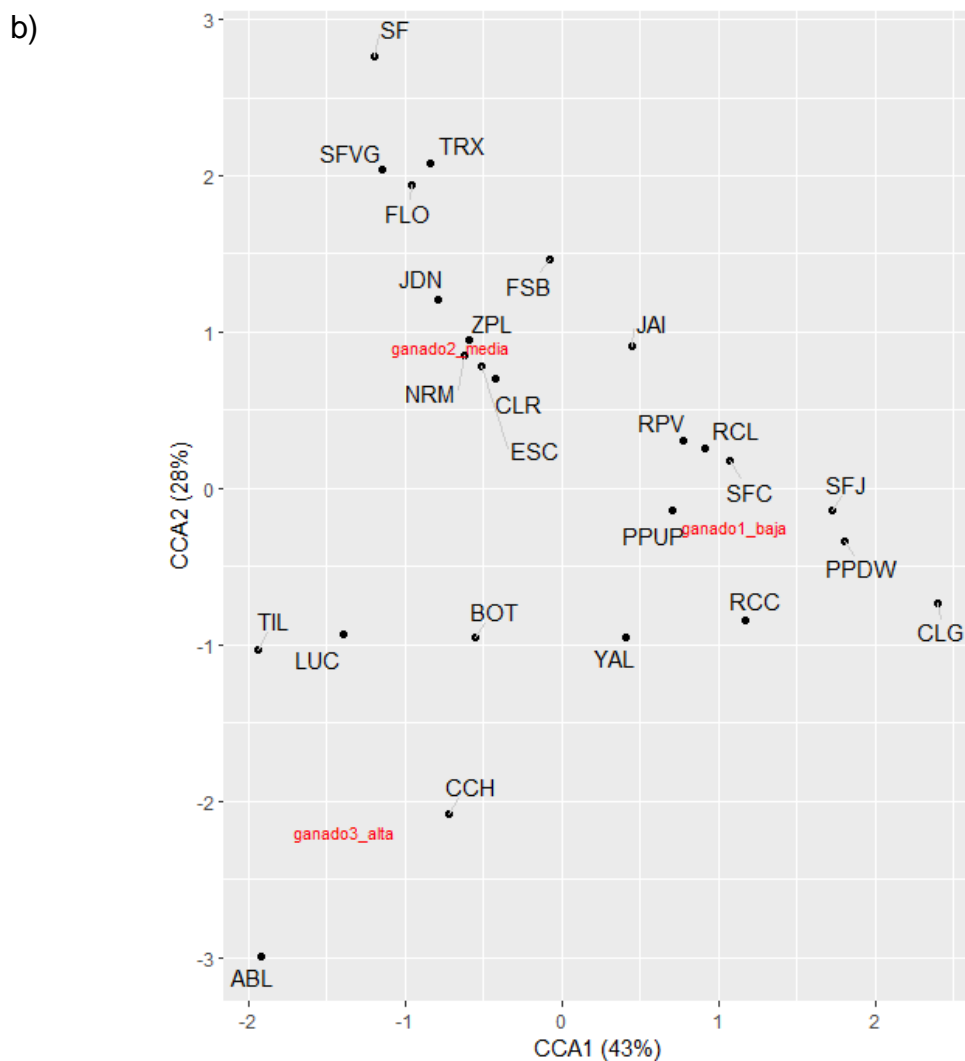


Figura 3.8. Diagrama de ordenamiento (Biplot) resultante del CCA. a) Composición de renovales y abundancia relativa de ganado. b) Sitios y abundancia relativa de ganado según la composición de especies de renovales.

Rasgos funcionales de los renovales en función de la abundancia relativa de ganado

El análisis RLQ mostró que los rasgos funcionales de las especies de renovales se asociaron a las diferentes abundancias relativas de ganado (RLQ $p = 0,03$, permutaciones = 199). Se consideraron los dos primeros ejes del RLQ (Tabla 3.9). Los rasgos funcionales de las especies asociadas al eje 1 (que explica 68% de la variación) fueron la dispersión de semillas (autocoria) y la estructura de defensa, mientras que la abundancia relativa de ganado alta también se asoció a este eje (Fig. 3.9, Tabla 3.9). El eje 2 del RLQ (32% de la

variación) se asoció a la abundancia relativa de ganado baja y media y a las especies de hojas pequeñas, sin estructuras de defensa, semidecíduas y de baja dureza de madera (Fig. 3.9, Tabla 3.9).

El análisis de cuatro esquinas mostró que a la abundancia relativa de ganado baja se asociaron especies de crecimiento rápido y de manera marginalmente significativa especies que regeneran bajo dosel (PI1) y de baja dureza de madera. A la abundancia relativa de ganado media solo se asociaron de manera marginalmente significativa especies de hojas chicas. A la abundancia relativa de ganado alta se asociaron especies con estructuras de defensa y de hojas pequeñas (Tabla 3.8, Fig. 3.9).

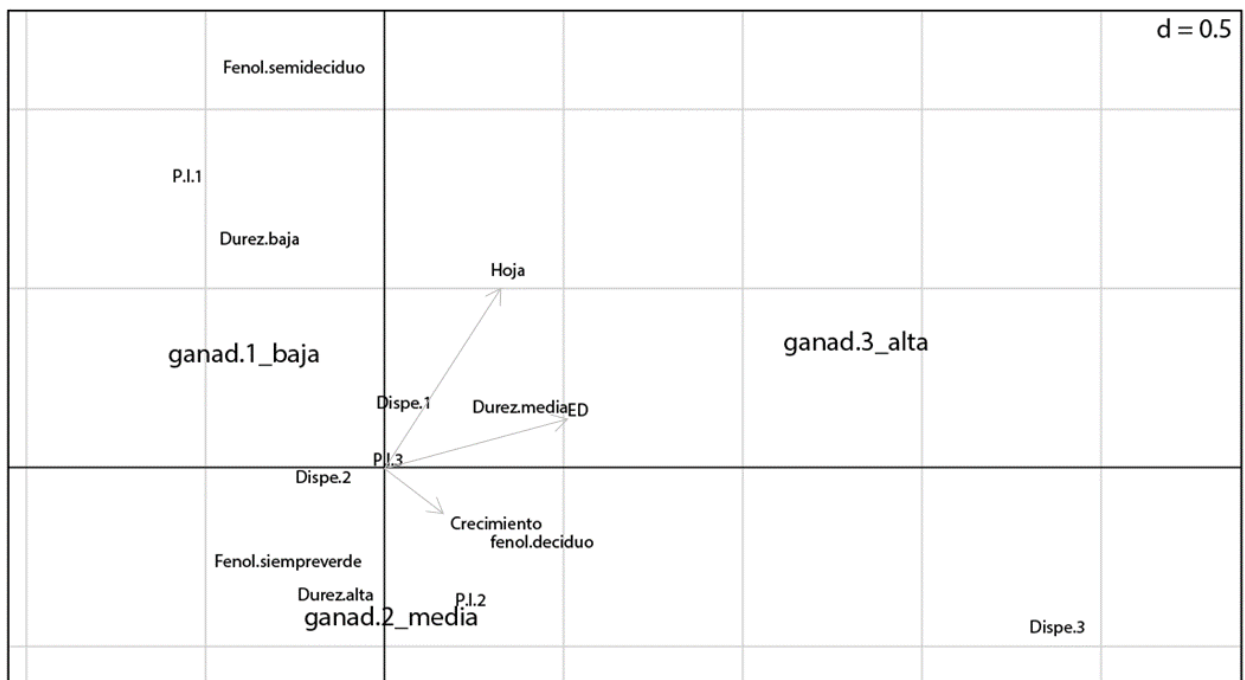


Figura 3.9. Resultados del análisis RLQ: biplot de los rasgos funcionales y abundancia relativa de ganado. El valor d indica el tamaño de la cuadrícula. ED = estructuras de defensas químicas (compuestos secundarios) y/o mecánicas (0: ausencia, 1: presencia); PI= índice pionero (1: recluta bajo la sombra del dosel del bosque solamente, 2: recluta en claros y deslizamientos y bajo la sombra de las copas del bosque, o no se encuentra en deslizamientos ni bajo la sombra de las copas de los bosques, 3: recluta en claros y deslizamientos solamente); crecimiento = mm por año de DAP; dureza = densidad de la madera en $g\ cm^{-3}$ (baja: 0-0,45, media: 0,46-0,64, alta: >0,65); hoja = largo máximo de la hoja en cm; dispersión de semillas (dispe1: anemocoria, dispe2: zoocoria, dispe3: autocoria).

Tabla 3.7. Resumen del análisis RLQ que muestra las correlaciones de ambos ejes con los niveles de abundancia relativa de ganado y los rasgos funcionales de las especies. ED = estructuras de defensas químicas (compuestos secundarios) y/o mecánicas (0: ausencia, 1: presencia); PI= índice pionero (1: recluta bajo la sombra del dosel del bosque solamente, 2: recluta en claros y deslizamientos y bajo la sombra de las copas del bosque, o no se encuentra en deslizamientos ni bajo la sombra de las copas de los bosques, 3: recluta en claros y deslizamientos solamente); crecimiento = mm por año de DAP; dureza = densidad de la madera en g cm⁻³ (baja: 0-0,45, media: 0,46-0,64, alta: >0,65); hoja = largo máximo de la hoja en cm; dispersión de semillas (dispe1: anemocoria, dispe2: zoocoria, dispe3: autocoria).

		RLQ 1	RLQ 2
Auto valor		0,28	0,13
% explicado		68,04	31,95
Correlación		0,39	0,32
Ganado	Ganado.3_alta	2,45	0,94
	Ganado.2_media	0,03	-1,15
	Ganado.1_baja	-0,73	0,84
Rasgos funcionales de las especies	ED	0,76	0,37
	P.I.1	-0,75	0,99
	P.I.2	0,17	-0,55
	P.I.3	0,43	0,30
	Crecimiento	0,39	0,01
	Durez.alta	-0,48	-0,37
	Durez.media	0,62	0,19
	Durez.baja	0,11	0,64
	Fenol.deciduo	0,59	0,17
	Fenol.semideciduo	-0,60	1,14
	Fenol.siempreverde	-0,24	-0,53
	Hoja (largo)	0,64	0,62
	Dispe.1	0,26	0,27
	Dispe.2	-0,23	-0,07
	Dispe.3	1,97	-0,29

Tabla 3.8. Matriz generada por el análisis de cuatro esquinas que muestra las correlaciones entre la abundancia relativa de ganado y los rasgos funcionales de las especies. En colores solidos las variables significativas, en azul las variables con asociación positiva, en amarillo las variables con correlación negativa, en colores

degradados las variables marginalmente significativas. Se utilizó la combinación en las permutaciones de los valores por sitios y por especies (modelo 6).

	ganado.3.alta	ganado.2.media	ganado.1.baja
ED	3,05	-0,56	-1,51
P.I.1	-1,06	-1,19	0,62
P.I.2	0,71	0,80	-0,83
P.I.3	0,33	0,37	0,34
Crecimiento	1,35	1,90	-2,37
Durez.alta	-0,41	1,34	0,43
Durez.media	0,26	-1,45	-1,38
Durez.baja	0,21	0,21	1,49
Fenol.deciduo	1,60	0,70	-0,26
Fenol.semideciduo	-0,17	-1,20	0,37
Fenol.siempreverde	-1,34	0,31	-0,05
Hoja (largo)	2,54	-1,50	-0,31
Dispersion.1	0,41	0,01	0,23
Dispersion.2	-0,96	0,20	0,43
Dispersion.3	0,97	-0,35	-1,08

Los modelos lineales muestran que algunos rasgos funcionales de las especies están relacionados con la incidencia y la intensidad de ramoneo (Tabla 3.9). El índice pionero y la fenología de las especies se relacionaron con la incidencia de ramoneo ($R^2=0,32$), y solo se encontraron diferencias marginalmente significativas entre las especies que regeneran bajo el dosel con respecto a las que lo hacen en claros y deslizamientos (Tabla 3.10, Fig. 3.10). Por otro lado, se observó que el método de dispersión de las semillas y la fenología de las especies se relacionaron con la intensidad de ramoneo (Tabla 3.9) ($R^2=0,25$).

Tabla 3.9. Significancia de los diferentes rasgos funcionales de las especies de renovales sobre la incidencia e intensidad de ramoneo. ED = estructuras de defensa. PI = índice pionero. En negrita están indicadas las diferencias significativas.

Variable respuesta	Rasgos funcionales	Df	Valor F	Pr(>F)
Incidencia de ramoneo	ED	1	0,03	0,85
	PI	2	3,47	0,04 *
	Crecimiento	1	0,31	0,58
	Dureza	2	1,51	0,24
	Fenología	2	3,55	0,04 *
	Hoja	1	0,31	0,57
	Dispersión	2	1,63	0,21
Intensidad	ED	1	0,33	0,57

de ramoneo	PI	2	1,22	0,31
	Crecimiento	1	1,21	0,28
	Dureza	2	1,27	0,29
	Fenología	2	5,01	0,02 *
	Hoja	1	0,03	0,84
	Dispersión	2	3,44	0,04 *

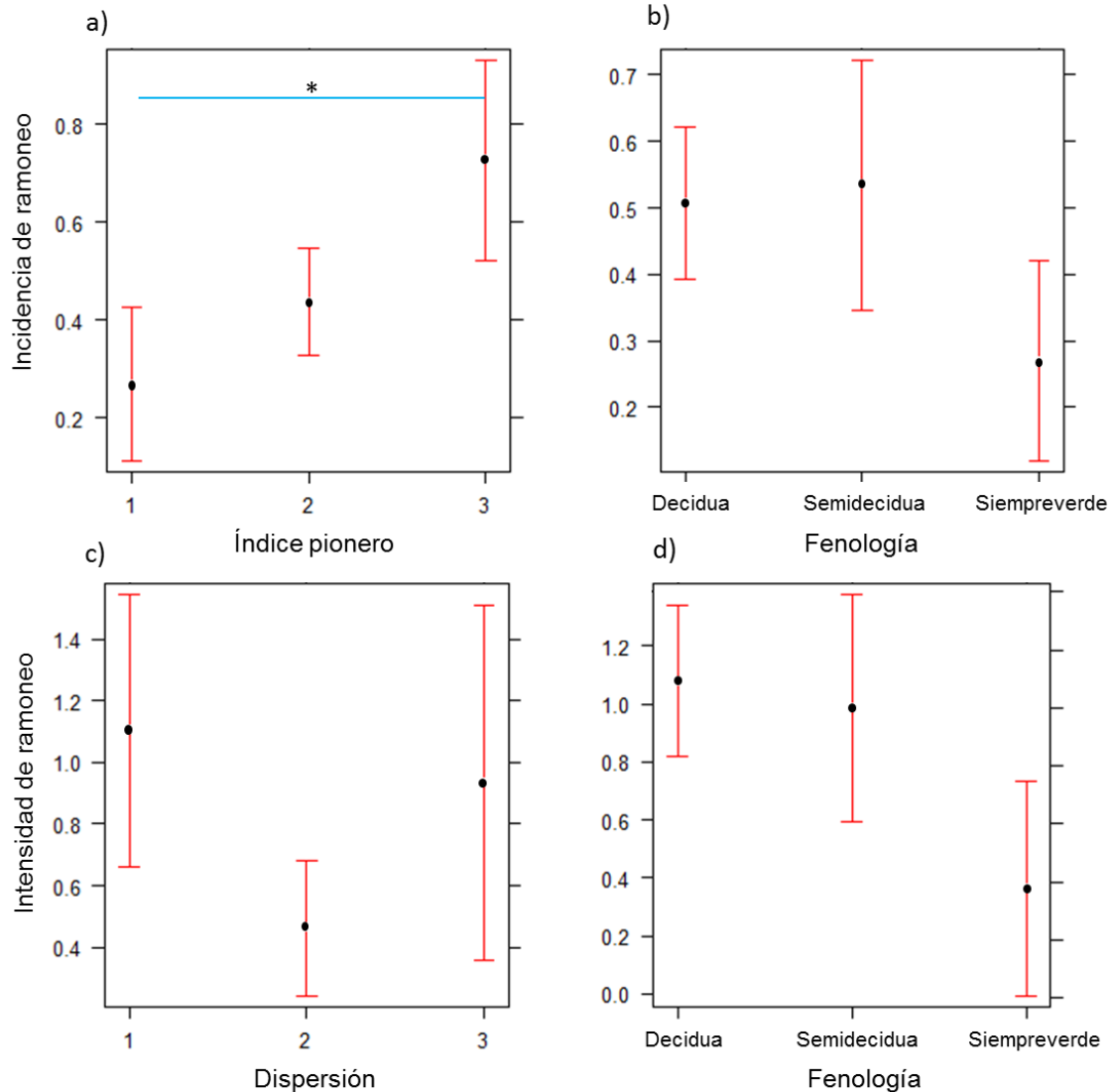


Figura 3.10. Diferencias en la incidencia (a) y en la intensidad de ramoneo (b) de los renovales de árboles según sus rasgos funcionales. Índice pionero (1: recluta bajo la sombra del dosel del bosque solamente, 2: recluta en claros y deslizamientos y bajo la sombra de las copas de los bosques, o no se encuentra en deslizamientos ni bajo la sombra de las copas del bosque, 3: recluta en claros y deslizamientos solamente). Dispersión de las semillas (1: anemocoria, 2: zoocoria, 3: autocoria). El asterisco denota diferencias marginalmente significativas ($p = 0,055$) entre las categorías indicadas con la línea celeste. El punto negro muestra el valor medio y las extensiones superior e

inferior en rojo representan la media más y menos un desvió estándar resultante del modelo.

Tabla 3.10. Comparaciones múltiples de las diferencias entre los niveles de los diferentes rasgos funcionales y la incidencia e intensidad de ramoneo para las especies de renovales. Índice pionero (1: recluta bajo la sombra del dosel del bosque solamente, 2: recluta en claros y deslizamientos y bajo la sombra de las copas del bosque, o no se encuentra en claros y deslizamientos ni bajo la sombra de las copas de los bosques, 3: recluta en deslizamientos solamente). En negrita están indicadas las diferencias significativas.

Variable respuesta	Rasgos funcionales	contrastes		Estimado	Error estándar	Valor t	Pr(> t)
Incidencia de ramoneo	Índice pionero	2	1	0,11	0,09	1,14	0,49
		3	1	0,31	0,12	2,44	0,05
		3	2	0,20	0,11	1,74	0,20
	Fenología	2. semidecidua	1. decidua	-0,05	0,11	-0,45	0,89
		3. siempreverde	1. decidua	-0,13	0,10	-1,28	0,40
		3. siempreverde	2. semidecidua	-0,07	0,12	-0,61	0,81
Intensidad de ramoneo	Dispersión	2.zoocoria	1.anemocoria	-0,12	0,21	-0,58	0,82
		3.autocoria	1.anemocoria	0,18	0,36	0,51	0,85
		3.autocoria	2.zoocoria	0,31	0,32	0,96	0,59
	Fenología	2. semidecidua	1. decidua	-0,09	0,23	-0,38	0,92
		3. siempreverde	1. decidua	-0,33	0,20	-1,64	0,24
		3. siempreverde	2. semidecidua	-0,24	0,25	-0,95	0,60

Herbivoría sobre las especies de renovales

El Palo Barroso, Chal Chal, Pseudomato, Horco Cebil y Mato estuvieron presentes en todas las abundancias relativas de ganado (Fig. 3.11). Otras especies fueron encontradas sólo (y en general, con baja abundancia) en situaciones de abundancia relativa de ganado alta, como Blanquillo, Supa, Molle, Arbolillo, Cebil, Aliso y Mocan. Y finalmente otras especies de renovales, como Laza Blanca, Ramo, Duraznillo y Laurel sólo se encontraron bajo abundancia relativa de ganado baja y en general en abundancias medias, excepto Palo Yerba y Guayabo, que se presentaron en bajas abundancias. En cuanto a los índices de ramoneo, unas pocas especies presentaron gran proporción de individuos ramoneados y alto grado de ramoneo individual, como el caso del Blanquillo, Supa y Unquillo, esta última en abundancia relativa de ganado media (Fig. 3.11). Algunas especies presentaron una proporción de individuos ramoneados relativamente alta y un grado de ramoneo individual bajo (menor a

1) para todas las abundancias relativas de ganado, como el caso del Palo Barroso, Pseudomato, Horco Cebil, Laurel y Lecherón. Solo cuatro especies fueron muy poco ramoneadas bajo cualquiera de las abundancias relativas de ganado en las que se encontraron: Pino del Cerro, Lecherón, Ortiga, Palo Yerba y Espina Corona. La única especie leñosa exótica relevada, el ligustro, fue encontrada en situaciones de abundancias relativa de ganado media y alta, y el grado de ramoneo promedio fue mayor 1 para abundancias medias y a 2 para abundancias altas (Fig. 3.11).



Figura 3.11. (a) Incidencia de ramoneo (proporción de individuos ramoneados sobre el total), e (b) intensidad de ramoneo promedio (en escala semicuantitativa de 0 a 3) de las especies relevadas para cada nivel de abundancia relativa de ganado, ordenadas de mayor a menor abundancia total, expresadas como la media y su desvío. Se excluyeron las especies con abundancias de un individuo.

Abundancia y riqueza de especies de renovales

De acuerdo al modelo lineal mixto, las diferentes abundancias relativas de ganado no tienen efecto sobre la abundancia de renovales ($\text{Chi}^2 = 3,20$; $p = 0,2$) (Fig. 3.12). La abundancia relativa de ganado explicó 20% de las diferencias para la abundancia de individuos, y la varianza total explicada por el modelo fue de 49%. Similares resultados se obtuvieron al analizar la densidad de renovales según las diferentes abundancias relativas de ganado (Apéndice Fig. S3.2).

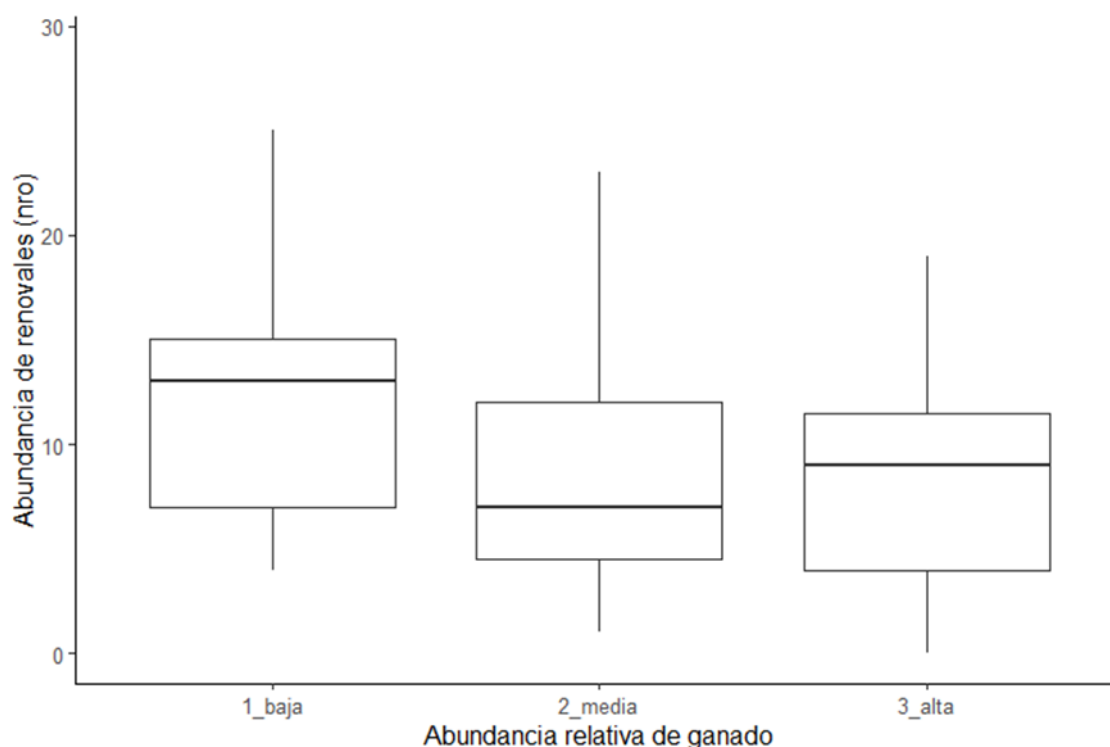


Figura 3.12. Abundancia de renovales según las diferentes abundancias relativas de ganado. En cada caja, la línea horizontal muestra el valor medio, las extensiones superior e inferior del recuadro representan la media más y menos un desvío estándar, y las líneas el máximo y mínimo resultante del modelo, respectivamente.

Las diferentes abundancias relativas de ganado no tuvieron efecto sobre la riqueza de especies ($F_{3,21} = 1,156$, $p = 0,35$), estandarizada por rarefacción a una abundancia mínima total de 4 individuos por sitio (Fig. 3.13). El modelo tuvo un poder explicativo total de 14% y la variable de abundancia de ganado solo explicó 5% de la variación total. Similares resultados se obtuvieron con las diferentes extrapolaciones ($n = 30$ y $n = 500$), donde las posibles diferencias disminuyen (Fig. 3.13). Las curvas de acumulación de especies para las diferentes abundancias de ganado tampoco mostraron diferencias (Fig. 3.14).

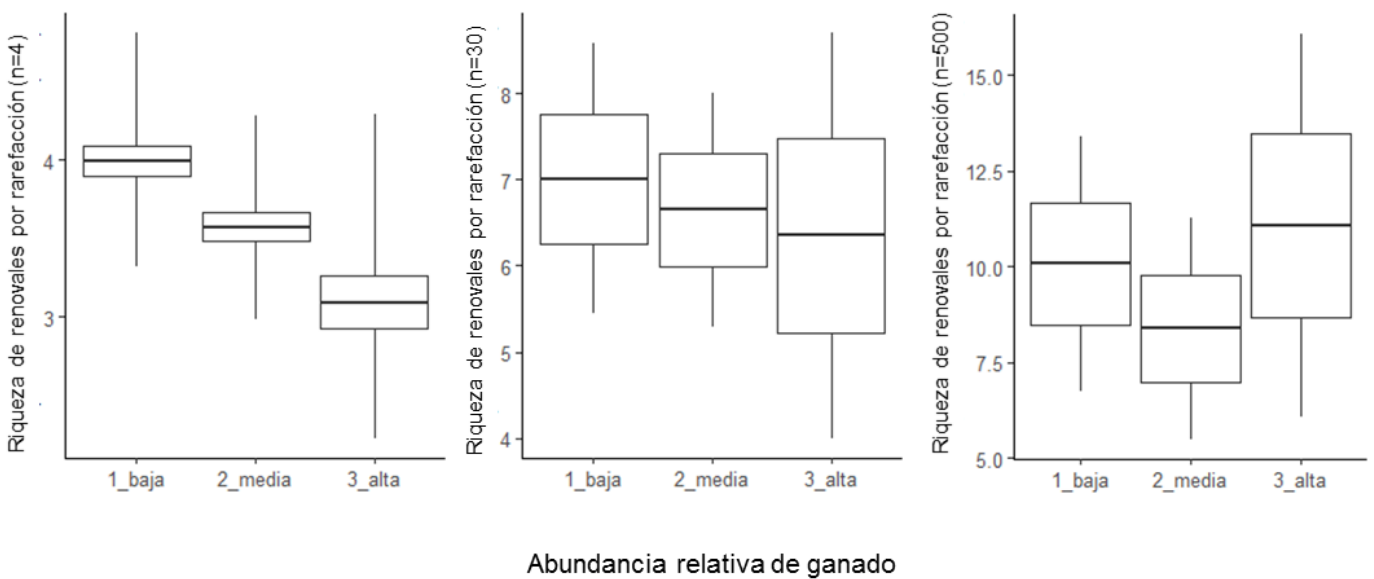


Figura 3.13. Riqueza de renovales obtenida por rarefacción según las diferentes abundancias relativas de ganado. Para el mínimo común de abundancia $n = 4$, para extrapolación $n = 30$ y para extrapolación $n = 500$. En cada caja, la línea horizontal muestra el valor medio, las extensiones superior e inferior del recuadro representan la media más y menos un desvío estándar, y las líneas el máximo y mínimo resultante del modelo, respectivamente.

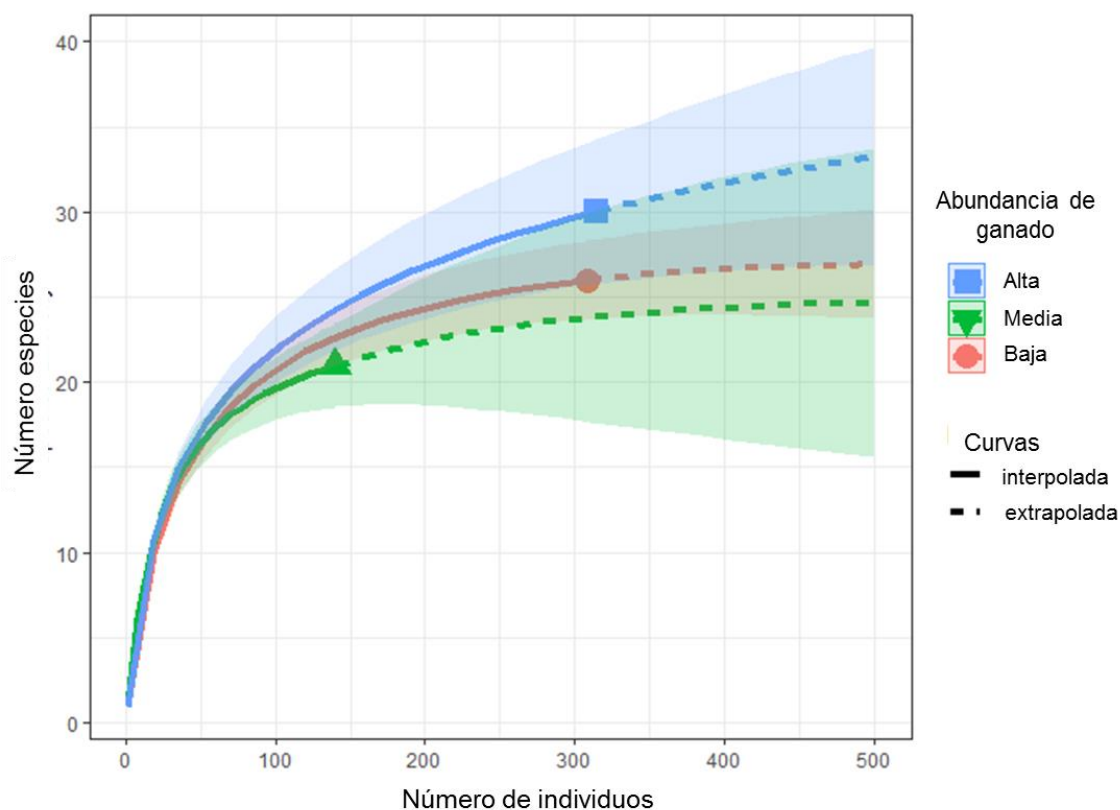


Figura 3.14. Curvas de acumulación de especies de renovales para cada una de las abundancias relativas de ganado, con su intervalo de confianza al 95%. La línea punteada es la extrapolación hasta 500 individuos.

Estructura del sotobosque según la abundancia relativa de ganado

La altura promedio de los renovales difirió según la abundancia relativa de ganado ($F = 35,02$, $p = 0,0001$) (Fig. 3.15), siendo menor cuando la abundancia relativa del ganado es alta (Tabla 3.11). El modelo tuvo un poder explicativo de 16%, del cual la abundancia relativa del ganado explicó 10% de la varianza total de la variable de respuesta (altura).

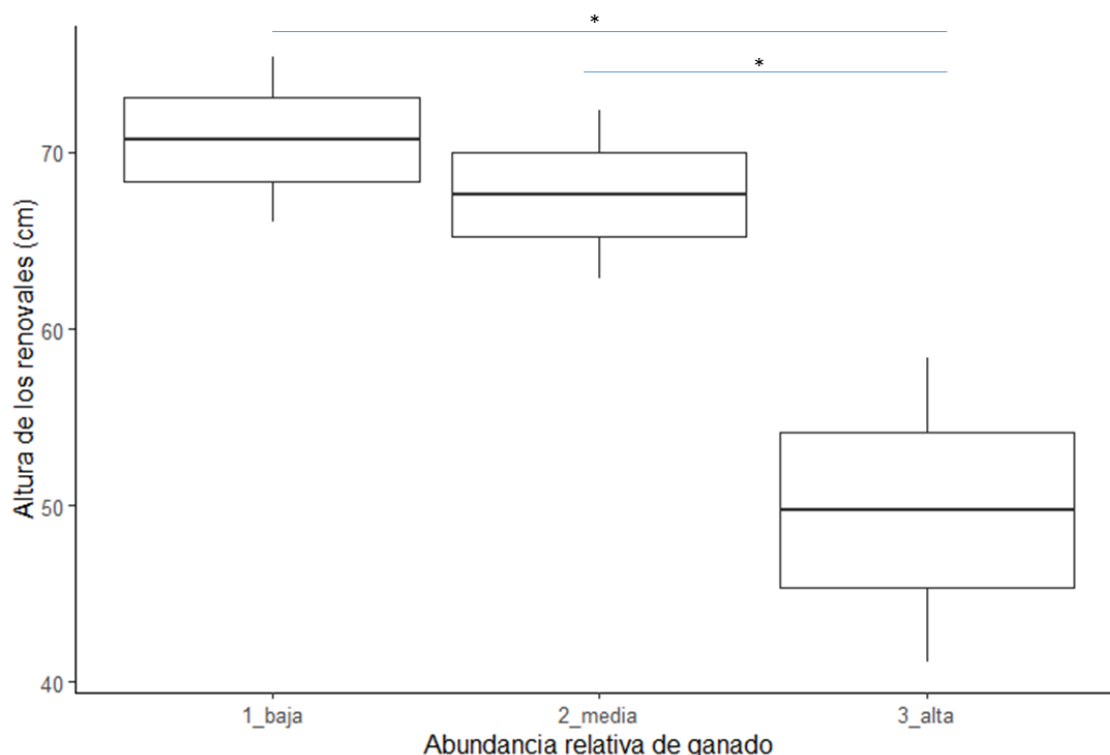


Figura 3.15. Altura de los renovales según las diferentes abundancias relativas de ganado. El asterisco denota diferencias significativas (alfa <0,05) entre las categorías indicadas con la línea azul. En cada caja, la línea horizontal muestra el valor medio, las extensiones superior e inferior del recuadro representan la media más y menos un desvío estándar, y las líneas el máximo y mínimo resultante del modelo, respectivamente.

Tabla 3.11. Comparaciones múltiples de las diferencias en altura de renovales según las diferentes abundancias relativas de ganado. En negrita están indicadas las diferencias significativas (Prueba de Tukey).

Abundancia de ganado	Estimado	Error estándar	Valor de Z	<i>p</i>
2_media - 1_baja	-3,37	3,57	-0,94	0,61
3_alta - 1_baja	-16,79	4,16	-4,03	0,0001
3_alta - 2_media	-13,42	3,71	-3,61	0,001

No se observó un efecto de las diferentes abundancias relativas de ganado sobre la complejidad del sotobosque ($F = 0,89$, $p = 0,64$) (Fig. 3.16). El modelo propuesto (cambio de complejidad en función del ganado) tuvo un poder predictivo de 34%, del cual el efecto fijo (ganado) explicó 18% de la varianza.

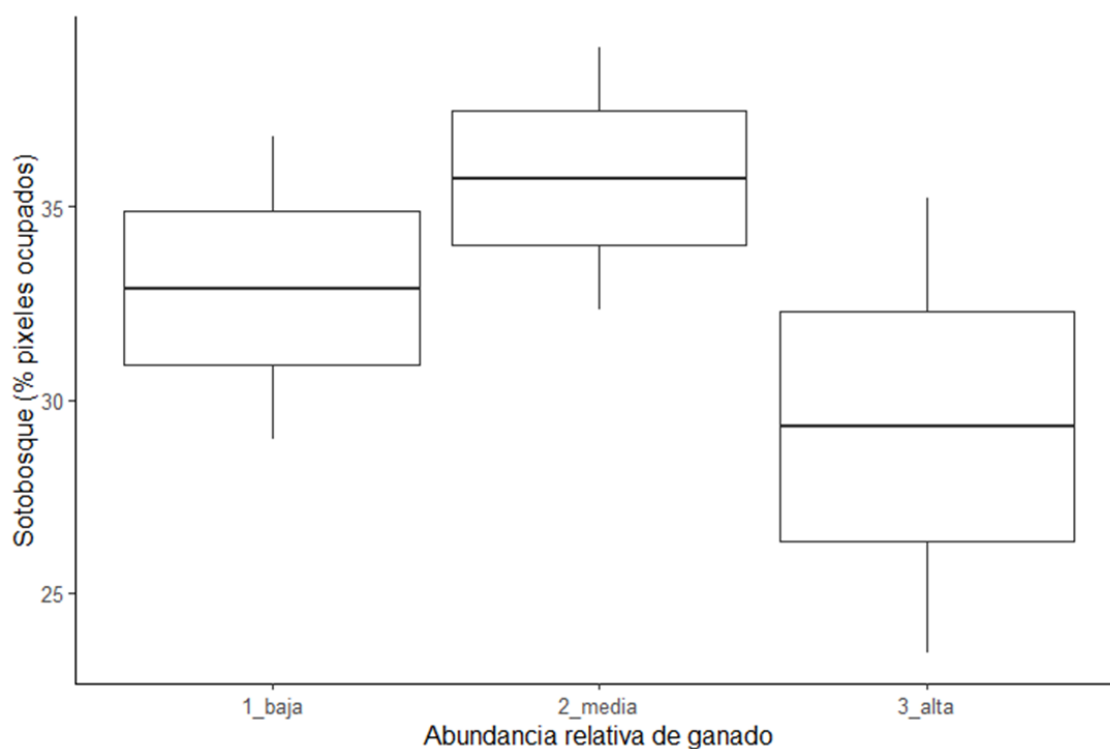


Figura 3.16. Complejidad vertical del sotobosque según la abundancia relativa de ganado. En cada caja, la línea horizontal muestra el valor medio, las extensiones superior e inferior del recuadro representan la media más y menos un desvío estándar, y las líneas el máximo y mínimo resultante del modelo, respectivamente.

DISCUSIÓN

La composición de especies de árboles adultos, pero no de renovales, se correlacionó con las diferentes abundancias de ganado aquí evaluadas. El ganado explicó un ~9% de la variación en la composición tanto de renovales como de adultos. Los rasgos funcionales de las especies de renovales se asociaron a las diferentes abundancias relativas de ganado, siendo el índice pionero, la dureza de la madera, el crecimiento, el tamaño de la hoja, y la presencia de estructuras de defensa los más importantes. A su vez, el índice pionero, la fenología y el método de dispersión de semillas estarían determinando qué especies son más ramoneadas (incidencia e intensidad) por el ganado. De las diferentes variables de la regeneración evaluadas en relación a las abundancias relativas de ganado la única que mostró diferencias fue la

altura de los renovales, siendo menor ante abundancias relativas de ganado altas.

Indicadores de uso y abundancia relativa de ganado

La integración de los cuatro estimadores de abundancia ganadera (densidad, bosteos, incidencia de ramoneo e intensidad de ramoneo) en un único índice de abundancia relativa de ganado constituyó, para este estudio, una herramienta útil para poder establecer de manera más clara la relación entre el ganado y los diferentes atributos de la vegetación analizados. Los tres indicadores de uso animal relevados a escala local de sitio (bostas e índices de ramoneo) reflejaron de modo coincidente el uso animal y permitieron clasificar la mayoría de los sitios en un gradiente de abundancia ganadera. El cuarto estimador (densidad animal basada en censos de vacunación contra la aftosa) complementó la estimación local del uso animal, brindando una visión más regional de la ganadería en el área de estudio. La utilización de variables a diferentes escalas geográficas (local y regional) aportó una visión más realista e integrada de la actualidad ganadera en el área de estudio. En la literatura del tema, en general se utiliza uno solo de los indicadores usados en este estudio para evaluar la abundancia ganadera, de los cuales el más frecuente son las bostas (ej. Gonnet 2001; La Manna et al. 2008; Barrios-García et al. 2012). Para que el conteo directo de bostas sea un método confiable de estimación de abundancias relativas, se necesita un buen conocimiento de la tasa de descomposición y permanencia de las bostas (von Müller et al. 2012). Para el caso de las Yungas, no resultó del todo apropiado la utilización de esta única variable, debido a la densidad de la vegetación que dificulta la detección visual, a las altas tasas de descomposición ambiental y de desagregado mediada por insectos, y a las condiciones topográficas que podrían condicionar una distribución agregada de heces.

Composición, abundancia y riqueza de especies de árboles y herbivoría por ganado vacuno doméstico

Solo la composición de especies de árboles del dosel del bosque (e. i. individuos adultos) varió según las diferentes abundancias relativas de ganado registrándose 30% más de especies de adultos que de renovales, y sólo se

encontraron 3 especies de renovales que no están presentes en su forma adulta, lo que indicaría que el reclutamiento corresponde a las especies presentes en el dosel. En general, se presume que la ganadería extensiva condiciona la composición de especies de renovales, al promover diferentes condiciones ambientales y de uso para el establecimiento y crecimiento de los árboles (Darabant et al. 2007), pero este resultado no fue corroborado por este estudio. Estos resultados podrían explicarse, por un lado, por la fenología de floración y fructificación de las especies de árboles en Yungas. Aunque aún se desconoce la variación fenológica interanual de muchas especies de Yungas, se sabe que muchas fructifican anualmente (Justiniano y Fredericksen 2000), mientras que otras no florecen todos los años o la proporción de la población que lo hace varía marcadamente (Malizia 2001; Ayma-Romay y Sanzetenea 2008; Acosta-Quezada et al. 2016). De este modo, no todos los años podrían estar representados renovales de todas las especies del dosel, porque los procesos de generación de semillas y reclutamiento no operarían con una dinámica anual. A esto se sumaría que el banco de semillas en el suelo tampoco tendría representantes de todas las especies del dosel, ya que en sistemas tropicales y subtropicales las semillas suelen durar un par de años como máximo (Benitez-Malvido et al. 2001). De este modo, se podría asumir que los renovales muestreados son relativamente jóvenes (de unos pocos años de edad a lo sumo), y no individuos relativamente longevos y de pequeño tamaño (<150 cm de altura). Por otro lado, podría ser posible que la ausencia de diferencias en la composición de especies y la abundancia de individuos para diferentes abundancias de ganado se deba a fluctuaciones a lo largo del tiempo de la propia abundancia relativa de ganado a nivel local y regional. Las abundancias ganaderas han ido cambiando marcadamente en la región a lo largo del siglo XX (Grau et al. 2007; Malizia et al. 2013).

La única especie vegetal exótica relevada, el ligustro (*Ligustrum lucidum*), se halló a niveles medios y altos de abundancia ganadera, aunque los sitios donde estuvo presente estuvieron cercanos a casas rurales, lo que explicaría su presencia en estos lugares. El ligustro siempre presentó alta incidencia e intensidad de ramoneo por ganado, superior a los niveles presentados para las especies nativas. Sería interesante explorar la interacción de herbivoría entre el

ligustro y los mamíferos herbívoros, ya sean nativos o exóticos, para evaluar su rol como limitantes del crecimiento de esta especie, ya que otros herbívoros naturales como los insectos no mostraron efectos significativos sobre esta especie (Montti et al. 2016).

Los rasgos funcionales de las especies de renovales se asociaron a las diferentes abundancias relativas de ganado, siendo el índice pionero, la dureza de la madera, el crecimiento, el tamaño de la hoja y la presencia de estructuras de defensa los más importantes. Los rasgos funcionales que estarían influyendo en el ramoneo (incidencia e intensidad) del ganado sobre las especies de árboles serían el índice pionero, la fenología y el método de dispersión de semillas. En este estudio, se observó una leve disminución de la incidencia de ramoneo entre las especies que regeneran bajo el dosel y las que lo hacen en claros y deslizamientos. En general, se asocia a las especies que regeneran bajo el dosel con algún mecanismo de defensa contra la herbivoría (Carmona et al. 2011; Schuldt et al. 2012).

Las especies de renovales que presentaron un mayor ramoneo son especies caducifolias, en relación con las especies siempre verdes que resultaron menos comidas. Es posible que como durante los primeros años de vida, los renovales conserven las hojas, a pesar que en su forma adulta sean especies caducifolias. El ganado suele ramonear en mayor medida especies caducifolias que es no ya que presentan en menor medida estructuras de defensas contra la herbivoría, como una mayor dureza de las hojas y concentración de compuestos fenólicos y taninos (Silva et al. 2015). Por otro lado, se esperaba que otros rasgos funcionales, como la tasa de crecimiento o la dureza de la madera, tengan influencia en el ramoneo, ya que las especies leñosas de crecimiento rápido son preferentemente seleccionadas por ungulados (Tanentzap et al. 2009), dado que la herbivoría en general promueve indirectamente especies que invierten más en maderas duras (Sfair et al. 2018).

Se observó una leve tendencia de mayor abundancia de renovales en sitios con baja abundancia relativa de ganado, mientras que no se observaron cambios en la riqueza de especies de renovales bajo diferentes niveles de abundancia de ganado. Se esperaba que en situaciones de alta abundancia relativa de ganado

disminuya la riqueza de especies y la abundancia de individuos, en comparación a sitios con baja abundancia relativa de ganado, como sucede en una gran variedad de ambientes desde templados a tropicales (Dennis 1997; Sagar et al. 2003; Goheen et al. 2010; Herrero-Jáuregui y Oesterheld 2017; Charro et al. 2018). Si bien la riqueza general de renovales no es baja (~50 especies), es posible que no se estén visualizando diferencias entre las diferentes abundancia ganaderas ya que habría un recambio de especies entre los sitios de baja y alta abundancia de ganado. Muchas de las especies con bajas abundancias generales solo estuvieron presentes en una sola abundancia ganadera estudiada. La mayoría de las especies que solo se encontraron a una abundancia de ganado específica en general presentaron muy bajas abundancias de individuos (<5), por tal motivo es que no se observaron cambios en la composición según las diferentes abundancias de ganado. Las especies solo presentes en abundancia relativa de ganado baja fueron especies que se dispersan por medio de animales, de dureza de madera dura y media, y que en general regeneran bajo el dosel. Las especies que solo se registraron a abundancias relativas de ganado altas, son especies que se dispersan por viento o por gravedad, de dureza de madera blanda a media, y en general siempreverdes. Es importante elucidar si esas especies en bajas abundancias generales son raras en este estudio dado que en general se presentan a bajas abundancias en estos bosques o son raras debido a que el ganado está modificando sus abundancias. Es posible suponer que estas especies están en bajas abundancias debido a la presencia ganadera, ya que a pesar de que las parcelas de relevamiento de renovales resultaron algo pequeñas, se logró relevar una gran cantidad de especies.

Los efectos negativos esperados de la ganadería sobre la riqueza de especies y abundancia de individuos, en general, son más pronunciados en ecosistemas áridos o de baja productividad, y se reducen en ecosistemas húmedos o de mayor productividad (Eldridge et al. 2018), lo que en cierta medida está en concordancia con los resultados de este trabajo (i.e., las diferentes abundancias de ganado mostraron efectos diferenciales en la abundancia y riqueza de renovales). Por otro lado, en general, la pérdida de especies es más lenta que la pérdida de individuos, por lo que puede ser que no haya transcurrido

suficiente tiempo en los sitios bajo las abundancias ganaderas analizadas para visualizar efectos. A partir de los datos obtenidos, es complejo evaluar si las diferentes abundancias de ganado no tienen efectos sobre la riqueza de especies, o bien aún no se visualiza el efecto. De este modo, dada la historia ganadera de la región podría no darse necesariamente un acople directo entre las diferentes abundancias ganaderas y la composición y abundancia de renovales para un momento en particular, y se necesitarían estudios a mediano y largo plazo para evaluar estos acoples (o desacoples) temporales y espaciales en los efectos del ganado sobre los renovales de árboles.

Finalmente, en estudios comparativos de múltiples determinantes de la composición de árboles adultos en Yungas, las variables ambientales vinculadas a la temperatura y la precipitación fueron más importantes en estructurar la comunidad que los disturbios antrópicos tales como la ganadería extensiva o el aprovechamiento forestal (Blundo et al. 2012; Malizia et al. 2013; Blundo et al. 2018). De modo similar, los efectos de la ganadería sobre la composición, riqueza y abundancia de renovales podrían ser secundarios o de menor magnitud frente a otros rasgos ambientales, como los climáticos, a la hora de estructurar la composición de la comunidad de los renovales de árboles en Yungas.

Estructura del sotobosque según la abundancia del ganado

Los resultados de este estudio muestran que las abundancias altas de ganado retrasan el crecimiento en altura de los renovales. El crecimiento en altura es uno de los atributos de las plantas que más rápido responde ante la herbivoría (Skarpe y Hester 2008). En general, el ramoneo intensivo y/o repetido en el tiempo afecta la forma de crecimiento de los árboles, resultado en árboles más pequeños y con mayor número de ramificaciones a causa de la pérdida sistemática de las yemas apicales (Pollock et al. 2005).

Es ampliamente reconocido que comunidades que han sido expuestas a un ramoneo intenso durante un período prolongado se caracterizan por la ausencia de un estrato intermedio, afectando la arquitectura física tridimensional de las comunidades ecológicas (Putman et al. 1989; Reimoser y Putman 2011). Sin embargo, en este estudio no se detectaron diferencias en la complejidad del

sotobosque (considerando gramíneas, herbáceas y leñosas) frente a diferentes abundancias ganaderas, a pesar de los efectos encontrados sobre la altura de los renovales. Es posible que este resultado se deba a la metodología empleada para la toma de los datos. Sin embargo, no creo que la utilización de cintas de toque o algún otro método de estimación global de cobertura del sotobosque modifique los resultados obtenidos, ya que la metodología empleada refleja la estructura, pero no diferencias en la composición. Sería interesante en un futuro identificar, aunque sea por medio de rasgos funcionales, las especies de arbustos, para poder visualizar diferencias en la composición de las mismas, respondiendo a la formulación de alguna hipótesis sobre preferencia o palatabilidad. A pesar de esto, la similitud de la complejidad sotobosque representa una situación ya observada para la región por otros estudios, donde se mostró que el ganado no modifica la biomasa aérea del sotobosque (Blundo et al. 2018). Es importante destacar que la complejidad y la biomasa del sotobosque podrían mantenerse estables, más allá de registrarse un recambio de herbáceas y arbustivas hacia especies menos palatables frente a mayores abundancias de ganado. Por ejemplo, se observó un sotobosque frondoso del helecho *Pteridium aquilinum* en lugares con alta abundancia de ganado, que evita comer esta especie por ser tóxica y producirle el síndrome de orina hemorrágica (Marin 2006).

Este estudio ha buscado establecer relaciones funcionales de un grupo de variables descriptivas de la comunidad de especies arbóreas de un bosque subtropical en función de un gradiente de abundancia de ganado, intentando ir más allá de las situaciones contrastantes de herbivoría más estudiadas, como sitios con ramoneo vs sin ramoneo (exclusiones) (Herrero-Jáuregui y Oesterheld 2017). Además, este estudio aporta datos inéditos para una ecorregión donde los efectos del ganado en el bosque son casi totalmente desconocido (Mazzini et al. 2018). Sería importante contrastar estos resultados con niveles aún menores e incluso nulos de herbivoría, para completar el panorama que aquí se brinda de los efectos del ganado sobre la regeneración del bosque en Yungas. En este trabajo no se encontraron diferencias marcadas en la regeneración de la comunidad arbórea para las diferentes abundancias relativas de ganado, lo

que podría estar determinado en parte por la duración de trabajo (tres años), por lo que sería importante planificar esquemas de monitoreo de mediano y largo plazo para entender con más detalle los efectos de la herbivoría y uso del ganado vacuno sobre la diversidad y dinámica del bosque. Además, poner a prueba los diferentes mecanismos que explicarían los patrones hallados, ya sean los aquí propuestos u otros, con el fin de entender más acabadamente la relación entre la abundancia del ganado y los diferentes atributos del bosque. Es posible que para ello sean necesarios abordajes experimentales o semi-experimentales que controlen por la abundancia ganadera.

Bibliografía

- Acosta-Quezada P, Riofrío-Cuenca T, Rojas J, Vilanova S, Plazas M, Prohens J (2016) Phenological growth stages of tree tomato (*Solanum betaceum* Cav.), an emerging fruit crop, according to the basic and extended BBCH scales
- Arturi MF, Grau HR, Aceñolaza PG, Brown AD (1998) Estructura y sucesión en bosques montanos del Noroeste de Argentina. *Rev Biol Trop* 46:525–532
- Aschero V, Garcia D (2012) The fencing paradigm in woodland conservation: consequences for recruitment of a semi-arid tree. *Appl Veg Sci* 15:307–317 . doi: 10.1111/j.1654-109X.2011.01180.x
- Ayma-Romay A, Sanzeteña E (2008) Phenological variations of species Podocarpaceae in dry season in the Yungas (Cochabamba, Bolivia)
- Barrios-García M, Relva M, Kitzberger T (2012) Patterns of use and damage by exotic deer on native plant communities in northwestern Patagonia. *Eur J Wildl Res* 58:137–146 . doi: 10.1007/s10344-011-0554-6
- Bates D, Mächler M, Bolker B, Walker S (2015) Fitting Linear Mixed-Effects Models Using lme4. *J Stat Softw* 67:1–48 . doi: 10.18637/jss.v067.i01
- Benitez-Malvido J, Martínez-Ramos M, Ceccon E (2001) Seed rain vs. seed bank, and the effect of vegetation cover on the recruitment of tree seedlings in tropical successional vegetation. *Diss Bot* 346:203–285

- Blackhall M, Raffaele E, Veblen T (2008) Cattle affect early post-fire regeneration in a *Nothofagus dombeyi*-*Austrocedrus chilensis* mixed forest in northern Patagonia, Argentina. *Biol Conserv* 141:2251–2261 . doi: 10.1016/j.biocon.2008.06.016
- Blundo C, Gasparri NI, Malizia A, Clark M, Gatti G, Campanello PI, Grau HR, Paolini L, Malizia LR, Chediack SE, Macdonagh P, Goldstein G (2018) Relationships among phenology , climate and biomass across subtropical forests in Argentina. *Journal Trop Ecol* 93–107 . doi: 10.1017/S026646741800010X
- Blundo C, Malizia LR, Blake JG, Brown AD (2012) Tree species distribution in Andean forests: influence of regional and local factors. *J Trop Ecol* 28:83–95 . doi: 10.1017/S0266467411000617
- Blundo C, Malizia LR, González-Espinosa M (2015) Distribution of functional traits in subtropical trees across environmental and forest use gradients. *Acta Oecologica* 69:96–104 . doi: 10.1016/j.actao.2015.09.008
- Borer ET, Seabloom EW, Gruner DS, Harpole WS, Hillebrand H, Lind EM, Adler PB, Alberti J, Anderson TM, Bakker JD, Biederman L, Blumenthal D, Brown CS, Brudvig LA, Buckley YM, Cadotte M, Chu C, Cleland EE, Crawley MJ, Daleo P, Damschen EI, Davies KF, DeCrappeo NM, Du G, Firn J, Hautier Y, Heckman RW, Hector A, HilleRisLambers J, Iribarne O, Klein JA, Knops JMH, La Pierre KJ, Leakey ADB, Li W, MacDougall AS, McCulley RL, Melbourne BA, Mitchell CE, Moore JL, Mortensen B, O'Halloran LR, Orrock JL, Pascual J, Prober SM, Pyke DA, Risch AC, Schuetz M, Smith MD, Stevens CJ, Sullivan LL, Williams RJ, Wragg PD, Wright JP, Yang LH (2014) Herbivores and nutrients control grassland plant diversity via light limitation. *Nature* 508:517–520
- Bougard S, Dray S (2018) Supervised Multiblock Analysis in R with the ade4 Package. *J Stat Software*; Vol 1, Issue 1. doi: 10.18637/jss.v086.i01
- Brokaw N, Lent R (1999) Vertical structure. In: M.L. H (ed) *Maintaining Biodiversity in Forest Ecosystems*. Cambridge University Press, pp 373–399

- Brown AD, Grau RH, Malizia LR, GRau A (2001) Argentina. In: Kappelle M, Brown AD (eds) *Bosques nublados del neotrópico*. Instituto Nacional de Biodiversidad San José, pp 623–698
- Carilla J, Grau HR (2010) 150 Years of Tree Establishment, Land Use and Climate Change in Montane Grasslands, Northwest Argentina. *Biotropica* 42:49–58 . doi: 10.1111/j.1744-7429.2009.00565.x
- Carmona D, Lajeunesse MJ, Johnson MTJ (2011) Plant traits that predict resistance to herbivores. *Funct Ecol* 25:358–367 . doi: 10.1111/j.1365-2435.2010.01794.x
- Chalukian MS. C (1991) *Regeneración, sucesión y plantas invasoras en un bosque de Yungas, Salta, Argentina*. Universidad Nacional, Heredia (Costa Rica).
- Chapin FS (2003) Effects of Plant Traits on Ecosystem and Regional Processes: a Conceptual Framework for Predicting the Consequences of Global Change. *Ann Bot* 91:455–463 . doi: 10.1093/aob/mcg041
- Charro JL, López-Sánchez A, Perea R (2018) Traditional cattle vs. introduced deer management in Chaco Serrano woodlands (Argentina): Analysis of environmental sustainability at increasing densities. *J Environ Manage* 206:642–649 . doi: 10.1016/j.jenvman.2017.11.007
- Chave J, Muller-Landau HC, Baker TR, Easdale TA, Steege H ter, Webb CO (2006) Regional and phylogenetic variation of wood density across 2456 neotropical tree species. *Ecol Appl* 16:2356–2367 . doi: 10.1890/1051-0761(2006)016[2356:RAPVOW]2.0.CO;2
- Chillo V, Ojeda R (2014) Disentangling ecosystem responses to livestock grazing in drylands. *Agric Ecosyst Environ* 197:271–277 . doi: 10.1016/j.agee.2014.08.011
- Collins WB, Becker EF (2001) Estimation of horizontal cover. *J Range Manag* 54:67–70
- Cornelissen JHC, Lavorel S, Garnier E, Díaz S, Buchmann N, Gurvich DE, Reich

- PB, Steege H ter, Morgan HD, Heijden MGA van der, Pausas JG, Poorter H (2003) A handbook of protocols for standardised and easy measurement of plant functional traits worldwide. *Aust J Bot* 51:335 . doi: 10.1071/BT02124
- Cuyckens GAE (2014) Influencia de la fauna exótica asociada a la actividad humana sobre la comunidad de mamíferos medianos y grandes nativos en el Parque Provincial Potrero de Yala y las Yungas en Argentina. In: Malizia LR, Bergesio L, Fierro P. (eds) *Ambiente y Sociedad en la Comarca de Yala. Ediunju y Ediciones del Subtrópico*, San Salvador de Jujuy, Argentina, pp 301–317
- Darabant A, Rai PB, Tenzin K, Roder W, Gratzner G (2007) Cattle grazing facilitates tree regeneration in a conifer forest with palatable bamboo understory. *For Ecol Manage* 252:73–83 . doi: 10.1016/j.foreco.2007.06.018
- Dennis A (1997) Effects of Livestock Grazing on Forest Habitats BT - Conservation in Highly Fragmented Landscapes. In: Schwartz MW (ed) *Conservation in Highly Fragmented Landscapes*. Springer New York, Boston, MA, pp 313–341
- Díaz S, Noy-Meir I, Cabido M (2001) Can grazing response of herbaceous plants be predicted from simple vegetative traits? *J Appl Ecol* 38: . doi: 10.1046/j.1365-2664.2001.00635.x
- Dray S, Choler P, Dolédec S, Peres-Neto PR, Thuiller W, Pavoine S, ter Braak CJF (2014) Combining the fourth-corner and the RLQ methods for assessing trait responses to environmental variation. *Ecology* 95:14–21 . doi: 10.1890/13-0196.1
- Dray S, Dufour A-B (2007) The ade4 Package: Implementing the Duality Diagram for Ecologists. *J Stat Software*; Vol 1, Issue 4. doi: 10.18637/jss.v022.i04
- Easdale TA, Gurvich DE, Sersic AN, Healey JR (2007a) Tree morphology in seasonally dry montane forest in Argentina: Relationships with shade tolerance and nutrient shortage. *J Veg Sci* 18:313 . doi: 10.1658/1100-9233(2007)18[313:TMISDM]2.0.CO;2
- Easdale TA, Healey JR, Grau HR, Malizia A (2007b) Tree life histories in a

montane subtropical forest: species differ independently by shade-tolerance, turnover rate and substrate preference. *J Ecol* 95:1234–1249 . doi: 10.1111/j.1365-2745.2007.01290.x

Easdale TA, Healey JR (2009) Resource-use-related traits correlate with population turnover rates , but not stem diameter growth rates , in 29 subtropical montane tree species. *Perspect Plant Ecol Evol Syst* 203–218 . doi: 10.1016/j.ppees.2009.03.001

Eldridge DJ, Delgado-Baquerizo M, Travers SK, Val J, Oliver I, Dorrough JW, Soliveres S (2018) Livestock activity increases exotic plant richness, but wildlife increases native richness, with stronger effects under low productivity. *J Appl Ecol* 55:766–776 . doi: 10.1111/1365-2664.12995

Eldridge DJ, Poore AGB, Ruiz-Colmenero M, Letnic M, Soliveres S (2016) Ecosystem structure, function, and composition in rangelands are negatively affected by livestock grazing. *Ecol Appl* 26:1273–1283 . doi: 10.1890/15-1234

Ferrari M, Pozzolo O, Ferrari H (2011) CobCal2

Ford H, Healey JR, Markesteijn L, Smith AR (2018) How does grazing management influence the functional diversity of oak woodland ecosystems? A plant trait approach. *Agric Ecosyst Environ* 258:154–161 . doi: 10.1016/j.agee.2018.02.025

Geist HJ, Lambin EF (2002) Proximate Causes and Underlying Driving Forces of Tropical Deforestation Tropical forests are disappearing as the result of many pressures, both local and regional, acting in various combinations in different geographical locations. *Bioscience* 52:143–150

Goheen JR, Palmer TM, Keesing F, Riginos C, Young TP (2010) Large herbivores facilitate savanna tree establishment via diverse and indirect pathways. *J Anim Ecol* 79:372–382 . doi: 10.1111/j.1365-2656.2009.01644.x

Gonnet JM (2001) Influence of cattle grazing on population density and species richness of granivorous birds (Emberizidae) in the arid plain of the Monte, Argentina. *J Arid Environ* 48:569–579 . doi: 10.1006/jare.2000.0777

- Gordon IJ, Hester AJ, Festa-Bianchet M (2004) REVIEW: The management of wild large herbivores to meet economic, conservation and environmental objectives. *J Appl Ecol* 41:1021–1031 . doi: 10.1111/j.0021-8901.2004.00985.x
- Gotelli NJ, Colwell RK (2001) Quantifying biodiversity : procedures and pitfalls in the measurement and comparison of species richness. *Lett Ecol* 379–391
- Grau H, Paolini L, Malizia A, Carilla J, Hernández M (2010) Distribución, estructura y dinámica de los bosques de la Sierra de San Javier
- Grau HR, Gasparri NI, Morales M, Grau A, Aráoz E, Carilla J, Gutiérrez J (2007) Regeneración ambiental en el Noroeste argentino Oportunidades para la conservación y restauración de ecosistemas. *Cienc. hoy* 16:42–56
- Herrero-Jáuregui C, Oesterheld M (2017) Effects of grazing intensity on plant richness and diversity: a meta-analysis. *Oikos* 127:757–766 . doi: 10.1111/oik.04893
- Hobbs R, Huenneke L (1992) Disturbance, diversity, and invasion: implications for conservation. *Conserv Biol* 6:324–337
- Horsley S, Stout S, DeCalesta D (2003) White-tailed deer impact on the vegetation dynamics of a northern hardwood forest. *Ecol Appl*
- John Fox (2003) Effect Displays in {R} for Generalised Linear Models. *J Stat Softw* 8:1–27
- Justiniano MJ, Fredericksen TS (2000) Phenology of Tree Species in Bolivian Dry Forests. *Biotropica* 32:276–281 . doi: 10.1111/j.1744-7429.2000.tb00470.x
- Karban R (2011) The ecology and evolution of induced resistance against herbivores. *Funct Ecol* 25:339–347 . doi: 10.1111/j.1365-2435.2010.01789.x
- La Manna L, Collantes M, Bava J, Rajchenberg M (2008) Seedling recruitment of *Austrocedrus chilensis* in relation to cattle use, microsite environment and forest disease TT - Reclutamiento de renovales de *Austrocedrus chilensis* en relación al uso ganadero, los factores de micrositio y la sanidad del

- bosque. *Ecol austral* 18:27–41
- Lê S, Josse J, Husson F (2008) FactoMineR: An R Package for Multivariate Analysis. *J Stat Software*; Vol 1, Issue 1
- Legname PR (1982) Árboles indígenas del noroeste argentino (Salta, Jujuy, Tucumán, Santiago del Estero y Catamarca)
- Limb RF, Hickman KR, Engle DM, Norland JE, Fuhlendorf SD (2007) Digital Photography: Reduced Investigator Variation in Visual Obstruction Measurements for Southern Tallgrass Prairie. *Rangel Ecol Manag* 60:548–552 . doi: 10.2111/1551-5028(2007)60[548:dprivi]2.0.co;2
- Lorenzatti S (2014) Efecto de la ganadería sobre la estructura del bosque y regeneración de especies forestales en las Yungas Argentinas . Facultad de Agronomía-Universidad de Buenos Aires
- Macchi L, Grau HR (2012) Piospheres in the dry Chaco. Contrasting effects of livestock puestos on forest vegetation and bird communities. *J Arid Environ* 87:176–187 . doi: 10.1016/j.jaridenv.2012.06.003
- Maechler M, Rousseeuw P, Struyf A, Hornik M, Kurt H (2018) cluster: Cluster Analysis Basics and Extensions
- Malizia A, Easdale TA, Grau HR (2013) Rapid structural and compositional change in an old-growth subtropical forest: using plant traits to identify probable drivers. *PLoS One* 8:e73546 . doi: 10.1371/journal.pone.0073546
- Malizia LR (2001) Seasonal Fluctuations of Birds, Fruits, and Flowers in a Subtropical Forest of Argentina. *Condor Ornithol Appl* 103:45–61 . doi: 10.1650/0010-5422(2001)103[0045:SFOBFA]2.0.CO;2
- Marin RE (2006) Caracterización clínica y patológica de la intoxicación con *Pteridium aquilinum* en bovinos en la provincia de Jujuy. Universidad Nacional de Mar del Plata. Balcarce, Buenos Aires, Argentina.
- Marquardt S, Beck SG, Encinas FD, Alzérreca A H, Kreuzer M, Mayer AC (2010) Plant species selection by free-ranging cattle in southern Bolivian tropical montane forests. *J Trop Ecol* 26:583–593 . doi:

10.1017/S0266467410000428

Martinez-Ramos M, Pingarroni A, Rodriguez-Velazquez J, Toledo-Chelala L, Zermeño-Hernandez I, Bongers F (2013) Natural forest regeneration and ecological restoration in human modified tropical landscapes. *Biotropica* 48:745–757 . doi: 10.1111/btp.12382

Mazzini F, Relva MA, Malizia LR (2018) Impacts of domestic cattle on forest and woody ecosystems in southern South America. *Plant Ecol* 219:913–925 . doi: 10.1007/s11258-018-0846-y

Montti L, Ayup MM, Aragón R, Qi W, Ruan H, Fernández R, Casertano SA, Zou X (2016) Herbivory and the success of *Ligustrum lucidum*: evidence from a comparison between native and novel ranges. *Aust J Bot* 64:181–192

Nicolas G, Robinson TP, Wint GRW, Conchedda G, Cinardi G, Gilbert M (2016) Using Random Forest to Improve the Downscaling of Global Livestock Census Data. *PLoS One* 11:e0150424

Nuttall T, Ristau TE, Royo AA (2014) Long-term biological legacies of herbivore density in a landscape-scale experiment: forest understoreys reflect past deer density treatments for at least 20 years. *J Ecol* 102:221–228 . doi: 10.1111/1365-2745.12175

Oksanen J, Guillaume Blanchet F, Friendly M, Kindt R, Legendre P, McGlinn D, Minchin PR, O'Hara RB, Simpson GL, Solymos P (2017) *Vegan: Community Ecology Package*. R package version 2.4-3

Ordiz A, Støen O, Langebro LG, Brunberg S, Swenson JE (2009) A practical method for measuring horizontal cover. *Ursus* 20:109–113 . doi: 10.2192/08SC031.1

Osuna M, Guzmán G (2014) Caracterización de las actividades ganaderas en el Parque Provincial Potrero de Yala. In: Malizia L, Bergesio L, Fierro P (eds) *Ambiente y Sociedad en la Comarca de Yala*. Ediunju y Ediciones del Subtrópico, San Salvador de Jujuy, pp 319–331

Peña-Claros M (2003) Changes in Forest Structure and Species Composition

- during Secondary Forest Succession in the Bolivian Amazon. *Biotropica* 35:450–461 . doi: 10.1646/01078
- Pinheiro J, Bates D, DebRoy S, Sarkar D, {R-core-Team} (2016) nlme: linear and nonlinear mixed effects models. [www. r-project. orgi](http://www.r-project.org)
- Pollock ML, Milner JM, Waterhouse A, Holland JP, Legg CJ (2005) Impacts of livestock in regenerating upland birch woodlands in Scotland. *Biol Conserv* 123:443–452 . doi: <http://dx.doi.org/10.1016/j.biocon.2005.01.006>
- Poorter L, Bongers F (2006) Leaf traits are good predictors of plant performance across 53 rain forest species. *Ecology* 87:1733–1743 . doi: 10.1890/0012-9658(2006)87[1733:LTAGPO]2.0.CO;2
- Putman R, Watson P, Langbein J (2011) Assessing deer densities and impacts at the appropriate level for management: A review of methodologies for use beyond the site scale. *Mamm Rev* 41:197–219 . doi: 10.1111/j.1365-2907.2010.00172.x
- Putman RJ, Edwards PJ, Mann JCE, How RC, Hill SD (1989) Vegetational and faunal changes in an area of heavily grazed woodland following relief of grazing. *Biol Conserv* 47:13–32
- Quinteros CP, Lopez Bernal PM, Gobbi ME, Bava JO, Bernal PML, Gobbi ME, Bava JO (2012) Distance to flood meadows as a predictor of use of *Nothofagus pumilio* forest by livestock and resulting impact, in Patagonia, Argentina. *Agrofor Syst* 84:261–272 . doi: 10.1007/s10457-011-9461-9
- R- Core T (2018) R: A Language and Environment for Statistical Computing
- Raffaele E, Veblen TT (2001) Effects of cattle crazing on early postfire regeneration of matorral in northwest Patagonia, Argentina. *Nat Areas J* 21:243–249
- Rao M, Terborgh J, Nuñez P (2001) Increased Herbivory in Forest Isolates: Implications for Plant Community Structure and Composition. *Conserv Biol* 15:624–633 . doi: 10.1046/j.1523-1739.2001.015003624.x
- Rasband WS (2015) ImageJ

- Reboratti C (1998) El Alto Bermejo. Realidades y conflictos. La colmena, Buenos Aires, Argentina
- Reimoser F, Armstrong H, Suchant R (1999) Measuring forest damage of ungulates: What should be considered. *For Ecol Manage* 120:47–58 . doi: 10.1016/S0378-1127(98)00542-8
- Reimoser F, Putman R (2011) Impacts of wild ungulates on vegetation: Costs and benefits. In: Rory Putman, Marco Apollonio RA (ed) *Ungulate Management in Europe: Problems and Practices*. Cambridge University Press, pp 144–191
- Relva MA, Veblen TT (1998) Impacts of introduced large herbivores on *Austrocedrus chilensis* forests in northern Patagonia, Argentina. *For Ecol Manage* 108:27–40 . doi: 10.1016/S0378-1127(97)00313-7
- Renison D, Chartier MP, Menghi M, Marcora PI, Torres RC, Giorgis M, Hensen I, Cingolani AM (2015) Spatial variation in tree demography associated to domestic herbivores and topography: Insights from a seeding and planting experiment. *For Ecol Manage* 335:139–146 . doi: 10.1016/j.foreco.2014.09.036
- Sagar R, Raghubanshi AS, Singh JS (2003) Tree species composition, dispersion and diversity along a disturbance gradient in a dry tropical forest region of India. *For Ecol Manage* 186:61–71 . doi: [https://doi.org/10.1016/S0378-1127\(03\)00235-4](https://doi.org/10.1016/S0378-1127(03)00235-4)
- Schieltz JM, Rubenstein DI (2016) Evidence based review: positive versus negative effects of livestock grazing on wildlife. What do we really know? *Environ Res Lett* 11:1–18 . doi: 10.1088/1748-9326/11/11/113003
- Schuldt A, Bruelheide H, Durka W, Eichenberg D, Fischer M, Kröber W, Härdtle W, Ma K, Michalski SG, Palm W-U, Schmid B, Welk E, Zhou H, Assmann T (2012) Plant traits affecting herbivory on tree recruits in highly diverse subtropical forests. *Ecol Lett* 15:732–9 . doi: 10.1111/j.1461-0248.2012.01792.x
- Sfair JC, De Bello F, De Frana TQ, Baldauf C, Tabarelli M (2018) Chronic human

- disturbance affects plant trait distribution in a seasonally dry tropical forest. *Environ Res Lett* 13: . doi: 10.1088/1748-9326/aa9f5e
- Skarpe C, Hester AJ (2008) Plant traits, browsing and grazing herbivores, and vegetation dynamics. In: Gordon IJ, Prins T. H (eds) *The Ecology of browsing and grazing*. Springer, Berlín, pp 217–262
- Spooner P, Lunt I, Robinson W (2002) Is fencing enough? The short-term effects of stock exclusion in remnant grassy woodlands in southern NSW. *Ecol Manag Restor* 3:117–126 . doi: 10.1046/j.1442-8903.2002.00103.x
- Stern M, Quesada M, Stoner KE (2002) Changes in composition and structure of a tropical dry forest following intermittent cattle grazing. *Rev Biol Trop* 50:1021–34
- Tanentzap AJ, Burrows LE, Lee WG, Nugent G, Maxwell JM, Coomes DA (2009) Landscape-level vegetation recovery from herbivory: progress after four decades of invasive red deer control. *J Appl Ecol* 1064–1072 . doi: 10.1111/j.1365-2664.2009.01683.x
- Teich I, Cingolani AM, Renison D, Hensen I, Giorgis MA (2005) Do domestic herbivores retard *Polylepis australis* Bitt. woodland recovery in the mountains of Córdoba, Argentina? *For Ecol Manage* 219:229–241 . doi: 10.1016/j.foreco.2005.08.048
- Tejedor Garavito N, Álvarez E, Caro SA, Murakami AA, Blundo C, Espinoza TEB, Cuadros MALT, Gaviria J, Gutiérrez N, Jørgensen PM (2012) Evaluación del estado de conservación de los bosques montanos en los Andes tropicales. *Rev Ecosistemas* 21:
- ter Braak CJF, Verdonschot PFM (1995) Canonical correspondence analysis and related multivariate methods in aquatic ecology. *Aquat Sci* 57:255–289 . doi: 10.1007/BF00877430
- Toledo P D, Herrick JE, Abbott LB (2010) A Comparison of Cover Pole With Standard Vegetation Monitoring Methods. *J Wildl Manage* 74:600–604 . doi: 10.2193/2009-136

- Vavra M, Parks CG, Wisdom MJ (2007) Biodiversity, exotic plant species, and herbivory: The good, the bad, and the ungulate. *For Ecol Manage* 246:66–72 . doi: <http://dx.doi.org/10.1016/j.foreco.2007.03.051>
- Venables WN, Ripley BD (2002) *Modern applied statistics with S*
- Vesk PA, Leishman MR, Westoby M (2004) Simple traits do not predict grazing response in Australian dry shrublands and woodlands. *J Appl Ecol* 41:22–31 . doi: [10.1111/j.1365-2664.2004.00857.x](https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2004.00857.x)
- von Müller A, Cingolani A, Vaieretti M, Renison D (2012) Estimación de carga bovina localizada a partir de frecuencia de deposiciones en un pastizal de montaña. *Ecol Austral* 22:
- Wickham H (2009) *ggplot2 -Positioning Elegant Graphics for Data Analysis*. Springer-Verlag, New York
- Zamora Petri M (2006) Influencia de la ganadería trashumante y la apertura de claros en la supervivencia y el crecimiento de *Cedrela lilloi* en Tariquía, Bolivia. In: Pacheco S, Brown AD (eds) *Ecología y Producción de cedro (género Cedrela) en las Yungas australes*. Tucumán, Argentina:, 1st edn. LIEY-ProYungas, Tucumán, Argentina, pp 131–142
- Zamorano-Elgueta C, Cayuela L, Rey-Benayas JM, Donoso PJ, Geneletti D, Hobbs RJ, Maria Rey-Benayas J, Donoso PJ, Geneletti D, Hobbs RJ (2014) The differential influences of human-induced disturbances on tree regeneration community: a landscape approach. *Ecosphere* 5:1–17 . doi: [10.1890/ES14-00003.1](https://doi.org/10.1890/ES14-00003.1)
- Zimmermann H, Renison D, Leyer I, Hensen I (2009) Do we need livestock grazing to promote *Polylepis australis* tree recruitment in the Central Argentinean Mountains? *Ecol Res* 24:1075–1081 . doi: [10.1007/s11284-009-0585-6](https://doi.org/10.1007/s11284-009-0585-6)
- Zuur A, Ieno E, Walker N, Saveliev A, Smith G (2009) *Mixed effects models and extensions in ecology with R*. Springer Science and Business Media, New York, NY

Apéndice 3.1. Rasgos funcionales de las especies de renovales

Tabla S3.1. Rasgos funcionales de las 35 especies de renovales de árboles con abundancias mayores a 2 individuos del Bosque y la Selva Montana de Yungas. ED = estructuras de defensa químicas (compuestos secundarios) y/o mecánicas (0: ausencia, 1: presencia); PI = índice pionero (1: recluta bajo la sombra del dosel del bosque solamente, 2: recluta en claros y deslizamientos y bajo la sombra de las copas de los bosques, o no se encontró en deslizamientos ni bajo la sombra de las copas de los bosques, 3: recluta en claros y deslizamientos solamente); crecimiento = mm por año de DAP; dureza = densidad de la madera en g cm⁻³ (baja: 0-0.45, media: 0.46-0.64, alta: >0.65); hoja = largo máximo de la hoja en cm; dispersión de las semillas (1: anemocoria (frutos o semillas con apéndices alados), 2: zoocoria (frutos carnosos o semillas con un arilo), 3: autocoria (frutos o semillas que caen por gravedad bajo el árbol parental)). Datos reunidos a partir de la literatura (Legname 1982; Chave et al. 2006; Easdale et al. 2007a; Easdale et al. 2007b; Blundo et al. 2015 y www.ambienteforestelnoa.com).

Especie	Acrónimo	Familia	ED	P.I.	Crecimiento	Dureza	Fenología	Hoja	Dispersión
<i>Allophylus edulis</i>	alo edu	Sapindaceae	0	1	1,3	media	semidecuido	5,5	2
<i>Alnus jorullensis</i>	aln jor	Betulaceae	0	3	2,4	baja	decuido	8,5	1
<i>Anadenanthera colubrina</i>	ana col	Fabaceae	0	3	4,8	alta	decuido	12,5	1
<i>Blepharocalyx salicifolius</i>	ble sal	Myrtaceae	0	1	2,2	alta	semidecuido	5,0	2
<i>Boehmeria caudata</i>	boe cau	Urticaceae	1	2	2,9	baja	decuido	4,0	1
<i>Cedrela angustifolia</i>	ced ang	Meliaceae	1	2	6,25	baja	decuido	30,0	1
<i>Chrysophyllum marginatum</i>	chr mar	Sapotaceae	0	1	1,8	alta	semidecuido	5,0	2
<i>Cordia trichotoma</i>	cor tri	Borraginaceae	0	3	3,4	media	decuido	10,5	1
<i>Cupania vernalis</i>	cup ver	Sapindaceae	0	1	3,9	alta	semidecuido	25,0	2
<i>Gleditsia amorphoides</i>	gle amo	Fabaceae	1	2	2,3	alta	decuido	13,0	2
<i>Illex argentinum</i>	ill arg	Aquifoliaceae	0	2	1,89	media	siempreverde	4,9	2
<i>Juglans australis</i>	jug aus	Juglandaceae	1	2	2,91	media	decuido	37,5	2
<i>Ligustrum lucidum</i>	lig luc	Oleaceae	0	2	10	media	siempreverde	9,5	2
<i>Myrcianthes callicoma</i>	myr cal	Myrtaceae	0	2	1,5	alta	siempreverde	8,0	2
<i>Myrcianthes cisplatensis</i>	myr cis	Myrtaceae	0	2	1,5	alta	siempreverde	3,8	2
<i>Myrcianthes mato</i>	myr mat	Myrtaceae	0	2	1,49	alta	siempreverde	5,0	2
<i>Myrcianthes pseudomato</i>	myr pse	Myrtaceae	0	2	2,07	alta	siempreverde	6,0	2
<i>Myrcianthes pungens</i>	myr pun	Myrtaceae	0	2	1,1	alta	siempreverde	5,0	2
<i>Myrrhinium atropurpureum</i>	myr atr	Myrtaceae	0	2	1,5	alta	siempreverde	5,0	2
<i>Myrsine laetevirens</i>	myr lae	Myrsinaceae	0	2	5,11	media	siempreverde	8,0	2
<i>Ocotea porphyria</i>	oco por	Lauraceae	0	1	4,4	media	siempreverde	12,5	2
<i>Ocotea puberula</i>	oco pub	Lauraceae	0	1	5,7	media	siempreverde	13,5	2
<i>Parapiptadenia excelsa</i>	par exc	Fabaceae	0	2	3,16	alta	decuido	7,5	1
<i>Piper tucumanum</i>	pip tuc	Piperaceae	0	2	1,7	media	siempreverde	9,5	2
<i>Podocarpus parlatorei</i>	pod par	Podocarpaceae	0	1	1,64	media	siempreverde	7,5	2
<i>Porlieria microphylla</i>	por mic	Zygophyllaceae	1	3	0,73	alta	siempreverde	17,5	1

<i>Prunus tucumanensis</i>	pru tuc	Rosaceae	0	2	2,52	media	semideciduo	8,5	2
<i>Ruprechtia triflora</i>	rup tri	Polygonaceae	0	1	2,3	media	deciduo	6,0	1
<i>Schinus gracilipes</i>	sch gra	Anacardiaceae	0	1	1,13	media	siempreverde	4,5	2
<i>Sebastiania brasiliensis</i>	seb bra	Euphorbiaceae	0	2	0,8	alta	deciduo	5,5	2
<i>Sebastiania commersoniana</i>	seb com	Euphorbiaceae	0	2	0,8	media	semideciduo	7,0	3
<i>Solanum betaceum</i>	sol bet	Solanaceae	0	1	4,8	baja	siempreverde	17,0	2
<i>Tipuana tipu</i>	tip tip	Fabaceae	0	3	6	media	deciduo	3,3	3
<i>Viburnum seemenii</i>	vib see	Adoxaceae	0	2	0,92	media	semideciduo	9,0	2
<i>Xylosma longipetiolata</i>	xyl lon	Salicaceae	1	3	2,2	media	siempreverde	10,0	3

Apéndice 3.2. Densidad de renovales en función de las abundancias relativas de ganado

Si bien se observa una tendencia de menor densidad de renovales a abundancias relativas de ganado, estas diferencias no son significativas ($t = 1,9$; $p = 0,381$) (Fig. S3.2). La abundancia relativa de ganado explicó el 15% de las diferencias para la densidad de individuos, y la varianza total explicada por el modelo fue del 40%.

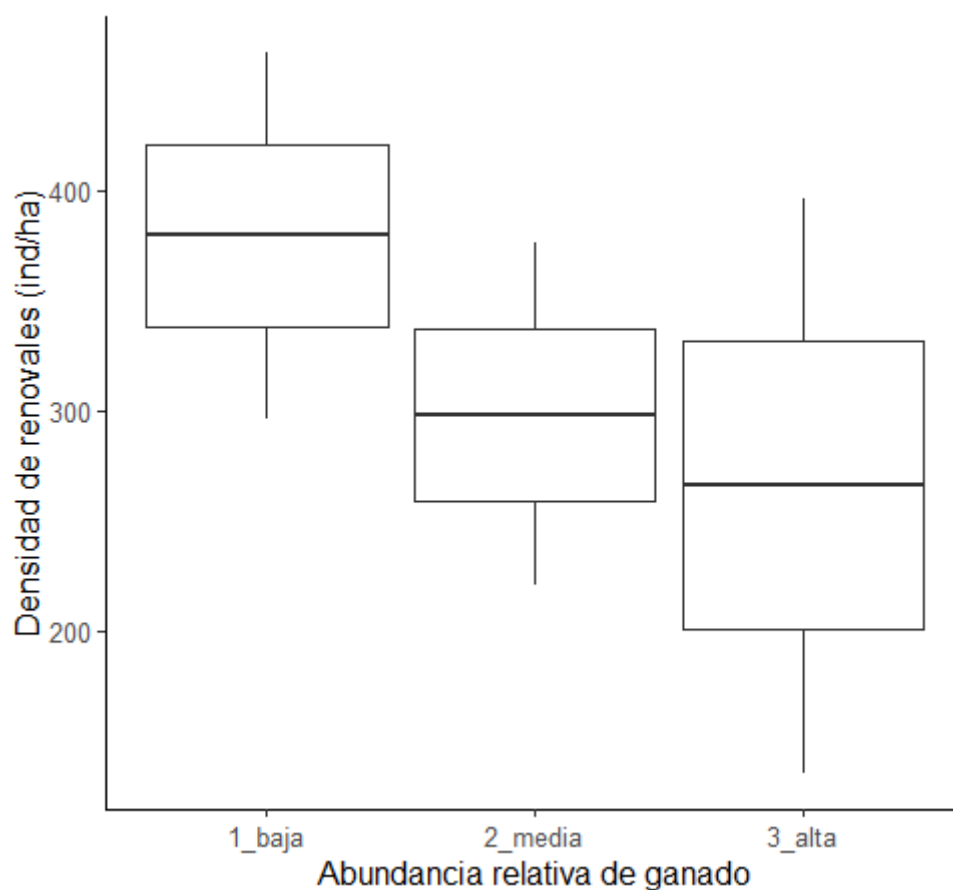


Figura S3.2. Diferencia en la abundancia de renovales según las diferentes abundancias relativas de ganado. *Denota diferencias significativas (alfa <0,05) entre las categorías indicadas con la línea celeste.

Capítulo 4

Respuestas de la regeneración de las especies arbóreas a la exclusión de ganado en Yungas



INTRODUCCIÓN

El ramoneo por ungulados, como el del ganado vacuno, es a menudo uno de los factores determinantes de la estructura y composición de los ecosistemas boscosos (Augustine y McNaughton 1998; Ameztegui y Coll 2015). En los bosques, el ramoneo selectivo puede alterar la regeneración arbórea a través de reducir la abundancia de la densidad de plántulas y frenar el crecimiento de los renovales. Además, puede alterar la composición de las especies de plantas, produciendo en general, un sotobosque dominado por especies menos preferidas y/o más tolerantes a la herbivoría (Skarpe y Hester 2008). En particular, en los bosques de montaña, éste puede limitar el establecimiento de plántulas de árboles (Ameztegui y Coll 2013).

Los efectos del ramoneo por ganado doméstico sobre la diversidad y la productividad de los ecosistemas boscosos son variables, ya sean positivos o negativos, y ha sido y es tema de debate (Adams 1975; Mazzini et al. 2018). En ecosistemas templados, en general, las comunidades arbóreas sin sobreabundancia de ungulados nativos o sin presencia de ungulados introducidos presentan un mayor establecimiento y reclutamiento de renovales, aumentando la supervivencia de las plántulas y el crecimiento de los renovales, en particular de las especies más palatables (Ford et al. 2018, Mason y Peltzer 2010). Asimismo, la riqueza y cobertura de renovales de árboles pueden disminuir con ramoneo, produciendo un aumento de la incidencia de la luz a nivel del suelo, lo cual puede producir indirectamente un incremento relativo del estrato herbáceo (Boulanger et al. 2017). En contraste, por ejemplo en bosques latifoliados de robles de Irlanda, se han identificado cambios significativos en la composición y abundancia de la vegetación del sotobosque a partir de la extracción de grandes herbívoros, llevando con el paso del tiempo a una homogeneización taxonómica de la comunidad del sotobosque (Newman et al. 2014). En bosques tropicales y subtropicales, se encontró que la supresión de la presencia (i.e., exclusión) de ganado favorece la supervivencia y el crecimiento de renovales (Wassie et al. 2009; Etchebarne y Brazeiro 2016), y la germinación de semillas de especies que se dispersan por medio de animales frugívoros (aves y monos) (Farwig et al. 2006; Wassie et al. 2009). De modo complementario, en sitios donde se excluyó el ingreso de ganado (i.e., sitios

clausurados), se registró una flora más diversa con una complejidad de sotobosque mayor (Cabin et al. 2001). Además, en algunos casos se registran mejoras en las condiciones del suelo por el incremento de la hojarasca y la reducción de la erosión (Etchebarne y Brazeiro 2016). En bosques estacionales de Brasil, la exclusión de ganado no tuvo un efecto a corto plazo sobre la riqueza, la composición y la altura de los renovales, ni sobre la biomasa del sotobosque, aunque sí luego de 10 años de la exclusión (Michels et al. 2011).

El ganado doméstico es un elemento introducido en los bosques del sur de Sudamérica, y en algunos casos su presencia tiene más de 400 años. En particular, en las Yungas argentinas, donde el ganado lleva siglos de presencia, impuso un nuevo régimen de herbivoría, ya que se encuentra en mayores densidades que otros herbívoros nativos como cérvidos y tapires (Cuyckens 2014; Nanni 2015). Estudios observacionales llevados a cabo en las Yungas revelan que el ganado genera cambios incluso en la composición de árboles adultos (Blundo et al. 2012; Blundo et al. 2018, Capítulo 3 de esta tesis). En cuanto a la regeneración de árboles, Lorenzatti (2014) observó un crecimiento en dos de las tres especies de renovales plantadas dentro de parcelas de exclusión, especialmente de las especies que crecen en los claros del bosque. Esta metodología de clausuras es un buen punto de partida cuando se desconocen los efectos de ramoneo sobre los renovales, como en el caso de Yungas, y sobre todo para poder contrastar los diferentes efectos de un gradiente de abundancias de ganado con la exclusión total.

Exclusión de la herbivoría utilizando clausuras

A la fecha, la evidencia más fuerte sobre el efecto de los ungulados, y en particular del ganado, en la estructura, regeneración y composición de los bosques proviene de estudios basados en el uso de cercos o clausuras (Hester et al. 2000; Bernes et al. 2018). Las clausuras han sido ampliamente usadas a lo largo de mundo para evaluar ya sea los efectos de mamíferos introducidos, como el ganado vacuno (Wardle et al. 2001), o bien la superabundancia de ungulados nativos (Rooney 2009). Sin embargo, el estudio de la interacción ungulado-bosque mediante el uso de clausuras presenta algunas limitaciones. Por un lado, no eliminan la historia de ramoneo previo; es decir, los resultados reflejan la recuperación post-exclusión del herbívoro. Por otro lado, implican una

comparación extrema y binaria, dada la ausencia total de ungulados en una de las áreas, y no contempla los efectos de la variación en la abundancia animal (Hester et al. 2000; Hayward y Kerley 2009, Bernes et al. 2018). Aún con las limitaciones mencionadas, y a pesar de la pequeña escala a la que se trabaja (por lo que se ven solo respuestas a nivel local), la dificultad de obtener réplicas verdaderas y el costo de instalación/manutención, las clausuras son una aproximación metodológica que complementan satisfactoriamente otros métodos a campo para poder cuantificar los efectos directos de los ungulados sobre las comunidades de plantas en el tiempo (Frerker et al. 2014).

El objetivo general del presente capítulo es evaluar los efectos de la exclusión de ganado vacuno doméstico sobre la composición, abundancia, reclutamiento y mortalidad de renovales de árboles en las Yungas. La hipótesis es que la exclusión del ganado favorece la regeneración del bosque. Las predicciones asociadas a esta hipótesis de trabajo son las siguientes:

Predicción 1 En las clausuras (sin ganado), siempre considerando el paso del tiempo, la composición de especies de renovales cambiará hacia especies menos susceptibles a la herbivoría, mientras que se mantendrá sin cambios en las áreas control (con ganado)...

Predicción 2. En las clausuras, aumentará la riqueza y la abundancia de renovales de árboles respecto a las áreas control.

Predicción 3. En las clausuras, se registrará mayor reclutamiento y menor mortalidad de renovales, que en las áreas control.

Predicción 4. En las clausuras, la altura de los renovales y la complejidad vertical del sotobosque (medida como intersección visual de la vegetación) será mayor que en las áreas control.

MÉTODOS

Área de estudio

El estudio se llevó a cabo en la ecorregión de Yungas de la provincia de Jujuy, en el límite entre la selva y el bosque montano, entre 1200 m y 1600 m s.n.m. (para mayor detalle ver sección *Área de estudio*, pág. 20). En estos pisos altitudinales se realizan principalmente actividades de aprovechamiento forestal y ganadería extensiva (Brown y Grau 1995; Grau 2005; Malizia et al. 2014). El ganado se encuentra presente en casi toda la extensión de Yungas, y su densidad aumenta en términos relativos durante la época invernal, cuando el ganado baja desde los pastizales de altura al interior de la selva (para mayor detalle ver sección *Capítulo 3: Ganado en Yungas*, pág. 100).

Selección de sitios

Con el objeto de cuantificar los efectos del ganado sobre la regeneración de las especies arbóreas, se realizó un experimento de exclusión de ganado por medio de la instalación de cinco clausuras. Para la ubicación de las clausuras se consideraron sitios similares en cuanto a topografía (orientación y pendiente), composición de árboles adultos y cobertura del dosel (~80%), en base a la información proveniente de los relevamientos conducidos en el Capítulo 3 (relevamiento regional) (Fig. 4.1). Los sitios corresponden, según el análisis de clasificación efectuado en dicho capítulo, a un gradiente de abundancia relativa de ganado: baja (EPP), media (JAI y CLR) y alta (CCH y YALA). Por razones operativas (ej. accesibilidad y permisos de propietarios), no fue posible ubicar las clausuras bajo niveles de abundancia de ganado similar. Así, los resultados producidos por los análisis reflejarán el efecto integral del gradiente de abundancia ganadera. De todas maneras y a partir de los resultados obtenidos en el capítulo 3, para la mayoría de las variables mediadas no hay diferencias dado el gradiente de abundancia ganadera.

El tamaño de las mismas fue de 10 m x 10 m (100 m²) y de 120 cm de altura, construidas con alambrados de 7 hilos (Fig. 4.2), impidiendo el acceso de ganado vacuno y dejando libre acceso a pequeños mamíferos como roedores o conejos, o incluso corzuelas. Adyacente a cada clausura, al menos a 10m de éstas, se delimitó el área control (con ganado) de igual tamaño, evitando zonas

de alto tránsito de ganado, como los senderos. Dentro de las clausuras y controles se delimitó un área circular de 3 m de radio (28,26 m²) a partir del centro de la parcela, donde se tomaron los datos que se mencionan a continuación (Fig. 4.3).

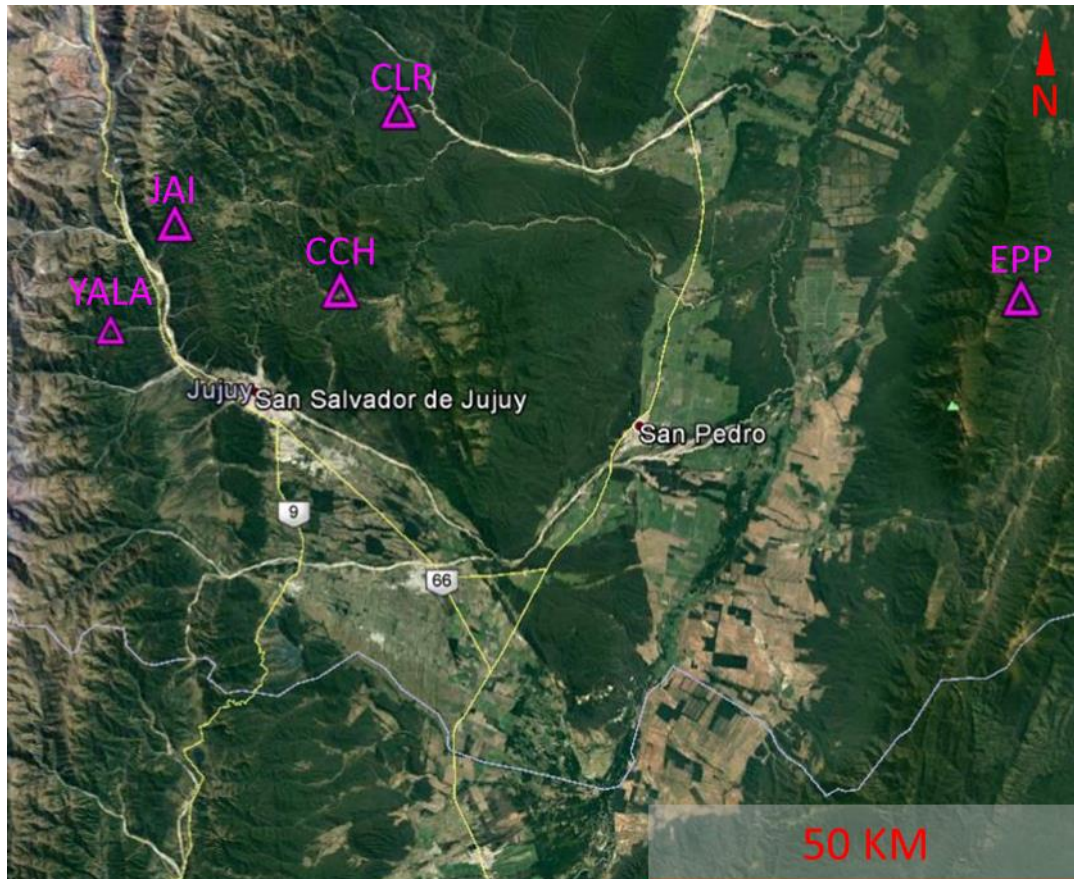


Fig. 4.1. Ubicación de los sitios de estudio para evaluar el efecto de la exclusión del ganado en la regeneración del bosque en las Yungas, al SE de la provincia de Jujuy. Los triángulos violetas representan la ubicación de las clausuras; los acrónimos se corresponden con los sitios relevados en el Capítulo 3, excepto para los sitios EPP que corresponde a PPUP, y YALA a YAL en el Capítulo 3 (Tabla 3.1, pág. 104).



Fig. 4.2. Aspecto de las clausuras de 10 m x 10 m (alambrados de 7 hilos (5 lisos, 2 púas, trabillas de 120cm de alto cada 2 m)) ubicadas en la selva y bosque montano de las Yungas jujeñas. Los controles se ubicaron en sectores adyacentes bajo similares condiciones.

Colecta de datos

Las cinco clausuras se instalaron durante el invierno de 2015 (época seca), y al mismo tiempo se realizó la primera colecta de datos. Luego, se realizaron tres remediciones semestrales: la primera durante el verano de 2016 (época húmeda), la segunda durante el invierno de 2016 y la tercera durante el verano de 2017. En cada control y clausura se midió:

-Composición del estrato arbóreo: se realizó una caracterización estructural de las clausuras y controles, mediante el registro de todos los individuos de diámetro a la altura del pecho (DAP) mayor a 1 cm, considerando por ende sub-adultos (1-10 cm DAP) y adultos (>10 cm DAP), tratando por simplicidad en el texto a todos como adultos, de todas las especies arbóreas presentes. Las especies fueron descritas siguiendo la nomenclatura de los Catálogos de la Flora de Argentina y Plantas Vasculares de la Flora del Cono Sur, del Instituto de Botánica Darwinion (www.darwin.edu.ar).

-Composición, abundancia y riqueza de renovales de especies arbóreas: se delimitó un área circular de 3 m de radio (28,26 m²) a partir del centro las parcelas, para evitar el efecto de posibles intrusiones del ganado a través del alambrado (i.e., introducción de la cabeza) en las clausuras (zona *buffer*) (Fig.

4.3). Dentro de esta área se registraron todos los renovales de las especies arbóreas (<1 cm DAP; <150 cm altura), se identificó la especie y se midió la altura. Esta denominación de renoval, considerando individuos no reproductivos, de entre 5 y 150 cm de altura y menos de 1 cm de DAP, ha sido usada en otros estudios en regiones tropicales y subtropicales (Rao et al. 2001; Peña-Claros 2003; Easdale et al. 2007; Martínez-Ramos et al. 2013, Murphy et al. 2014). Todos los renovales fueron marcados con precintos numerados con el fin de estimar el reclutamiento y la mortalidad de cada individuo (Fig. 4.4). En cada visita fueron remedidos los individuos previamente marcados; se identificaron, marcaron y midieron nuevos individuos crecidos en el lapso de tiempo transcurrido entre remediciones (reclutamiento); y se identificaron los individuos que pudieran haber muerto (mortalidad) y se retiraron las marcas.

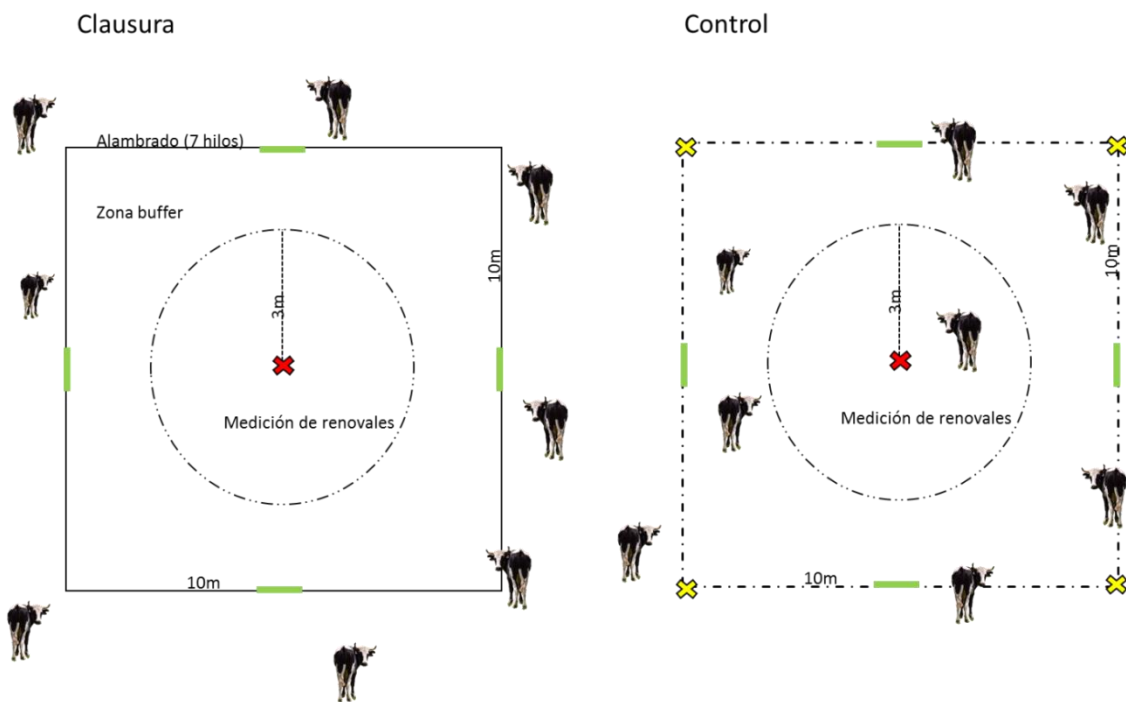


Fig. 4.3: Diseño experimental de la exclusión de ganado: clausura (línea continua) y control (línea punteada) de 10 m x 10 m. La cruz roja indica el centro de las parcelas. Los círculos son de 3 m de radio a partir del punto central de la parcela. En los controles, las cruces amarillas corresponden a estacas para la delimitación de la parcela. La línea verde es la localización del cuadro de 1 m² para la fotografía de complejidad del sotobosque.



Fig. 4.4. Marcado de cada renoval encontrado dentro de las clausuras y controles con precintos numerados individualmente.

-Complejidad del sotobosque: en este estudio se estimó la complejidad vertical del sotobosque, entendida como la presencia de diferentes formas de vida (gramíneas, herbáceas y leñosas) hasta un metro de altura, ya que es el límite superior de ramoneo más intensamente usado por el ganado vacuno (Relva y Veblen 1998; Brokaw y Lent 1999). Esta complejidad se estimó por medio de fotografías digitales, considerando el porcentaje de pixeles negros (ocupados) sobre un fondo uniforme blanco de 1m x 1m. Las fotografías fueron tomadas desde la periferia de la parcela hacia el centro (Fig. 4.3), apoyando el fondo blanco sobre el suelo (modificado de Limb et al. 2007). Se optó por estimar la complejidad vertical por este método, ya que es relativamente rápido, se necesita poco material y pueden realizarlo cómodamente dos personas. Con este método se obtienen similares resultados que con el mástil de cobertura que es usualmente utilizado (Collins y Becker 2001; Ordiz et al. 2009; Toledo et al. 2010). Posteriormente, se analizó el porcentaje del área ocupada por vegetación con el programa CobCal (Ferrari et al. 2011), de la misma manera que se lo realizó en el Capítulo 3 (pág. 107).

Análisis estadísticos

Las diferencias en la composición de árboles (matrices de abundancia) fueron analizadas mediante un análisis multivariado de permutación de la varianza (PERMANOVA por sus siglas en inglés), utilizando como variable explicativa el ganado (tratamiento con dos niveles: clausura y control). Se utilizaron matrices de distancia (Bray-Curtis) con la función adonis (paquete vegan, Oksanen et al. 2017). En árboles adultos se realizó este análisis para comparar la similitud de las comunidades vegetales al momento de la instalación

de las clausuras. En los renovales se utilizó este análisis para evaluar las composiciones dentro y fuera de las clausuras: al inicio del experimento, con el fin de comprobar la similitud entre los tratamientos, y al final, para comprobar si hubo un efecto de la exclusión sobre la composición. Adonis computa un valor de R^2 (*effect size*) que muestra el porcentaje de variación explicado, así como también un valor de p para determinar la significancia estadística. El análisis fue realizado con el paquete *vegan* (función *adonis*) en el programa R (Oksanen et al. 2017, R- Core 2018).

Para evaluar las diferencias por efecto de la exclusión del ganado en la abundancia, riqueza, reclutamiento (individuos nuevos que aparecen en la parcela respecto al año anterior), mortalidad y crecimiento en altura de los renovales arbóreos y la complejidad del sotobosque, se utilizaron modelos lineales de efectos mixtos (Tabla 4.1). Para hallar el modelo adecuado más simple, se partió desde un modelo saturado, con todas las variables explicativas (tiempo y tratamiento), y se utilizó el método de prueba de hipótesis (o *step forward*) con prueba de F de Fisher para variables continuas y χ^2 para discretas. Se eligió este método ya que la comparación de los modelos siempre implicó la comparación entre modelos anidados (Zuur et al. 2009). El factor tiempo fue considerado como factor fijo, ya que es una variable categórica que posee pocos niveles (menos de 5) (Crawley 2007). El objetivo fue evaluar diferencias en las trayectorias seguidas por la vegetación entre las áreas excluidas y controles a lo largo del tiempo, por lo que se analizó en particular la interacción tiempo-tratamiento. Todos los análisis fueron ejecutados en R (R- Core 2018), utilizando los paquetes *doBy* (Højsgaard y Halekoh 2018), *multcomp* (Hothorn et al. 2008), *nlme* (Pinheiro et al. 2016), *lme4* (Bates et al. 2015). Los gráficos fueron realizados con los paquetes *ggplot2* (Wickham 2009) y *effects* (John Fox 2003).

Tabla 4.1. Estructura de las ecuaciones de los modelos utilizados para realizar los análisis para explorar la relación entre las variables de respuesta estudiadas y el tratamiento (clausura), a lo largo del tiempo.

Variable respuesta	Efecto fijo	Efecto aleatorio	Corrección	Distribución
Abundancia	tratamiento x tiempo	sitio		Poisson
Riqueza	tratamiento x tiempo	sitio		Poisson
Reclutamiento	tratamiento x tiempo	sitio y especie cruzados		Poisson
Mortalidad	tratamiento x tiempo	sitio y especie cruzados		Poisson

Altura	tratamiento x tiempo	sitio y especie anidados	Correlación temporal corAR1 (form= ~ 1 sitio/sp)	Normal
Complejidad del sotobosque	tratamiento x tiempo	sitio	Correlación temporal corAR1 (form= ~ 1 sitio/sp)	Normal

RESULTADOS

Árboles adultos

Composición de especies

Se midieron en total 141 árboles adultos y sub-adultos, de los cuales 80 se encontraron dentro de las clausuras y 61 en los controles (Tabla 4.2, Tabla S4.1). En total, se registraron 22 especies, 19 en las clausuras y 15 en los controles. La composición de especies de adultos en las clausuras y en los controles fue similar (Adonis $F = 0,53$, $p = 0,9$, $R^2 = 0,06$). Cinco especies fueron registradas únicamente como adultos pero no como renovales: Cebil (ana col), Laurel (oco pub), Sauco (sam nig), Arbolillo (vib see) y Supa (xyl lon) (Tabla 4.2).

Tabla 4.2. Abundancia de individuos adultos arbóreos de las especies encontradas al inicio del experimento en ambos tratamientos (clausura y control) en los 5 sitios estudiados (5 sitios x 100 m²). * Denota especies que fueron registradas sólo en su forma adulta. Las siglas indican la localización del sistema clausura-control: CCH: El Chucho; CRL: Caularío; EPP: Ecoportal de piedra; JAI: Jaire y YALA, Parque Provincial Potrero de Yala (para mayor detalle ver Figura 4.1).

		sitio	CLAUSURA					CONTROL				
			CCH	CLR	EPP	JAI	YALA	CCH	CLR	EPP	JAI	YALA
Nombre	Nombre científico	Acrónimo										
Aliso	<i>Alnus jorullensis</i>	aln jor					15					1
Chal Chal	<i>Allophylus edulis</i>	alo edu	1		4				2			2
*Cebil	<i>Anadenanthera colubrina</i>	ana clo		1								
Palo barroso	<i>Blepharocalyx salicifolius</i>	bel sal	1	2				3	2			
Cedro	<i>Cedrela angustifolia</i>	ced ang		1	1	1		1				
Tala	<i>Celtis ehrenbergina</i>	cel erh										2
Afata	<i>Cordia trichotoma</i>	cor tri		1	2							
Espina corona	<i>Gleditsia amorphoides</i>	gle amo					1		1			
Nogal criollo	<i>Juglans australis</i>	jun aus			1	1					5	
Maitín	<i>Myrcianthes loranthoides</i>	myr lor			6							

Saguito	<i>Myrcianthes callicoma</i>	myr cal			4					7		
Mato	<i>Myrcianthes mato</i>	myr mat	3		8			1		6		1
Laurel	<i>Ocotea porphyria</i>	oco por	1	1			1		2			
*Laurel	<i>Ocotea puberula</i>	oco pub		2					2			
Pino del cerro	<i>Podocarpus parlatorei</i>	por par	7		1	1		4				
Sacha lima	<i>Randia spinosa</i>	ran spi									3	
*Sauco	<i>Sambucus nigra</i>	sam nig				2						
Molle	<i>Schinus gracilipes</i>	sch gra		1								
Palo de leche	<i>Sebastiania brasiliensis</i>	seb bra		3					5			
*Arbolillo	<i>Viburnum seemenii</i>	vib see		1								
*Supa	<i>Xylosma longipetiolata</i>	xyl lon	4		1			11				

Renovales

Composición de renovales

Al inicio del experimento, en invierno de 2015 (t_0), se registraron en total 159 individuos correspondientes a 21 especies, de los cuales 77 individuos de 19 especies se encontraron en las clausuras, y 82 individuos de 14 especies en los controles (Tabla 4.3, Tabla S4.2). La composición de renovales al momento de la instalación del experimento fue similar entre los tratamientos (Adonis $F=0,67$, $p=0,78$, $R^2=0,07$).

En la última remediación al final del experimento, en verano de 2017 (t_3), se registraron en total 164 individuos de 24 especies: 88 individuos de 21 especies en las clausuras y 76 individuos de 13 especies en los controles (Tabla 4.3). No se registraron cambios significativos en la composición de los renovales arbóreos entre clausuras y controles luego de dos años de exclusión (Adonis $F=0,13$, $p=0,95$, $R^2=0,04$).

El Nogal criollo (jug aus), Chal-chal (all edu), Tipa (tip tip) y Pino del cerro (pod par) estuvieron presentes tanto en las clausuras como en los controles (Tabla 4.3). Chilto (sol bet), Palo de leche (seb bra), Molle (sch gra), Piper (pip tuc), Pseudomato (myr pse), Saguito (myr cal), Urundel (ast uru) y Tala (cel ehn) solo fueron encontradas en las clausuras, mientras que Sacha lima (ran spi) y Afata (cor tri) solo se registraron en los controles (Tabla 4.3). Algunas especies sólo fueron registradas en su forma juvenil y exclusivamente en las clausuras:

Urundel (ast uru), Laza blanca (chr mar), Pseudomato (myr pse), Piper (pip Tuc), Tipa (tip tip) y Chilto (sol bet).

Tabla 4.3. Abundancia total de renovales arbóreos por especie para el inicio (t₀: invierno 2015) y el final (t₃: verano 2017) del experimento, según el tratamiento. Datos agrupados por todas las parcelas (5 sitios x 28,26 m² = 141,3 m²). * Denota especies que fueron registradas sólo en su forma juvenil (para más detalle de composición por sitios ver tabla S4.2).

Especie	Nombre científico	Tratamiento Tiempo Acrónimo	Clausura		Control	
			t ₀	t ₃	t ₀	t ₃
Chal-chal	<i>Allophylus edulis</i>	all edu	11	17	16	14
Aliso	<i>Alnus jorullensis</i>	aln jor	3	2	2	1
*Urundel	<i>Astronium urundeuva</i>	ast uru	1	1		
Palo barroso	<i>Blepharocalyx salicifolius</i>	ble sal	4	4	3	3
Cedro	<i>Cedrela angustifolia</i>	ced ang	12	10	2	
Tala	<i>Celtis ehrenbergina</i>	cel ehn		1		
*Laza blanca	<i>Chrysophyllum marginatum</i>	chr mar	1	1	6	5
Afata	<i>Cordia trichotoma</i>	cor tri			3	3
*Pacará	<i>Enterolobium contortisiliquum</i>	ent con	2	1		1
Espina corona	<i>Gleditsia amorphoides</i>	gle amo	1	2	2	3
Nogal criollo	<i>Juglans australis</i>	jug aus	7	10	2	9
Saguito	<i>Myrcianthes callicoma</i>	myr cal	1	1		
Maitin	<i>Myrcianthes loranthoides</i>	myr lor	2		25	24
Mato	<i>Myrcianthes mato</i>	myr mat	3	5	8	5
*Pseudomato	<i>Myrcianthes pseudomato</i>	myr pse		2		
Laurel	<i>Ocotea puberula</i>	oco por	3	2	1	
*Piper	<i>Piper tucumanum</i>	pip Tuc		1		
Pino del cerro	<i>Podocarpus parlatorei</i>	pod par	18	20	5	4
Sacha lima	<i>Randia spinosa</i>	ran spi			1	1
Molle	<i>Schinus gracilipes</i>	sch gra	3	2		
Palo de leche	<i>Sebastiania brasiliensis</i>	seb bra	1	1		
*Chilto	<i>Solanum betaceum</i>	sol bet	2	1		
		sp1	1	1		
Tipa blanca*	<i>Tipuana tipu</i>	tip tip	1	3	6	3
Total			77	88	82	76

Abundancia y riqueza de renovales

No se observan diferencias significativas en el tiempo entre las clausuras y los controles una leve tendencia de aumento de la abundancia en las clausuras luego del primer año del experimento (Fig. 4.5). Estas tendencias estarían dadas

por las trayectorias individuales de los sitios, pero no parecería relacionarse con la abundancia relativa de ganado de cada uno de los sitios (Tabla S4.3, Fig. S4.1)

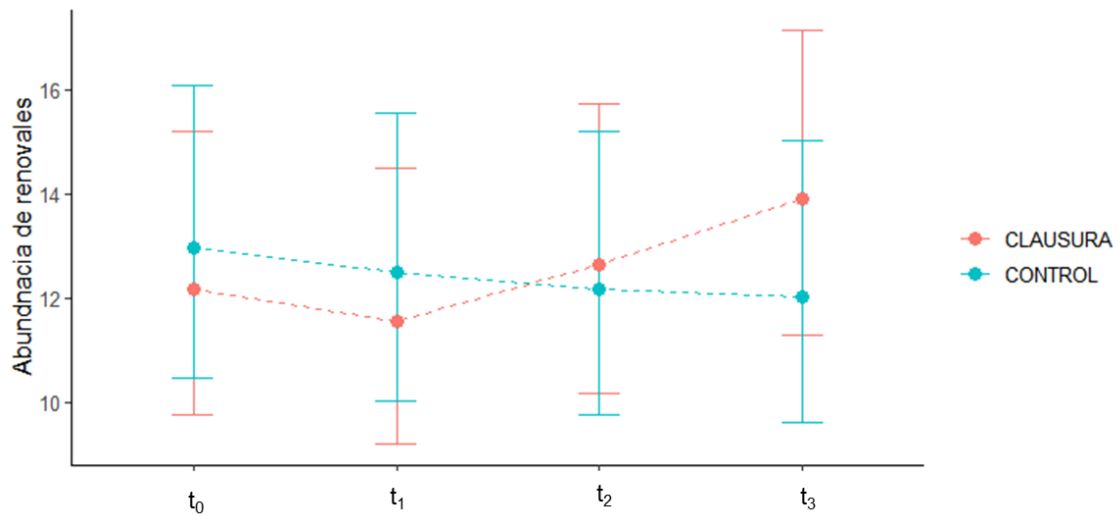


Fig. 4.5. Abundancia de renovales a lo largo del tiempo (inicio del experimento t₀: invierno 2015, remediciones: t₁: verano 2016, t₂: invierno 2016, t₃: verano 2017) en las clausuras y los controles instalados en las Yungas jujeñas.

Se evidenció una diferencia significativa en la riqueza de renovales entre los tratamientos (clausura vs control) (Tabla 4.4). Sin embargo, esta diferencia aparece marcada desde el momento de la instalación de las clausuras, y luego no se vio un cambio en el tiempo, más allá de una leve tendencia al aumento de la riqueza en las clausuras (Fig. 4.6, Tabla S4.3, Fig. S4.1).

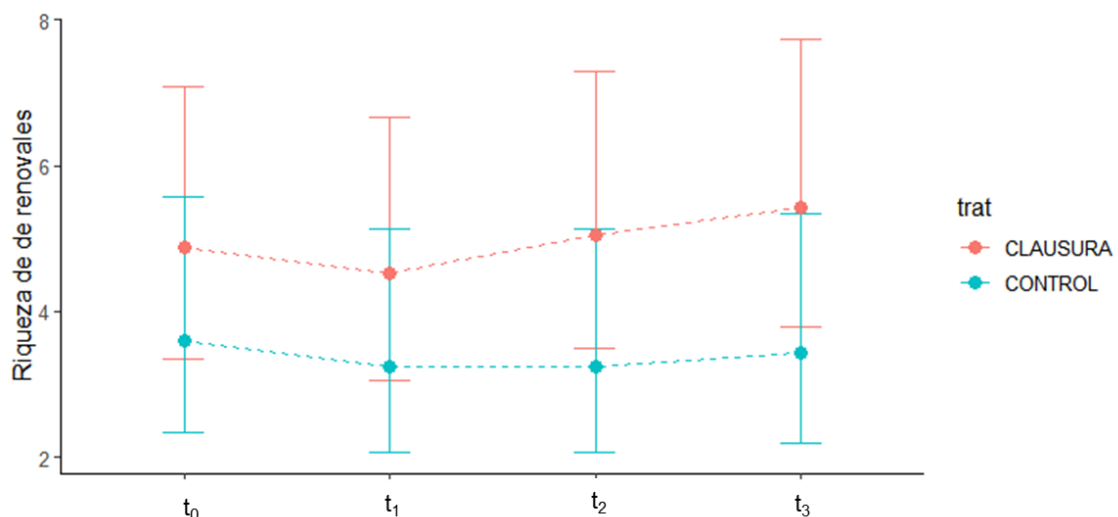


Figura 4.6. Número de especies presentes (riqueza) a lo largo del tiempo (inicio del experimento t₀: invierno 2015, remediciones: t₁: verano 2016, t₂: invierno 2016, t₃: verano 2017), en las clausuras y los controles instalados en las Yungas jujeñas.

Tabla 4.4. Análisis de significancia de efectos fijos para la abundancia, riqueza, mortalidad y reclutamiento de renovales a lo largo del tiempo (desde el invierno 2015 al verano 2017) en relación al tratamiento clausura vs. control. En negrita las variables significativas.

Variable respuesta	Efecto fijo	DF	Estadístico	Valor	<i>p</i>
Abundancia	Tratamiento	1	Chi ²	0,02	0,87
	Tiempo	3	Chi ²	0,48	0,92
	Tratamiento x tiempo	3	Chi ²	1,30	0,72
Riqueza	Tratamiento	1	Chi ²	6,52	0,01
	Tiempo	3	Chi ²	0,41	0,93
	Tratamiento x tiempo	3	Chi ²	0,21	0,97
Reclutamiento	Tratamiento	1	Chi ²	0,04	0,005
	Tiempo	2	Chi ²	1,52	0,76
	Tratamiento x tiempo	2	Chi ²	0,47	0,23
Mortalidad	Tratamiento	1	Chi ²	0,27	0,43
	Tiempo	2	Chi ²	0,73	0,36
	Tratamiento x tiempo	2	Chi ²	0,13	0,06
Altura renovales	Tratamiento x tiempo	3	F	2,95	0,03
Complejidad del sotobosque	Tratamiento	1	F	11,53	0,002
	Tiempo	3	F	1,15	0,35
	Tratamiento x tiempo	3	F	0,56	0,64

Reclutamiento y mortalidad de renovales

Se observaron cambios significativos en el tiempo en el reclutamiento de renovales entre las clausuras y los controles (Tabla 4.4). Se observó que el reclutamiento en las clausuras muestra un leve aumento en el tiempo, en contraste con los controles que muestran fluctuación estacional (Fig. 4.7). El número total de individuos reclutados en cada tratamiento si mostró diferencias significativas entre tratamientos (Tabla 4.4, Tabla 4.5). Se observó una tendencia, marginalmente significativa (Tabla 4.4), de una menor mortalidad en las clausuras respecto a los controles en el tiempo (Fig. 4.7).

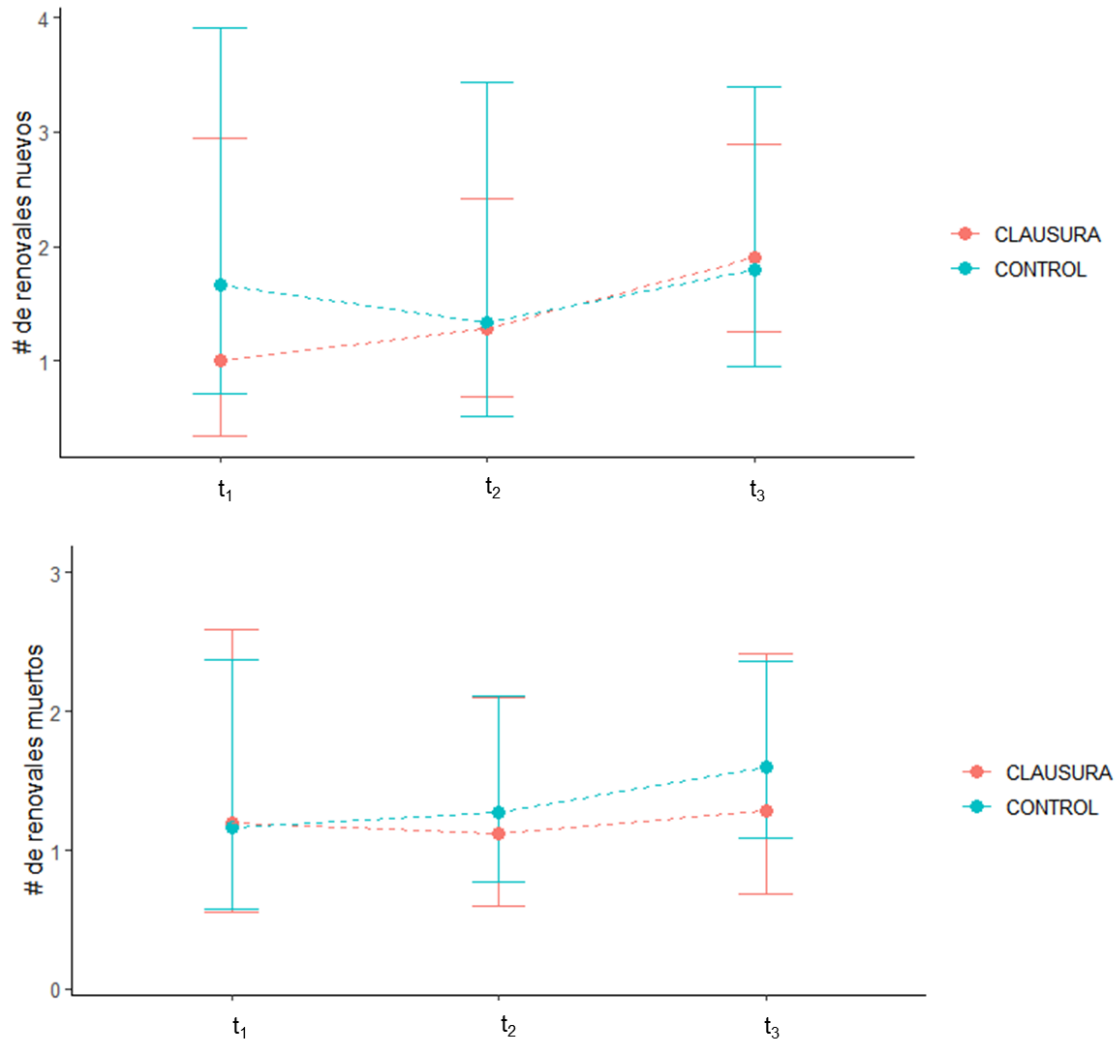


Figura 4.7. Reclutamiento promedio (arriba) y mortalidad promedio (abajo) de renovales arbóreas en el tiempo (t_1 : verano 2016, t_2 : invierno 2016, t_3 : verano 2017) según el tratamiento (clausura y control).

Altura de los renovales

Se observa un aumento a lo largo del tiempo de la altura de los renovales en las clausuras con respecto a los sitios control, con una modificación marcada de las trayectorias de cambio entre la primera y la segunda remediación (t_1 - t_2) (Fig. 4.8, Tabla 4.4). Los renovales de los sitios clausurados aumentaron su altura un 25% más que los expuestos a herbivoría en los sitios control al finalizar los dos años de muestreo ($R^2=0,25$) (Fig. 4.8).

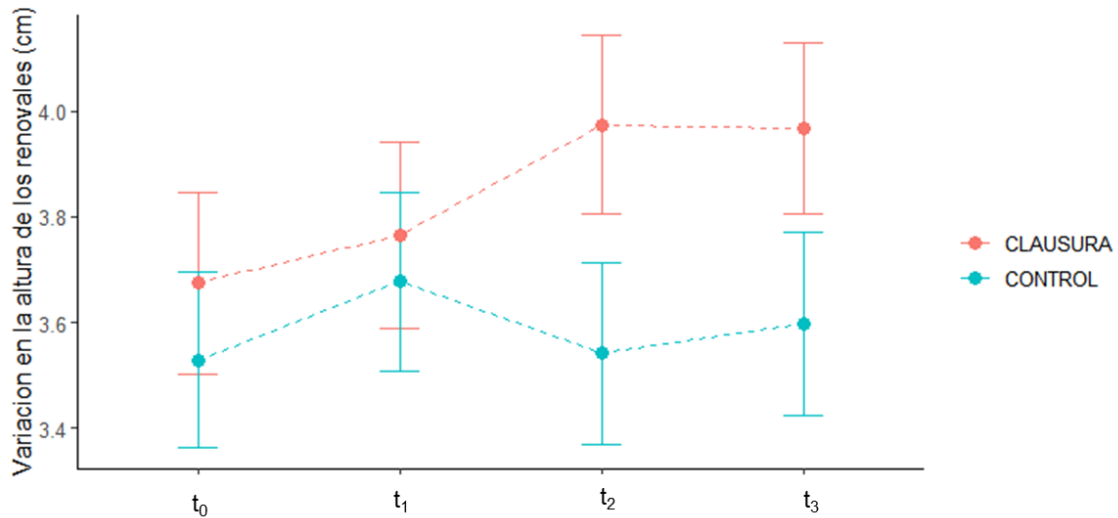


Fig. 4.8. Variación en la altura de renovales con y sin exclusión de ganado a lo largo del tiempo (inicio del experimento t₀: invierno 2015, remediciones: t₁: verano 2016, t₂: invierno 2016, t₃: verano 2017).

Complejidad estructural del sotobosque

Se observó una diferencia significativa en la complejidad vertical del sotobosque entre las clausuras y los controles, aunque esta diferencia estuvo presente desde el establecimiento de las parcelas (Tabla 4.4). Con el paso del tiempo, hubo una tendencia a una mayor diferenciación entre las clausuras y los sitios control, pero no resultó significativa (Fig. 4.9 t₃). Estas diferencias resultaron más marcadas para algunos sitios en particular (Tabla S4.3, Fig. S4.1).

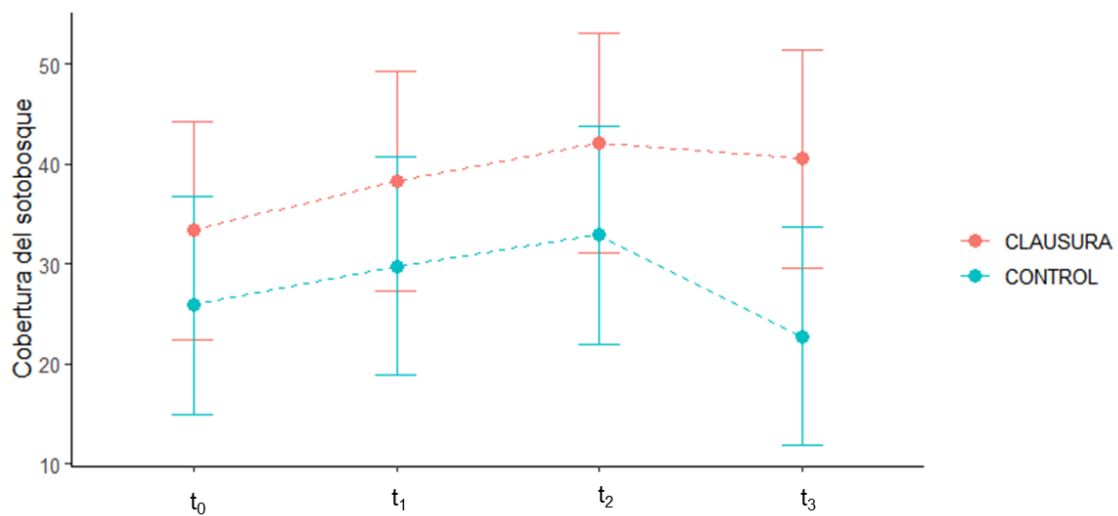


Fig. 4.9. Complejidad vertical del sotobosque (% de cobertura horizontal) con y sin exclusión de ganado a lo largo del tiempo (inicio del experimento t_0 : invierno 2015, remediciones: t_1 : verano 2016, t_2 : invierno 2016, t_3 : verano 2017)

DISCUSIÓN

Los resultados del presente estudio muestran que el efecto del ganado sobre la regeneración de las especies arbóreas de las Yungas varía en función de la variable de respuesta analizada (Tabla 4.6). La exclusión del ganado produjo un aumento en la altura de los renovales y en el reclutamiento de los mismos, mientras que no tuvo efectos significativos en la abundancia y ni en la composición de especies de renovales luego de dos años de establecidas las exclusiones. Por otro lado, dentro de las clausuras se encontraron leves tendencias de disminución en la mortalidad y aumento de la riqueza de las especies de renovales, sugiriendo que la exclusión de ganado tendría un efecto positivo sobre estos atributos con el paso del tiempo. La composición de árboles adultos y renovales fue similar (75% de las especies se encontraron en ambas edades), lo que sugiere que la probabilidad de aparición de especies es similar en todos los sitios, ya que no hay diferencia en la composición de adultos entre los sitios, y no habría una limitación en la fuente de propágulos para la generación siguiente (presencia de renovales).

Tabla 4.6. Resumen de los efectos de la exclusión del ganado vacuno sobre las diferentes variables de regeneración analizadas (signo + denota aumento de la variable analizada dada la ausencia de ganado; signo - denota disminución de la variable analizada dada la ausencia de ganado; signo = no es afectada significativamente por el tratamiento evaluado; () indica tendencia).

Variable	Efecto de la exclusión del ganado en el tiempo
Composición de renovales	=
Abundancia de renovales	=
Riqueza de renovales	(+)
Mortalidad de renovales	(-)
Reclutamiento de renovales	+
Cambio en la altura de renovales	+

Complejidad del sotobosque

(+)

Complejidad del sotobosque	(+)
----------------------------	-----

Composición de renovales

La composición de especies de renovales luego de dos años de establecidas las exclusiones fue similar entre las clausuras y los sitios control. Este resultado concuerda con lo hallado para la composición específica de renovales bajo diferentes abundancias relativas de ganado en el Capítulo 3. A pesar del corto tiempo del experimento, se esperaban cambios en la composición de renovales hacia especies más susceptibles a la herbivoría. Otros estudios han sugerido cambios en la composición específica de árboles en Yungas, incluso de adultos, dados por la presencia de ganado (Blundo et al. 2012). En bosques con estación seca, también la exclusión de ganado promueve cambios en la composición de las especies y aumentos en la abundancia relativa de renovales (Stern et al. 2002; Etchebarne y Brazeiro 2016). Es posible que estos cambios en composición específica no se evidenciaron en nuestro estudio debido al corto tiempo de presencia de las clausuras. Los eventuales cambios en composición requerirían de plazos mayores al de un par de años, en un sistema ecológico en el que la fenología de muchas especies varía interanualmente, con períodos de ausencia de fructificación (por ej. Grau 2000). Un mayor tiempo de exclusión permitiría captar estas fluctuaciones interanuales y ayudaría a completar el efecto del ganado en términos de cambios de composición de especies.

Abundancia y riqueza de renovales

No se detectó un efecto del tiempo de exclusión del ganado sobre la abundancia general de renovales de árboles ni sobre la riqueza de especies. La abundancia mostró una tendencia a aumentar a medida que avanzó el tiempo de exclusión, pero estas diferencias no fueron significativas. Por su parte, la riqueza sí mostró una diferencia significativa entre clausuras y sitios control, pero esta se detectó desde la primera medición, por lo que se debe a las características intrínsecas de los sitios donde se ubicaron las parcelas, y no a un efecto en el tiempo de la exclusión del ganado. Por el corto plazo del experimento de exclusión, no esperábamos cambios a nivel de riqueza de especies, pero sí a nivel de abundancia de renovales. En bosques templados, se encontró que la

exclusión de ganado sí modifica la riqueza de especies, pero no la abundancia de renovales (Cabin et al. 2001; Spooner et al. 2002; Frerker et al. 2014; Bernes et al. 2018). Al contrario, en bosques tropicales con estación seca, se observó que el ramoneo del ganado no cambia la riqueza de especies pero sí reduce la abundancia de renovales (Stern et al. 2002). En otros bosques subtropicales, la riqueza tampoco se vio modificada, pero sí se observó que la abundancia de renovales tuvo un aumento en condiciones de exclusión (Etchebarne y Brazeiro 2016). Por otro lado, estudios en bosques tropicales con más de 4 años de cerramiento observaron que tanto la abundancia como la riqueza de renovales aumentó en las áreas donde se excluyó el ganado (Theimer y Gehring 2009). Es posible que la respuesta de la abundancia y la riqueza de renovales en ecosistemas tropicales y subtropicales varíen marcadamente según las condiciones ambientales y de carga ganadera locales, por lo que la generalización de resultados aún no parece posible.

Reclutamiento y mortalidad de renovales

La regeneración aumentaría en ausencia de ganado, dado por una menor mortalidad y una tendencia de mayor reclutamiento de renovales. La clausura promovería la aparición y supervivencia de renovales, en particular en invierno, que es la época seca y fría en la que los renovales están bajo una mayor presión ganadera por menor disponibilidad de alimentos. Sin embargo, estos cambios no se vieron reflejados en una mayor abundancia significativa de renovales en las clausuras al final del experimento, más allá de la tendencia creciente mencionada en la sección anterior.

Las especies que reclutaron en mayor medida en las clausuras fueron especies de maderas de dureza media y alta (como por ejemplo las mirtáceas, urundel y pino del cerro), sin estructuras de defensas, que se dispersan por zoocoria (aves principalmente), que suelen regenerar bajo el dosel, y con follaje deciduo y semi-deciduo. Estas características en general se asocian a especies más susceptibles a la herbivoría (Coley y Barone 1996; Augustine y McNaughton 1998; Silva et al. 2015). En un estudio experimental realizado en las Yungas de la región, donde se plantaron tres especies de árboles de madera de alta calidad para comprobar los efectos de la exclusión del ganado (Lorenzatti 2014), se vio que las dos especies deciduas (*Cedrela saltensis* y *Handroanthus impetiginosus*)

aumentan su capacidad de regeneración con la exclusión de la ganadería, estando en concordancia con lo hallado en el presente estudio. Las especies deciduas en general exhiben mayores tasas de ramoneo (Silva et al. 2015), presentando hojas más blandas, con mayor contenido de agua y una menor proporción C:N que las especies siempreverdes (Pringle et al. 2011). Muchos de los rasgos funcionales foliares que distinguen a las especies siempreverdes de las deciduas suelen ser similares a los que distinguen a las especies que regeneran en claros de las que lo hacen bajo el dosel, en relación a su susceptibilidad a la herbivoría (Coley 1987; Dirzo y Boege 2008; Pringle et al. 2011). En este trabajo no se observaron cambios para las especies más susceptibles a la herbivoría, caracterizadas por tener maderas blandas y reclutar tanto bajo el dosel como en claros.

Se evidenció solo una tendencia de disminución de la mortalidad en el tiempo en las clausuras respecto a los controles. Se observó una mayor mortalidad fuera de las clausuras que dentro de especies que son dispersadas por animales, semideciduas, sin estructuras de defensa, que suelen reclutar bajo dosel. No se esperaba que las especies de maderas duras presenten una mayor mortalidad en los controles y las de madera blanda dentro de las clausuras ya que las especies menos susceptibles a la herbivoría se caracterizan por presentar maderas duras. En general, la exclusión de herbívoros en ambientes tropicales y subtropicales aumenta la supervivencia y el reclutamiento de renovales (Wright 2002). Sin embargo, en selvas tropicales brasileras no se encontró un efecto del ganado sobre la supervivencia de renovales (Vieira et al. 2006). Por el contrario, para sistemas áridos y templados dominados por bambú, el ganado tuvo un efecto disminución de la mortalidad de los renovales de árboles, por la modificación de las condiciones micro-ambientales, escarificación y dispersión de semillas (Darabant et al. 2007; Aschero y Garcia 2012).

Altura de los renovales

La exclusión de ganado produjo un mayor crecimiento en altura de los renovales en las clausuras con respecto a los sitios control. Es lógico que estos efectos se visualicen más rápido que otros (como cambios en abundancia o composición), en particular en los sistemas de rápido crecimiento como son los ambientes tropicales y subtropicales. En general, en la mayoría de los

ecosistemas alrededor del mundo, la exclusión de ganado resulta en una mayor ganancia de altura en los renovales con respecto a los controles (Theimer y Gehring 2009; Kuijper et al. 2010; Cromsigt y Kuijper 2011; Clasen et al. 2015; Laurent et al. 2017). Sobre todo, este efecto es más marcado en sistemas tropicales que templados (Coley y Barone 1996). Para las Yungas de Argentina, otros trabajos también han demostrado que la ausencia de ganado beneficia el crecimiento y disminuye el daño a los renovales, en particular para especies de Yungas que regeneran en claros (Lorenzatti 2014). En este trabajo se encontró que las especies susceptibles al ramoneo incluyen también especies de maduras duras, con crecimientos lentos y dosel caducifolio. Este estudio indicaría que es suficiente excluir al ganado para fomentar el crecimiento de los renovales, en contraste con ecosistemas templados donde la exclusión no es suficiente para promover el crecimiento de las especies sensibles al ramoneo (Laurent et al. 2017).

Complejidad del sotobosque

La supresión del ramoneo por parte del ganado mostró una leve tendencia al aumento de la cobertura del sotobosque, aunque las diferencias no aumentaron significativamente a lo largo del tiempo de exclusión. Se esperaba que la complejidad del sotobosque aumentase rápidamente ante la ausencia del ganado, ya que las hiervas y arbustos suelen tener crecimientos rápidos y por ende tiempos de respuesta rápidos a la supresión de los disturbios. También hubiese sido esperable ver una variación estacional de la estructura del sotobosque entre la época seca (invierno) y la húmeda (verano) en Yungas, que trae aparejada un cambio en la disponibilidad de forraje en el sotobosque (Osuna y Guzmán 2014). Sin embargo, tampoco observamos dicho efecto en los resultados. Esto podría deberse a que las precipitaciones en los años de muestreo (2016 y 2017) fueron superiores a la media (Dominguez 2016), probablemente debido a la oscilación de El Niño, por lo que el impacto estacional no fue tan severo en las hierbas y arbustos del sotobosque, minimizando a su vez el efecto del ganado entre los tratamientos.

La noción de un aumento en la estructura del sotobosque con la supresión del ganado está en concordancia con los resultados para otros bosques tropicales con estación seca (Stern et al. 2002), donde el cese de la herbivoría

por parte del ganado genera que las especies del sotobosque ganen mayor altura y/o volumen. En la Amazonía peruana, se vio que luego de dos años de exclusión, la complejidad de sotobosque aumentó notablemente (Beck et al. 2013). Sin embargo, para la región de Yungas, la ganadería no parecería reducir la biomasa aérea del sotobosque (Blundo et al. 2018). Es posible que si la exclusión continúa a largo plazo, tal como sucede en las Yungas tucumanas (Malizia et al. 2013), el sotobosque se modifique y se evidencie una estructura diferente a la que actualmente estamos observando para los bosques subtropicales, predominando las interacciones planta-planta y no tanto las planta-animal.

La falta de efectos marcados en la estructura del sotobosque podría deberse a lo limitado del plazo de exclusión del ganado. Será interesante ver qué sucede en los próximos años con el posible aumento de la vegetación del sotobosque y la supervivencia de los renovales, ya que es posible que interacciones de competencia y exclusión por luz comiencen a ser factores determinantes en el establecimiento y crecimiento de los renovales que con ganado presente no suceden o no son dominantes.

Conclusiones

Los resultados del presente estudio apoyan parcialmente estudios previos que analizaron los efectos de la exclusión del ganado en la regeneración del bosque (Spooner et al. 2002; Etchebarne y Brazeiro 2016). Por un lado, no se encontró evidencia de que el ganado promueva cambios en la composición y abundancia de los renovales, como sí ha sido reportado para zonas áridas (Aschero y Garcia 2012), templadas (Darabant et al. 2007) o tropicales (Stern et al. 2002). Por otro lado, sí se observó que aumenta el reclutamiento de individuos y los renovales crecen más rápido en los sitios clausurados, como ocurre en otros bosques subtropicales secos (Wassie et al. 2009), evidenciando que la exclusión de ganado mejora la regeneración de algunas especies arbóreas.

La ganadería llega siglos de coexistencia en las Yungas de Jujuy, afectando su composición de un modo que recién estamos comenzando a comprender, pero que es prácticamente omnipresente. Por este motivo, la vegetación que hoy estudiamos, incluso en las áreas si presencia actual de

ganado, ha estado probablemente afectada por su presencia histórica, por lo que es difícil establecer sitios y criterios de referencia de ambientes sin ganado. Esto induciría a una subestimación de los impactos del ganado en las comunidades vegetales, que podrían haberse visto modificadas al largo plazo en términos de riqueza de composición y abundancia relativa de las especies vegetales en general y de las especies arbóreas en particular.

A pesar del poco tiempo transcurrido desde la exclusión del ganado en las clausuras, algunos cambios pudieron ser observados claramente, cómo el aumento de la altura de los renovales, y otros mostraron resultados parciales esperables, como mayor reclutamiento y menor mortalidad de renovales, y aumento en la complejidad del sotobosque, en ausencia de ganado. Es probable que plazos de exclusión más largos arrojen resultados más determinantes y confirmen eventualmente los efectos reportados en este trabajo. Estos resultados significan un estímulo para continuar monitoreando anualmente las clausuras de ganado a plazos de tiempo más largos, con el fin de mejorar nuestra comprensión de las interacciones entre el ganado y los bosques de Yungas.

Bibliografía

- Adams SN (1975) Sheep and cattle grazing in forest: A review. *J Appl Ecol* 12:143–152
- Ameztegui A, Coll L (2015) Herbivory and seedling establishment in Pyrenean forests: Influence of micro- and meso-habitat factors on browsing pressure. *For Ecol Manage* 342:103–111 . doi: <http://dx.doi.org/10.1016/j.foreco.2015.01.021>
- Ameztegui A, Coll L (2013) Unraveling the role of light and biotic interactions on seedling performance of four Pyrenean species along environmental gradients. *For Ecol Manage* 303:25–34 . doi: <http://dx.doi.org/10.1016/j.foreco.2013.04.011>
- Aschero V, Garcia D (2012) The fencing paradigm in woodland conservation: consequences for recruitment of a semi-arid tree. *Appl Veg Sci* 15:307–317 . doi: [10.1111/j.1654-109X.2011.01180.x](http://dx.doi.org/10.1111/j.1654-109X.2011.01180.x)

- Augustine D, McNaughton S (1998) Ungulate effects on the functional species composition of plant communities: herbivore selectivity and plant tolerance. *J Wildl Manage* 62:1165–1183 . doi: 10.2307/3801981
- Bates D, Mächler M, Bolker B, Walker S (2015) Fitting Linear Mixed-Effects Models Using lme4. *J Stat Softw* 67:1–48 . doi: 10.18637/jss.v067.i01
- Beck H, Snodgrass JW, Thebpanya P (2013) Long-term exclosure of large terrestrial vertebrates: Implications of defaunation for seedling demographics in the Amazon rainforest. *Biol Conserv* 163:115–121 . doi: 10.1016/j.biocon.2013.03.012
- Bernes C, Macura B, Jonsson BG, Junninen K, Müller J, Sandström J, Löhmus A, Macdonald E (2018) Manipulating ungulate herbivory in temperate and boreal forests: effects on vegetation and invertebrates. A systematic review. *Environ Evid* 7:13 . doi: 10.1186/s13750-018-0125-3
- Blundo C, Gasparri NI, Malizia A, Clark M, Gatti G, Campanello PI, Grau HR, Paolini L, Malizia LR, Chediack SE, Macdonagh P, Goldstein G (2018) Relationships among phenology , climate and biomass across subtropical forests in Argentina. *Journal Trop Ecol* 93–107 . doi: 10.1017/S026646741800010X
- Blundo C, Malizia LR, Blake JG, Brown AD (2012) Tree species distribution in Andean forests: influence of regional and local factors. *J Trop Ecol* 28:83–95 . doi: 10.1017/S0266467411000617
- Boulanger V, Dupouey J-L, Archaux F, Badeau V, Baltzinger C, Chevalier R, Corcket E, Dumas Y, Forgeard F, Mårell A, Montpied P, Paillet Y, Picard J-F, Saïd S, Ulrich E (2017) Ungulates increase forest plant species richness to the benefit of non-forest specialists. *Glob Chang Biol* 24:e485–e495 . doi: 10.1111/gcb.13899
- Brokaw N, Lent R (1999) Vertical structure. In: M.L. H (ed) *Maintaining Biodiversity in Forest Ecosystems*. Cambridge University Press, pp 373–399
- Brown A, Grau R (eds) (1995) *Investigación, conservación y desarrollo en selvas*

subtropicales de montaña. Universidad Nacional de Tucumán FCN - IML - LIEY, Horco Molle, Tucumán

Cabin RJ, Weller SG, Lorence DH, Flynn TW, Sakai AK, Darren S, Hadway LJ (2001) Effects of Long-Term Ungulate Exclusion and Recent Alien Species Control on the Preservation and Restoration of a Hawaiian Tropical Dry Forest. *Conserv Biol* 14:439–453 . doi: 10.1046/j.1523-1739.2000.99006.x

Clasen C, Heurich M, Glaesener L, Kennel E, Knoke T (2015) What factors affect the survival of tree saplings under browsing, and how can a loss of admixed tree species be forecast? *Ecol Modell* 305:1–9 . doi: 10.1016/j.ecolmodel.2015.03.002

Coley P (1987) Interspecific variation in plant anti-herbivore properties: the role of habitat quality and rate of disturbance. *New Phytol*

Coley PD, Barone JA (1996) Herbivory and Plant Defenses in Tropical Forests. *Annu Rev Ecol Syst* 27:305–335 . doi: 10.2307/2097237

Collins WB, Becker EF (2001) Estimation of horizontal cover. *J Range Manag* 54:67–70

Crawley MJ (2007) *The R Book*, 1st edn. Wiley Publishing

Cromsigt JPGM, Kuijper DPJ (2011) Revisiting the browsing lawn concept: Evolutionary Interactions or pruning herbivores? *Perspect Plant Ecol Evol Syst* 13:207–215 . doi: <https://doi.org/10.1016/j.ppees.2011.04.004>

Cuyckens GAE (2014) Influencia de la fauna exótica asociada a la actividad humana sobre la comunidad de mamíferos medianos y grandes nativos en el Parque Provincial Potrero de Yala y las Yungas en Argentina. In: Malizia LR, Bergesio L, Fierro P. (eds) *Ambiente y Sociedad en la Comarca de Yala. Ediunju y Ediciones del Subtrópico*, San Salvador de Jujuy, Argentina, pp 301–317

Darabant A, Rai PB, Tenzin K, Roder W, Gratzer G (2007) Cattle grazing facilitates tree regeneration in a conifer forest with palatable bamboo understory. *For Ecol Manage* 252:73–83 . doi: 10.1016/j.foreco.2007.06.018

- Dirzo R, Boege K (2008) Patterns of herbivory and defense on tropical dry and rain forest. In: Carson WP, Schnitzer S (eds) Tropical forest community ecology. Blackwell Publishing Ltd, Chichester, U.K., pp 63–78
- Dominguez D (2016) Boletín Climatológico - Boletín de Vigilancia del Clima en la Argentina. CABA-Argentina
- Easdale TA, Gurvich DE, Sersic AN, Healey JR (2007) Tree morphology in seasonally dry montane forest in Argentina: Relationships with shade tolerance and nutrient shortage. *J Veg Sci* 18:313 . doi: 10.1658/1100-9233(2007)18[313:TMISDM]2.0.CO;2
- Etchebarne V, Brazeiro A (2016) Effects of livestock exclusion in forests of Uruguay: Soil condition and tree regeneration. *For Ecol Manage* 362:120–129 . doi: 10.1016/j.foreco.2015.11.042
- Farwig N, Böhning-Gaese K, Bleher B (2006) Enhanced seed dispersal of *Prunus africana* in fragmented and disturbed forests? *Oecologia* 147:238–252 . doi: 10.1007/s00442-005-0288-9
- Ferrari M, Pozzolo O, Ferrari H (2011) CobCal2
- Frerker K, Sabo A, Waller D (2014) Long-term regional shifts in plant community composition are largely explained by local deer impact experiments. *PLoS One* 9: . doi: 10.1371/journal.pone.0115843
- Grau HR (2000) Regeneration patterns of *Cedrela lilloi* (Meliaceae) in northwestern Argentina subtropical montane forests. *J Trop Ecol* 16:227–242
- Grau HR (2005) Dinámica de Bosques en el gradiente altitudinal de las Yungas Argentinas. *Ecol y manejo los Bosques Argentina* Buenos Aires, Argentina 1–30
- Hayward MW, Kerley GIH (2009) Fencing for conservation: Restriction of evolutionary potential or a riposte to threatening processes? *Biol Conserv* 142:1–13 . doi: <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2008.09.022>
- Hester AJ, Edenius L, Buttenschon RM, Kuiters AT (2000) Interactions between

- forests and herbivores: the role of controlled grazing experiments. *Forestry* 73:381–391 . doi: 10.1093/forestry/73.4.381
- Højsgaard S, Halekoh U (2018) doBy: Groupwise Statistics, LSmeans, Linear Contrasts, Utilities
- Hothorn T, Bretz F, Westfall P (2008) Simultaneous Inference in General Parametric Models. *Biometrical J* 50:346–363
- John Fox (2003) Effect Displays in {R} for Generalised Linear Models. *J Stat Softw* 8:1–27
- Kuijper DPJ, Cromsigt JPGM, Jędrzejewska B, Miścicki S, Churski M, Jędrzejewski W, Kweczlich I (2010) Bottom-up versus top-down control of tree regeneration in the Białowieża Primeval Forest, Poland. *J Ecol* 98:888–899 . doi: 10.1111/j.1365-2745.2010.01656.x
- Laurent L, Marell A, Balandier P, Holveck H, Said S (2017) Understory vegetation dynamics and tree regeneration as affected by deer herbivory in temperate hardwood forests. *iForest - Biogeosciences For* 837–844 . doi: 10.3832/ifor2186-010
- Limb RF, Hickman KR, Engle DM, Norland JE, Fuhlendorf SD (2007) Digital Photography: Reduced Investigator Variation in Visual Obstruction Measurements for Southern Tallgrass Prairie. *Rangel Ecol Manag* 60:548–552 . doi: 10.2111/1551-5028(2007)60[548:dprivi]2.0.co;2
- Lorenzatti S (2014) Efecto de la ganadería sobre la estructura del bosque y regeneración de especies forestales en las Yungas Argentinas . Facultad de Agronomía-Universidad de Buenos Aires
- Malizia A, Easdale TA, Grau HR (2013) Rapid structural and compositional change in an old-growth subtropical forest: using plant traits to identify probable drivers. *PLoS One* 8:e73546 . doi: 10.1371/journal.pone.0073546
- Malizia LR, Bergesio L, Fierro PT (2014) Ambiente y sociedad en la comarca de Yala. Universidad Nacional de Jujuy -EDIUNJU
- Martinez-Ramos M, Pingarroni A, Rodriguez-Velazquez J, Toledo-Chelala L,

- Zermeño-Hernandez I, Bongers F (2013) Natural forest regeneration and ecological restoration in human modified tropical landscapes. *Biotropica* 48:745–757 . doi: 10.1111/btp.12382
- Mason N, Peltzer D (2010) Stand development moderates effects of ungulate exclusion on foliar traits in the forests of New Zealand. *J ...*
- Mazzini F, Relva MA, Malizia LR (2018) Impacts of domestic cattle on forest and woody ecosystems in southern South America. *Plant Ecol* 219:913–925 . doi: 10.1007/s11258-018-0846-y
- Michels GH, Vieira EM, de Sá FN (2011) Short- and long-term impacts of an introduced large herbivore (Buffalo, *Bubalus bubalis* L.) on a neotropical seasonal forest. *Eur J For Res* 131:965–976 . doi: 10.1007/s10342-011-0568-3
- Nanni SA (2015) Dissimilar responses of the Gray brocket deer (*Mazama gouazoubira*), Crab-eating fox (*Cerdocyon thous*) and Pampas fox (*Lycalopex gymnocercus*) to livestock frequency in subtropical forests of NW Argentina. *Mamm Biol* 80:260–264 . doi: 10.1016/j.mambio.2015.04.003
- Newman M, Mitchell FJG, Kelly DL (2014) Exclusion of large herbivores: Long-term changes within the plant community. *For Ecol Manage* 321:136–144 . doi: <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2013.09.010>
- Oksanen J, Guillaume Blanchet F, Friendly M, Kindt R, Legendre P, McGlenn D, Minchin PR, O'Hara RB, Simpson GL, Solymos P (2017) *Vegan: Community Ecology Package*. R package version 2.4-3
- Ordiz A, Støen O, Langebro LG, Brunberg S, Swenson JE (2009) A practical method for measuring horizontal cover. *Ursus* 20:109–113 . doi: 10.2192/08SC031.1
- Osuna M, Guzmán G (2014) Caracterización de las actividades ganaderas en el Parque Provincial Potrero de Yala. In: Malizia L, Bergesio L, Fierro P (eds) *Ambiente y Sociedad en la Comarca de Yala*. Ediunju y Ediciones del Subtrópico, San Salvador de Jujuy, pp 319–331

- Peña-Claros M (2003) Changes in Forest Structure and Species Composition during Secondary Forest Succession in the Bolivian Amazon. *Biotropica* 35:450–461 . doi: 10.1646/01078
- Pinheiro J, Bates D, DebRoy S, Sarkar D, {R-core-Team} (2016) nlme: linear and nonlinear mixed effects models. www.r-project.org
- Pringle EG, Adams RI, Broadbent E, Busby PE, Donatti CI, Kurten EL, Renton K, Dirzo R (2011) Distinct Leaf-trait Syndromes of Evergreen and Deciduous Trees in a Seasonally Dry Tropical Forest. *Biotropica* 43:299–308 . doi: 10.1111/j.1744-7429.2010.00697.x
- R- Core T (2018) R: A Language and Environment for Statistical Computing
- Rao M, Terborgh J, Nuñez P (2001) Increased Herbivory in Forest Isolates: Implications for Plant Community Structure and Composition. *Conserv Biol* 15:624–633 . doi: 10.1046/j.1523-1739.2001.015003624.x
- Relva MA, Veblen TT (1998) Impacts of introduced large herbivores on *Austrocedrus chilensis* forests in northern Patagonia, Argentina. *For Ecol Manage* 108:27–40 . doi: 10.1016/S0378-1127(97)00313-7
- Rooney TP (2009) High white-tailed deer densities benefit graminoids and contribute to biotic homogenization of forest ground-layer vegetation. *Plant Ecol* 202:103–111 . doi: 10.1007/s11258-008-9489-8
- Silva JO, Espírito-Santo MM, Morais HC (2015) Leaf traits and herbivory on deciduous and evergreen trees in a tropical dry forest. *Basic Appl Ecol* 16:210–219 . doi: <https://doi.org/10.1016/j.baae.2015.02.005>
- Skarpe C, Hester AJ (2008) Plant traits, browsing and grazing herbivores, and vegetation dynamics. In: Gordon IJ, Prins T. H (eds) *The Ecology of browsing and grazing*. Springer, Berlín, pp 217–262
- Spooner P, Lunt I, Robinson W (2002) Is fencing enough? The short-term effects of stock exclusion in remnant grassy woodlands in southern NSW. *Ecol Manag Restor* 3:117–126 . doi: 10.1046/j.1442-8903.2002.00103.x
- Stern M, Quesada M, Stoner KE (2002) Changes in composition and structure of

a tropical dry forest following intermittent cattle grazing. *Rev Biol Trop* 50:1021–34

Theimer TC, Gehring CA (2009) Variation in tree seedling and arbuscular mycorrhizal fungal spore responses to the exclusion of terrestrial vertebrates: Implications for vertebrates structure tropical communities. In: Carson WP, Schnitzer SA (eds) *Tropical Forest Community Ecology*. Blackwell Publishing Ltd, pp 294–307

Toledo P D, Herrick JE, Abbott LB (2010) A Comparison of Cover Pole With Standard Vegetation Monitoring Methods. *J Wildl Manage* 74:600–604 . doi: 10.2193/2009-136

Vieira DL., Scariot A, Holl KD (2006) Effects of habitat, cattle grazing and selective logging on seedling survival and growth forest of central Brazil. *Biotropica* 39:269–274 . doi: 10.1111/j.1744-7429.2006.00246.x

Wardle DA, Barker GM, Yeates GW, Bonner KI, Ghani A (2001) Introduced browsing mammals in New Zealand natural forests: aboveground and belowground consequences. *Ecol Monogr* 71:587–614 . doi: 10.1890/0012-9615(2001)071[0587:IBMINZ]2.0.CO;2

Wassie A, Sterck FJ, Teketay D, Bongers F (2009) Effects of livestock exclusion on tree regeneration in church forests of Ethiopia. *For Ecol Manage* 257:765–772

Wickham H (2009) *ggplot2 -Positioning Elegant Graphics for Data Analysis*. Springer-Verlag, New York

Wright JS (2002) Plant diversity in tropical forests: a review of mechanisms of species coexistence. *Oecologia* 130:1–14 . doi: 10.1007/s004420100809

Zuur A, Ieno E, Walker N, Saveliev A, Smith G (2009) *Mixed effects models and extensions in ecology with R*. Springer Science and Business Media, New York, NY

Apéndice 4.1.

Tabla S4.1 Abundancia absoluta de adultos de especies arbóreas en los 5 sitios estudiados, según el tratamiento, al inicio del experimento. Datos agrupados por todas las parcelas (5 sitios x 100 m²). * Denota especies que solo fueron registradas en su forma juvenil.

Nombre común	Nombre científico	Acrónimo	Clausura	Control
Aliso	<i>Alnus jorullensis</i>	aln jor	15	1
Chal Chal	<i>Allophylus edulis</i>	all edu	5	4
*Cebil	<i>Anadenanthera colubrina</i>	ana clo	1	-
Palo barroso	<i>Blepharocalyx salicifolius</i>	bel sal	3	5
Cedro	<i>Cedrela angustifolia</i>	ced ang	3	1
Tala	<i>Celtis ehrenbergina</i>	cel erh	-	2
Afata	<i>Cordia trichotoma</i>	cor tri	3	-
Espina corona	<i>Gleditsia amorphoides</i>	gle amo	1	1
Nogal criollo	<i>Juglans australis</i>	jun aus	2	5
Maitin	<i>Myrcianthes loranthoides</i>	myr lor	6	-
Saguito	<i>Myrcianthes callicoma</i>	myr cal	4	7
Mato	<i>Myrcianthes mato</i>	myr mat	11	8
Laurel	<i>Ocotea porphyria</i>	oco por	3	2
*Laurel	<i>Ocotea puberula</i>	oco pub	2	2
Pino del cerro	<i>Podocarpus parlatorei</i>	pod par	9	4
Sacha lima	<i>Randia spinosa</i>	ran spi	-	3
*Sauco	<i>Sambucus nigra</i>	sam nig	2	-
Molle	<i>Schinus gracilipes</i>	sch gra	1	-
Palo de leche	<i>Sebastiania brasiliensis</i>	seb bra	3	5
*Arbolillo	<i>Viburnum seemenii</i>	vib see	1	-
*Supa	<i>Xylosma longipetiolata</i>	xyl lon	5	11
Total			80	61

Apéndice 4.2

Tabla S4.2 Abundancia absoluta de renovales arbóreos por especie según el tratamiento en los cinco sitios de estudio al momento de la construcción de las clausuras (t_0). Datos agrupados por todas las parcelas (140 m²). * Denota especies que fueron sólo registradas en su forma juvenil. CL= clausura, CTR = control.

		sitio	CCH		CLR		EPP		JAI		YALA	
			tratamiento	CL	CTR	CL	CTR	CL	CTR	CL	CTR	CL
Especie	Nombre científico	Acrónimo										
Chal-Chal	<i>Allophylus edulis</i>	all edu	38	17	7	40	4		2			2
Aliso	<i>Alnus jorullensis</i>	aln jor									11	7
*Urundel	<i>Astronium urundeuva</i>	ast uru			4							
Palo barroso	<i>Blepharocalyx salicifolius</i>	ble sal			16	12						
Cedro	<i>Cedrela angustifolia</i>	ced ang			4		2				39	2
Tala	<i>Celtis ehrenbergina</i>	cel ehn			2							
*Laza blanca	<i>Chrysophillum marginatum</i>	chr gon					4	23				
Afata	<i>Cordia trichotoma</i>	cor tri				12						
*Pacará	<i>Enterolobium contortisiliquum</i>	ent con			5	1						
Espina corona	<i>Gleditsia amorphoides</i>	gle amo			4	4	1	7				
Nogal criollo	<i>Juglans australis</i>	jug aus	9	2			16	14	13	5		1
Saguito	<i>Myrcianthes callicoma</i>	myr cal					3					
Maitin	<i>Myrcianthes loranthoides</i>	myr lor					2	99				
Mato	<i>Myrcianthes mato</i>	myr mat					15	23				4
*Pseudomato	<i>Myrcianthes pseudomato</i>	myr pse									2	
Laurel	<i>Ocotea puberula</i>	oco por			10	2						
*Piper	<i>Piper tucumanum</i>	pip tuc			2							
Pino del cerro	<i>Podocarpus parlatorei</i>	pod par	24	3			45	15	5			
Sacha lima	<i>Randia spinosa</i>	ran spi								4		
Molle	<i>Schinus gracilipes</i>	sch gra	2		7							
Palo de leche	<i>Sebastiania brasiliensis</i>	seb bra			4							
*Chilto	<i>Solanum betaceum</i>	sol bet			6							
-	-	sp1									4	
Tipa blanca*	<i>Tipuana tipu</i>	tip tip	6	12		4						

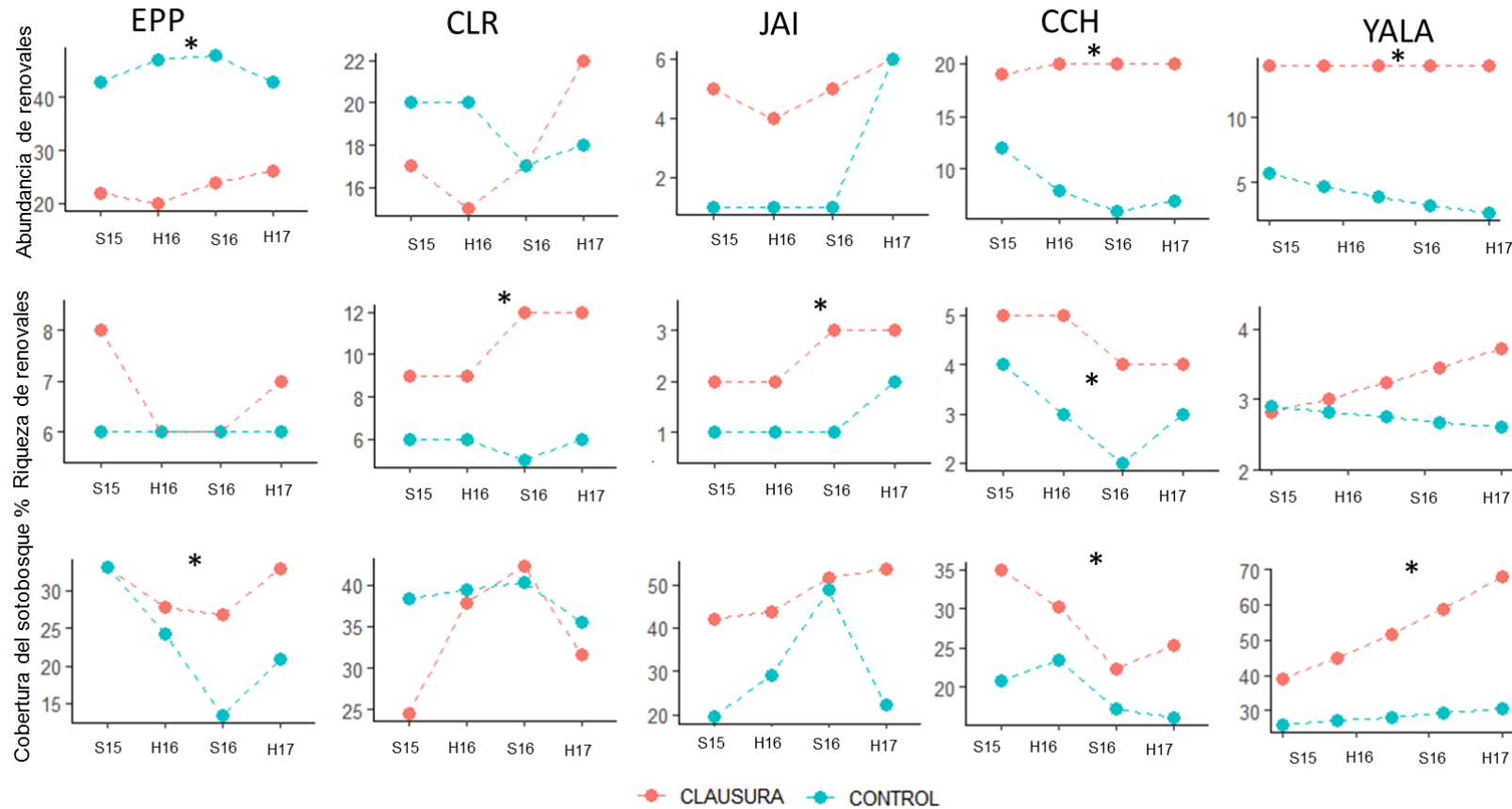
Apéndice 4.3

Se realizó un análisis de cada sitio con clausuras por separado para evaluar si efectivamente los sitios se comportaban de manera diferentes en relación a la abundancia y riqueza de renovales y la complejidad vertical del sotobosque. El análisis se realizó con un Anova no paramétrico de medidas repetidas ranqueadas, ya que por el volumen de datos y al no ser medidas independientes, los datos no se ajustan a otro tipo de análisis que no sea paramétrico. Esto es mejor que el análisis de Friedman, ya que éste tiene inconvenientes con los rankings cuando las medidas en el tiempo son más de dos y los tratamientos a comparar son pareados (Baguley 2012).

Tabla S4.3. Tabla Anova con ranking (lme) y efecto aleatorio de cada uno de los sitios y variables de respuesta según el tratamiento (clausura vs. control). Los sitios están ordenados de manera creciente de menos a más abundancia relativa de ganado (EPP < CLR=JAI<CCH=YALA). EPP corresponde al sitio PPUP del Capítulo 3. En negrita las diferencias significativas.

sitio	Variable respuesta	Factor fijo	Factor aleatorio	numDF	denDF	F	<i>p</i>
epp	Abundancia	Tratamiento	Tiempo	1	3	20,21	0,02
epp	Riqueza	Tratamiento	Tiempo	1	3	2,91	0,18
epp	Complejidad	Tratamiento	Tiempo	1	3	15,00	0,03
clr	Abundancia	Tratamiento	Tiempo	1	3	0,77	0,44
clr	Riqueza	Tratamiento	Tiempo	1	3	27,43	0,01
clr	Complejidad	Tratamiento	Tiempo	1	3	2,08	0,24
jai	Abundancia	Tratamiento	Tiempo	1	3	7,36	0,07
jai	Riqueza	Tratamiento	Tiempo	1	3	26,73	0,01
jai	Complejidad	Tratamiento	Tiempo	1	3	7,71	0,06
cch	Abundancia	Tratamiento	Tiempo	1	3	24,00	0,01
cch	Riqueza	Tratamiento	Tiempo	1	3	32,67	0,01
cch	Complejidad	Tratamiento	Tiempo	1	3	16,33	0,02
yala	Abundancia	Tratamiento	Tiempo	1	3	38,40	0,001
yala	Riqueza	Tratamiento	Tiempo	1	3	0,86	0,42
yala	Complejidad	Tratamiento	Tiempo	1	3	18,00	0,02

Figura S4.1. Cambios en la abundancia, riqueza de los renovales y complejidad del sotobosque (cobertura en %) a lo largo del tiempo para cada uno de los sitios según el tratamiento (clausura vs. control). Los sitios están ordenados de manera creciente de menos a más abundancia relativa de ganado (izquierda a derecha: EPP < CLR=JAI<CCH=YALA). Tiempo: S15, inicio del experimento, época seca del 2015; H16, primera remediación, época húmeda del 2016; S16, segunda remediación, época seca del 2016; H17, tercera remediación, época húmeda del 2017. * Indica diferencias significativas entre los tratamientos (Tabla S4.1). EPP corresponde al sitio PPUP del Capítulo 3.



Conclusiones finales

A pesar de la amplia distribución del ganado doméstico en los bosques del sur de Sudamérica, así como de su relevancia como recurso económico y valor cultural, las publicaciones resultantes de la búsqueda bibliográfica aquí realizada se hallan mayormente restringidas a un reducido número de ecosistemas (Bosque Patagónico y Chaco) y a variables ecológicas relacionadas con la vegetación. Los resultados de la revisión bibliográfica muestran que los efectos del pastoreo y del ramoneo por parte del ganado vacuno doméstico en los bosques del sur de Sudamérica no son homogéneos, sino que varían según el ecosistema y la variable ecológica considerada. No obstante, y de acuerdo a la evidencia disponible, existe un predominio de efectos negativos del ganado sobre el uso sostenible y la conservación del bosque para la mayoría de los ecosistemas y variables ecológicas consideradas.

Esta tesis se enfoca en las Yungas, uno de los ecosistemas boscosos menos estudiados de sur de Sudamérica en términos de los efectos del ganado vacuno sobre la regeneración del bosque, y compara los efectos de abundancias contrastantes (diferentes niveles “naturales” vs ramoneo cero) por medio de clausuras donde se excluyó al ganado. La hipótesis general de esta tesis establecía que el ganado vacuno doméstico es un agente de disturbio que altera significativamente la regeneración de las especies arbóreas de Yungas. Las diferentes abundancias de ganado generen efectos similares sobre la composición, riqueza y abundancia de renovales en estos bosques. El ganado es un disturbio importante en la región ya que las variables que responden a corto plazo (como la altura y reclutamiento de los renovales) se modifican rápidamente una vez que los renovales son liberados de esta presión. Por otro lado, se visualizaron diferencias según los rasgos funcionales de las especies de árboles según las diferentes abundancias relativas de ganado, en particular sobre las especies raras (i.e bajas abundancias en este estudio).

Este estudio ha buscado establecer relaciones entre variables descriptivas de la regeneración de la comunidad arbórea en función de un gradiente de abundancia de ganado. La respuesta de la composición de

especies de adultos y renovales a la abundancia ganadera resultó ser diferente entre sí; la composición de adultos se asoció a las diferentes abundancias de ganado, mientras que la de renovales no lo hizo. Por otro lado, algunos rasgos funcionales de las especies de renovales se asociaron a las diferentes abundancias relativas de ganado, pero esto no implicó cambios en la abundancia ni en la riqueza de renovales con respecto al gradiente de abundancia de ganado. A bajas abundancias de ganado se encontraron especies de crecimiento lento, mientras que a altas abundancias de ganado se encontraron especies con estructuras de defensa y hojas pequeñas. El ramoneo sobre las especies dependió del índice pionero, la fenología y el método de dispersión de semillas. Contrariamente a lo esperado, la mayor parte de los resultados de esta tesis sugieren que las diferentes abundancias de ganado doméstico en las Yungas no tendrían un rol determinante en la composición, abundancia y en la riqueza de renovales arbóreos. Sin embargo, el disturbio ganadero fue y es muy importante en la región, lo que posiblemente estaría dificultando ver las diferencias bajo las abundancias ganaderas actuales. A pesar de esto, sí tendría un rol claro sobre la estructura de la regeneración arbórea, al inhibir el crecimiento en altura y disminuir el reclutamiento de renovales, como se observó en las clausuras luego de dos años de exclusión del ganado.

Es posible que la ausencia de diferencias en la composición de especies y en la abundancia de individuos para las diferentes abundancias de ganado se deba a cambios en la abundancia de ganado en el tiempo, por lo que lo medido en un tiempo determinado no siempre se corresponde con la presencia e intensidad del disturbio. Es importante mejorar la estimación de la abundancia ganadera, tratando al ganado en la región como otro animal silvestre. Se sugiere estimar las abundancias poblacionales utilizando técnicas similares a las que se utilizan para fauna nativa, como cámaras trampa o *distance samplig* entre otros, a lo largo de transectas o áreas que representen mejor a toda la zona bajo estudio, y complementar la información obtenida con mapas de densidad de ganado con píxeles más pequeños. Por otro lado, sería importante aumentar el tamaño de las parcelas de muestreo de renovales para relativizar el posible efecto de las especies raras relevadas, ya que se aumentaría su abundancia relativa. Como complemento, la manipulación experimental de las abundancias

de ganado podría ser una herramienta de mucho valor para entender mejor sus impactos.

La exclusión del ganado por medio del uso de clausuras produjo un aumento en la altura y un mayor reclutamiento de los renovales, mientras que no tuvo efectos en la abundancia de individuos ni en la composición de especies de renovales a dos años de establecidas. Estos resultados y tendencias observadas al corto plazo luego de la exclusión del ganado indicarían que efectivamente la regeneración del bosque se ve beneficiada por la supresión de la presencia del ganado, al menos en términos de crecimiento y supervivencia de renovales. Es importante mantener los cerramiento al menos a mediano plazo (~una década) para posibilitar la regeneración natural del bosque, hasta que los individuos crezcan lo suficiente para escapar a la herbívora por ganado, así como también para recuperar otros atributos del bosque como área basal, biomasa, en una restauración pasiva. En caso de que se desee realizar un manejo del bosque, como enriquecimiento en fajas para la producción de madera de calidad, se recomienda cercar por un periodo menor (<10años) si es que se hace manejo del dosel, lo que permite que los individuos logren las alturas fuera del alcance del ganado más rápidamente. El interés en esta tesis se centró en el efecto del ganado sobre la comunidad arbórea, pero es posible que éste no sea el componente más afectado por el ganado en estos bosques, sino otros componentes como arbustos, insectos, otros vertebrados o el suelo.

Finalmente, a continuación se sugieren algunas líneas prioritarias de investigación a futuro en relación a los efectos del ganado doméstico y la conservación de los bosques subtropicales de Yungas:

- Continuar monitoreando estacionalmente las exclusiones de ganado aquí establecidas y establecer sistemas adicionales de clausuras, para abarcar períodos temporales y extensiones espaciales más extensas. Esto permitirá confirmar o refutar las tendencias observadas en esta tesis.
- Enfocar los análisis y posteriores estudios, tanto de árboles como de especies del sotobosque, en rasgos funcionales.

- Ampliar este tipo de estudios a los otros pisos altitudinales de Yungas, con énfasis en la Selva Pedemontana (piso inferior) y en los Pastizales de Neblina (piso superior), para integrar toda la dinámica anual y la trashumancia que hace el ganado en el gradiente altitudinal de las Yungas.
- Evaluar los efectos de diferentes prácticas de manejo del ganado (rotaciones entre potreros, movimientos estacionales, presencia de o aguadas, etc.) sobre la regeneración del bosque.
- Mejorar los métodos de estimación de la abundancia ganadera, mediante técnicas más precisas como, por ejemplo, cámaras trampas, ubicadas en diferentes pisos de vegetación y en diferentes estaciones del año. Esto permitirá asociar más precisamente las respuestas de la vegetación a los movimientos espaciales y los niveles de abundancia ganadera y daño animal.
- Estudiar la tasa de germinación y el establecimiento de plántulas de árboles a lo largo de todo el gradiente de abundancia ganadera, así como el rol potencial de dispersión del ganado, ya sea de especies nativas como de exóticas, como el ligustro.
- Vincular la composición de renovales y adultos, siguiendo este proceso temporal de cómo los renovales bajo presión ganadera se van incorporando al dosel.
- Estudiar los efectos del ganado sobre otras interacciones (planta-planta, polinización, depredación) y sus posibles consecuencias en las redes tróficas.
- Evaluar cambios en la abundancia de ganado a nivel regional a lo largo del tiempo, para contrastarla con los datos de cambios en la comunidad arbórea.
- Obtener información sobre la productividad forestal de las Yungas para poder comparar las respuestas de las plantas a los herbívoros a través de un rango de productividad vegetal.

Publicación de Respaldo

Impacts of domestic cattle on forest and woody ecosystems in southern South America

F. Mazzini, M. A. Relva & L. R. Malizia

Plant Ecology
An International Journal

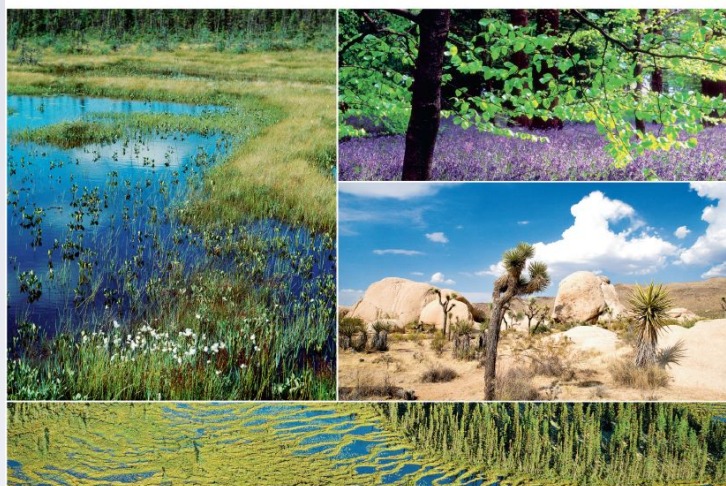
ISSN 1385-0237

Plant Ecol
DOI 10.1007/s11258-018-0846-y



Ecology

VOLUME 214 NUMBER 9 SEPTEMBER 2013
ISSN 1385-0237
AN INTERNATIONAL JOURNAL



 Springer

 Springer

Your article is protected by copyright and all rights are held exclusively by Springer Nature B.V.. This e-offprint is for personal use only and shall not be self-archived in electronic repositories. If you wish to self-archive your article, please use the accepted manuscript version for posting on your own website. You may further deposit the accepted manuscript version in any repository, provided it is only made publicly available 12 months after official publication or later and provided acknowledgement is given to the original source of publication and a link is inserted to the published article on Springer's website. The link must be accompanied by the following text: "The final publication is available at link.springer.com".

Impacts of domestic cattle on forest and woody ecosystems in southern South America

F. Mazzini  · M. A. Relva · L. R. Malizia

Received: 3 October 2017 / Accepted: 1 June 2018
© Springer Nature B.V. 2018

Abstract There is a long lasting debate on the effects of domestic cattle grazing on natural ecosystems worldwide. Cattle are generally assumed to have negative effects on forest conservation; however, several studies also report positive and neutral effects. We aimed to investigate the available evidence for positive, negative and neutral effects of cattle grazing on forest and woody ecosystems of southern South America. We conducted a peer-review literature search using the ISI Web of Knowledge and Scopus databases to identify studies dealing with cattle impacts for nature conservation. We compiled a database of 211 cases from 126 original publications. A reduced number of forest ecosystems (Patagonian

forest, Chaco and Monte) concentrated ~ 85% of the reported study cases. The hierarchical cluster analysis to group cases based on cattle effects, ecological variables and ecosystems reported that negative effects (~ 66% of cases) were mostly informed for vegetation variables and mainly occur in Patagonian forest and Chaco; positive effects (~ 16%) were mostly informed for Monte (no particular variable associated), while neutral effects (~ 18%) were mostly informed for fauna-related variables and Uruguayan savanna. Our study suggests that grazing effects by cattle on southern South America forests are not homogeneous and depend on the particular forest ecosystem considered as well as on the forest attribute measured. Different cattle effects found can be partially explained by differences in grazing history and different ecosystems productivity. It is vital to improve our understanding of cattle–forest interactions to guide synergies between sustainable management and forest conservation.

Communicated by Martin Nunez.

Electronic supplementary material The online version of this article (<https://doi.org/10.1007/s11258-018-0846-y>) contains supplementary material, which is available to authorized users.

F. Mazzini (✉) · L. R. Malizia
Instituto de Ecorregiones Andinas, Centro de Estudios Territoriales Ambientales y Sociales, Facultad de Ciencias Agrarias-UNJu, CONICET-Universidad Nacional de Jujuy (UNJu), 4600 S.S. de Jujuy, Jujuy, Argentina
e-mail: mazflavia@gmail.com

M. A. Relva
Instituto de Investigaciones en Biodiversidad y Medioambiente, CONICET-Universidad Nacional del Comahue, 8400 S.C. de Bariloche, Río Negro, Argentina

Keywords *Bos taurus* · Browsing · Domestic livestock effects · Forest structure composition and dynamics · Grazing · Native forests

Introduction

Human-induced changes on large herbivores' distribution and abundance are important factors in global environmental change (Wardle and Bardgett 2004). Large herbivores, when introduced to a new habitat, imposed a new herbivory regime, mainly due to their different feeding patterns and body size (Hobbs and Huenneke 1992). Through selective herbivory and associated activities (e.g., trampling, fraying, bedding, urination and defecation), large herbivores have the potential to drastically modify composition, structure and dynamics of plant communities, facilitate plant invasions, alter water and nutrient cycles, and modify disturbance regimes, especially fire (Huntly 1991; Augustine et al. 1998; Hester et al. 2006; Hobbs 2006).

Livestock grazing is currently the most extended land use, occupying 25% of the global land surface (Asner et al. 2004). Livestock have been identified as one of the main causes of extinction of native plant and animal species resulting from habitat degradation caused by grazing and trampling (Gurevitch and Padilla 2004). Livestock-associated impacts currently constitute the third cause of reduction in native habitats and plant biomass after deforestation and fire (Díaz et al. 2006). However, there is opposite evidence showing that browsing and grazing by large herbivores can have positive or neutral effects (i.e., non-significant effects) on plant communities and ecosystems (Schielz and Rubenstein 2016; Eldridge et al. 2016). For instance, it have been demonstrated that cattle, especially in rangelands and savannas, can reduce fuel biomass and fire temperatures (Kimuyu et al. 2014), or contribute to plant diversity conservation (Fensham et al. 2014). Considering forest regeneration, several studies indicate that livestock can facilitate native plant dispersal by seed transport, promote germination by opening new microsites through trampling and browsing, and promote tree regeneration by reducing fire frequency (Hester et al. 1996; Relva and Veblen 1998; Gill and Beardall 2001). Moreover, there is a long lasting debate on cattle conservation effects in forests worldwide, especially in western North America (Adams 1975; Belsky and Blumenthal 1997; Jones 2000; Wisdom et al. 2006; Foster et al. 2014; Pekin et al. 2015) and in African savannas (Goheen et al. 2010; Young et al. 2013). However, in southern South America this debate has not been approached with the necessary deepness and extent.

In southern South America, domestic cattle were introduced about 500 years ago, and stocking densities have increased substantially in many locations since early European settlement (Novillo and Ojeda 2008; Merino et al. 2009; Ballari et al. 2016). Extensive cattle ranching is the main economic activity in most mountainous regions in developing countries in Latin America, where it is difficult to cultivate (Steinfeld et al. 2006). In Argentina, domestic cattle have been historically most abundant in the humid pampas and savannas. However, in the last three decades, due to crop expansion, ranching has been relocated towards marginal areas for agriculture, mostly forested areas in the central-eastern and northeastern parts of the country (Guevara et al. 2009). In other forested areas, domestic cattle activity apparently has not increased (e.g., temperate forests) or has even decreased (e.g., subtropical montane forests, see Malizia et al. 2013). In Uruguay, livestock ranching is currently the main economic activity (Echávarri et al. 2014), while in Chile it constitutes one of the main activities in central and southern regions of the country. Besides its economic importance, cattle contribute to food security (Steinfeld et al. 2006) and have an important social and cultural value for rural populations inhabiting forest areas. Thus, the grazing landscape in southern South America is varied and complex.

Forest impacts by domestic cattle have been recognized as a conservation and management challenge, and several studies have been published on these topics in the region (Blackhall et al. 2008; Cingolani et al. 2008; Ballari et al. 2016). To promote compatible cattle management with forest conservation (i.e., damage limitation), it is necessary to have sound information on the main ecosystem processes and functions affected by cattle activities. Most knowledge of cattle effects comes from rangelands and temperate forests of the Northern Hemisphere, but the knowledge from temperate and subtropical forests of the Southern Hemisphere studies are more recent and relatively limited. To the best of our knowledge, there are no syntheses that show the overall effects of cattle grazing on the high diversity of forest ecosystems present in southern South America. In this review, we are interested on how cattle effects vary across forest and woody ecosystems in southern South America, considering a large array of ecological variables and their reported effects (positive, negative

or neutral) in light of nature conservation and sustainable forest management. Second, we discuss our results with available information from other regions of the world. Finally, we provide insights to orient future research efforts.

Methods

Review protocol

We conducted a peer-review literature search in November 2017 using the ISI Web of Knowledge and Scopus databases to identify studies dealing with cattle impacts in forest and woody ecosystems of southern South America (search and studies were analyzed by one operator.). We used the following key words: TS = (forest*) AND TS = (cattle OR livestock) AND TS = (argentin* OR chile* OR urugua* OR pradera OR matorral OR espinal OR calden OR delta OR parana* OR monte OR misionera OR chaco OR yungas OR andean OR tucuma* OR andino patagonico OR andino-patagonico OR patagoni* OR nothofagus OR valdivian* OR magallan*). We did not refine the search by language, or include any restraining date. Only articles with original case studies were included (i.e., we did not consider reviews nor modeling studies). Studies that focused on cattle management for production were not included, neither were those that focused on human health. We employed a systematic review, a highly recommended method to provide an overview of the literature for a topic (Pullin and Gavin 2006; Lortie 2014). The inclusion criteria encompassed studies restricted to forest and woody ecosystems in Argentina, Chile and Uruguay. We included studies only considering domestic cattle (*Bos taurus*), because it is the largest and most abundant grazing ungulate (native or introduced) in these ecosystems (Price 1986).

Database construction

Studies were categorized according to their location into eight forest and woody ecosystems, following the Mercosur classification (PNUMA and CLAES 2008): Chaco (i.e., tropical seasonal dry forests), Chilean Matorral (i.e., temperate hygrophilous and sclerophyllous forests), Espinal (i.e., temperate shrublands and forests), Monte (i.e., temperate woodlands),

Paranaense Rainforest (i.e., subtropical rain forests), Patagonian Forests (i.e., temperate humid sub Antarctic forests), Uruguayan savanna (i.e., subtropical savannas), and Yungas (i.e., subtropical montane forests).

For each publication, we also identified ecological response variables considered and we categorized them into seven broad categories of ecological variables: (i) conservation of vegetation structure, composition and dynamics (includes canopy and understory strata, regeneration and growth); (ii) conservation of faunal diversity (i.e., abundance, composition and diversity of fauna inhabiting forests); (iii) prevention of plant invasions (i.e., abundance and composition of invasive plants); (iv) reduction of fire frequency and probability; (v) conservation of soil features (i.e., water content, soil erosion and chemical properties); (vi) conservation of landscape features (i.e., land use and net primary productivity); and (vii) maintenance of abiotic conditions (i.e., microclimatic air temperature and humidity) (for details see Table 1, Online Appendix S1 and S2).

Since several studies reported multiple response variables, each response variable was accounted as a separate observation. Cattle effects were set as positive, negative or neutral whether the effect was considered beneficial, detrimental or neutral, respectively, to nature conservation and sustainability forest management, following the authors' analyses and interpretations.

Data analysis

We performed a multiple correspondence analysis (MCA) with R program (R Core Team 2018) using FactoMiner package (Lê et al. 2008) to determine groups from variables association. Studies were treated as individuals (rows) and variables (ecosystems, ecological response variables and cattle effects) as columns. In MCA, Chi square is used as a distance measure, which is a Euclidean distance among relative frequencies weighted by the inverse of weight. In addition, categories with frequencies lower than 2% were excluded from the analysis. Since the MCA explained low data variability (~ 18%), we applied Euclidean hierarchical cluster analyses based on the main factorial axes produced by the MCA. Cluster analyses were performed with R program (R Core Team 2018) using FactoMiner (Lê et al. 2008) and

Table 1 Number of cases with negative, positive, and neutral effects of cattle on the main ecological response variables studied along forest and woody ecosystems in southern South America

Ecosystem	Variable	Cattle effect		
		Positive	Negative	Neutral
Chaco	Conservation of faunal diversity	1	11	8
	Conservation of landscape features		2	
	Conservation of soil features		6	
	Conservation of vegetation structure, composition and dynamics	7	28	3
	Prevention of plant invasions	1		
Chilean Matorral	Conservation of vegetation structure, composition and dynamics	1	2	1
Espinal	Conservation of faunal diversity		1	
	Conservation of vegetation structure, composition and dynamics	1	4	1
Monte	Conservation of faunal diversity	1	2	2
	Conservation of soil features	5	2	1
	Conservation of vegetation structure, composition and dynamics	3	9	2
Patagonian forest	Conservation of faunal diversity	4	6	3
	Conservation of landscape features	1	1	
	Conservation of soil features		5	
	Conservation of vegetation structure, composition and dynamics	6	45	10
	Maintenance of abiotic conditions	1		1
	Prevention of plant invasions		1	
	Reduction of fire frequency and probability	1	3	2
Uruguayan savanna	Conservation of soil features		2	
	Conservation of vegetation structure, composition and dynamics		2	2
Paranaense rainforest	Conservation of faunal diversity		1	
Yungas	Conservation of faunal diversity		2	2
	Conservation of soil features		2	
	Conservation of vegetation structure, composition and dynamics		2	
	Reduction of fire frequency and probability	1		

cluster (Maechler et al. 2018) packages. We used the Ward's method to group cases by similarities of ecosystems, ecological response variables and cattle effects. Number of clusters or groups was defined considering the test-value scores of Ward's method.

Results

We identified 120 publications that matched the criteria for inclusion with 211 study cases that reported cattle impacts on forests in southern South America (Table 1, Table S1 in Online Appendix S2). Publications are not equally distributed across forest ecosystems present in the region (Fig. 1). Around 42% of the

studies (90 of 211) reported information for Patagonian Forest (Fig. 2), ~ 31% (67) for Chaco, ~ 12% (27) for Monte, and the remaining ~ 13% (27) for all other ecosystems: Yungas (9), Espinal (7), Chilean Matorral (4), Uruguayan Savanna (6), and Paranaense Rainforest (1).

Considering all ecosystems together, negative effects were reported in ~ 65% of the studies (139 of 211), positive effects in ~ 16% (34) of the studies and neutral effects in ~ 18% (38) of the studies (Fig. 2).

Analyzing the ecological response variables considered, conservation of vegetation structure, composition and dynamics was by far the most studied response variable with ~ 61% of the reported cases

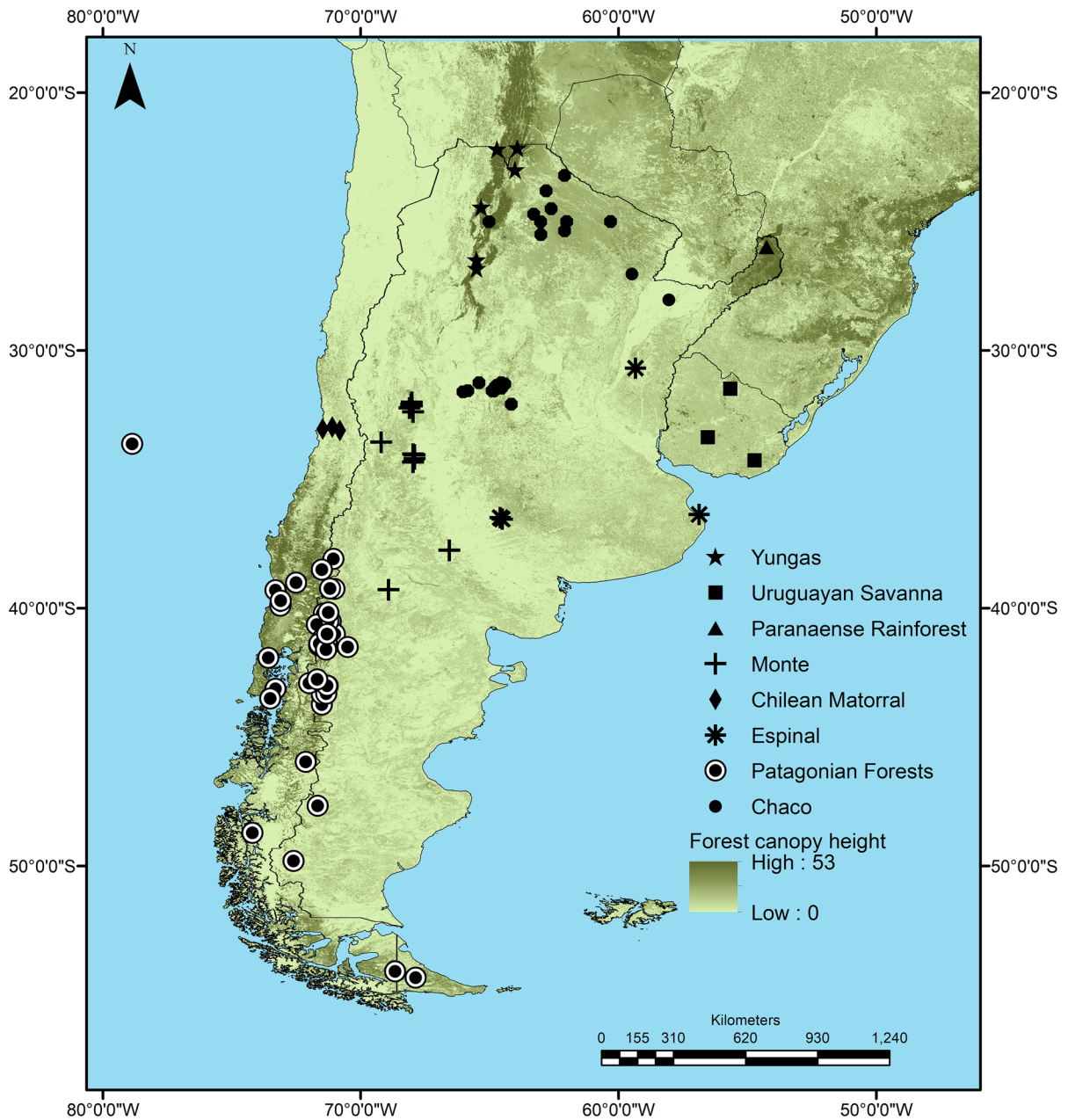


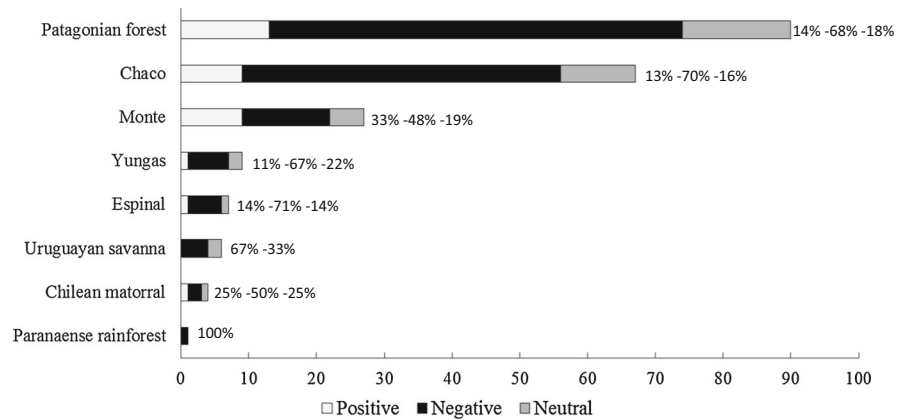
Fig. 1 Map showing locations of publications obtained from literature search on effects of domestic cattle on forest and woody ecosystems in southern South America (Argentina, Chile y Uruguay) (for details see Table S1). Symbols correspond to

study sites. Forest height (m) shape (modified from Simard et al. 2011) is included in the map to show the distribution of the main forest and woody ecosystems present in the region

(129 of 211) (Table 1), followed by conservation of fauna diversity $\sim 20\%$ (44), and conservation of soil $\sim 10\%$ (23). The remaining variables totalized together $\sim 7\%$ of the reported cases: Reduction of fire frequency (7), conservation of landscape features

(4), prevention of plant invasion (2), and maintenance of abiotic conditions (2).

Fig. 2 Number of study cases evaluating effects (positive, negative and neutral) of domestic cattle in eight forest and woody ecosystems in southern South America (Argentina, Chile and Uruguay). Numbers next to the bars represent percentage for positive, negative and neutral effects



Classification of study cases

The MCA yielded 5 factorial axes that together explain 69.9% of the total variance. Study cases excluded from the analyses due to their low frequencies were 13 in total (4 for Chilean matorral, 1 for Paranaense forest, 4 for Conservation of landscape features, 2 for Maintenance of abiotic conditions and 2 for Prevention of plant invasions). Cluster analysis separated study cases into five major groups (Fig. 3). The first group comprised seven cases dealing with Espinal ecosystem (test value (test v.) = 7.23; $P < 0.001$). The second group contained 101 cases characterized by negative cattle effects (test v. = 11.15; $P < 0.001$) related with Conservation of vegetation structure, composition and dynamics (test v. = 2.70; $P = 0.001$), predominantly located in Patagonian Forest (test v. = 3.61; $P < 0.001$) and Chaco (test v. = 3.75; $P < 0.001$). The third group comprised 15 cases mostly characterized by neutral cattle effects (test v. = 10.39; $P < 0.001$) related with Conservation of fauna diversity (test v. = 2.41; $P = 0.01$), mainly located in Uruguayan Savanna (test v. = 4.30; $P < 0.001$). The fourth group contain 15 cases related with Reduction of fire frequency (test v. = 5.93; $P < 0.001$) at Yungas forests (test v. = 6.91; $P < 0.001$). The fifth group was represented by 41 cases mostly having positive effects (test v. = 9.12; $P < 0.001$), mainly located in Monte ecosystem (test v. = 7.87; $P < 0.001$).

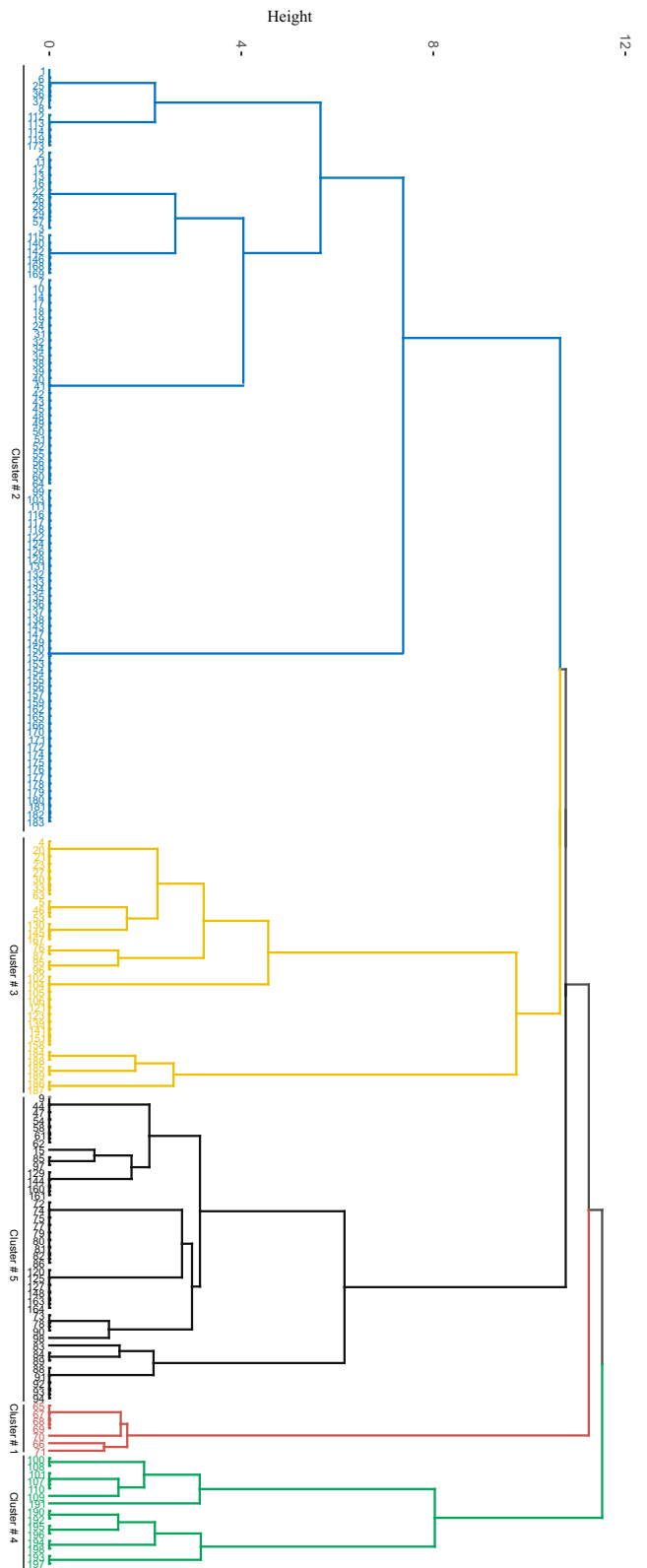
Discussion

Our results suggest that grazing effects by domestic cattle in southern South America forests are not homogeneous, but depend on forest ecosystems and forest attributes. However, there is a clear tendency that cattle mainly have negative effects for nature conservation and sustainability forest management for most ecoregions and ecological variables considered. Research efforts on cattle effects are concentrated in two (Patagonian forests and Chaco) out of eight forest and woody ecoregions of southern South America.

Cattle effects across ecoregions and studies cases

As the effect of grazing is determined, among other factors, by plant productivity (Hester et al. 2000), there is an increasing body of evidence supporting the notion that low productivity (arid) sites will be more sensitive to grazing (Proulx and Mazumder 1998; Cingolani et al. 2005); however, herbivory may also be influential in more productive systems (Milchunas and Lauenroth 1993). This is controversial, but can describe the pattern we found in Chaco (arid ecosystem) and Patagonian forest (humid) is where most negative effects were reported. Positive effects were associated with Monte, and neutral effects with Uruguayan savanna (Table 1). Two forest ecosystems (Espinal and Yungas) were not associated with any particular effect. It would be important to obtain information on forest productivity (e.g., from rainforests to savannas) to be able to compare plant responses to herbivory across a range of plant productivity of forest ecosystems. We strongly recommend increasing the number of studies on the

Fig. 3 Dendrogram resulting from a cluster analysis considering cattle effects, ecological variables and forest ecosystems. Numbers indicate study case (for details see Table S1)



forest–livestock interaction in these sites of contrasting productivity.

The two other forest ecosystems present in southern South America (Chilean matorral and Paranaense rainforest) report all the effect types (positive, negative and neutral), but as they resulted with very few publications, it is not possible to conclude exhaustively about them.

Cattle effects on main ecological response variables

Conservation of vegetation composition, structure and dynamics

Regarding vegetation attribute responses to cattle grazing, such as seedling and sapling recruitment, abundance and growth, they generally appeared as negatively affected by cattle grazing (e.g., Teich et al. 2005; Blackhall et al. 2008; Aschero and Garcia 2012; Zamorano-Elgueta et al. 2014). Similar effects were reported for several areas in North America (Belsky and Blumenthal 1997; Jones 2000; Kaufmann et al. 2014; Leopold and Hess 2017), and other places of Central and South America (Griscom et al. 2009; Marquardt et al. 2009). However, Vieira et al. (2006) in Brazil, no effects from cattle grazing were detected on seedling survival. In Buthan, the removal of herbaceous biomass by grazing enhanced regeneration of conifer species and reduced damage done by small rodents (Roder et al. 2002). Grazing, however, diminished number and density of broadleaved species (Roder et al. 2002). Conversely, positive cattle effects were reported favoring germination, seed dispersal, and flower and fruit production (Fuentes et al. 1989; Venier et al. 2012; de Paz and Raffaele 2013). Similar positive results were found in others forest and woody ecoregions worldwide, such as temperate broadleaf forests in Denmark (Bruun and Fritzboøger 2002), temperate mixed conifer forests in Bhutan Himalayas (Darabant et al. 2007) and African savannas (Goheen et al. 2010).

Conservation of faunal diversity

Conservation of faunal diversity, the second forest response variable most studied in the region, report mostly neutral effects. Cattle effects on fauna depended on the group (e.g., mammals, birds,

arthropods) under study. Cattle have been reported as having neutral or positive effects on faunal abundance or diversity, with a shift on species composition towards more generalist species (Gill and Fuller 2007; Foster et al. 2014). We found that livestock changed vegetation structure and cover in ways that negatively affected small mammals, while ungulates were affected more by interference competition and changes in fodder quantity and quality. In Peru, cattle density positively affected raptor species richness that searched for food in open habitats, while presence of range restricted species that hunted from perches (Piana and Marsden 2014). Some of the articles reported that cattle presence did not have an effect on nest predation (De Santo et al. 2002; Mezquida et al. 2004).

Native species reduce habitat use when livestock are present (Côté et al. 2004), in particular we find this effect in relation to other herbivores. We found that cattle restrained habitat use as shown by native herbivores in Patagonian forest and Espinal (Frid 2001; Meier and Merino 2007; Vila et al. 2008; Soler Esteban et al. 2012). However, several native grazing species in Africa show positive responses to cattle presence, suggesting possible facilitation toward positive habitat use (Schielz and Rubenstein 2016). We did not find any work describing facilitation like interaction between cattle and other mammals.

Invertebrates also showed mostly negative responses to grazing (Foster et al. 2014). However, it seems that ground beetles' diversity and abundance is favored by cattle presence (Sasal et al. 2017), without any consequence seen from the disturbances' history.

Conservation of soil features

Soil properties and functions were scarcely studied in southern South America and response patterns were variable (positive and negative effects). Stoking density is variable among ecosystems, thus this influences the effects. Light and moderate grazing have effects that are much less significant. Livestock is considered as important direct and indirect regulators of nutrient cycling; however, idiosyncratic results have been found in forests and other vegetation types (Binkley et al. 2003; Meglioli et al. 2013). Livestock enhance local soil nutrient availability when they gather food over a wide area and concentrate it in small spots in dung, urine and carcasses (Pastor et al.

2006). In riparian zones, grazing decreases resistance to erosion by reducing vegetation and exposing more vulnerable substrates.

Reduction of fire frequency and probability

Surprisingly, few publications in southern South America focused on the relationship between fire and cattle grazing. The relevant role played by large herbivores as regulators of spatial and temporal fire dynamics in forests, grasslands and savannas has been widely recognized (Hobbs 1996). Basically, cattle browsing alters fuel quality and quantity. We found that cattle can modify fire regime, through selective browsing, increasing flammability of forest–shrubland systems (Blackhall et al. 2015b), mainly in Patagonian forests. For other ecosystems it was slightly reported. In USA, large herbivores have an important role in maintaining fire regime and its plant diversity associated in seasonally arid forest environment (Pekin et al. 2015). In north Australia, due to cattle impacts of fire regimes, savannas are being transformed into forests (Sharp and Whittaker 2003; Tasker and Bradstock 2006; Lehmann et al. 2014). We found that half of the studies analyzed reported negative effects. Further investigations are needed, considering native forests and the relation with other disturbances, such as fire, with different cattle abundances.

Prevention of plant invasions

There is contradictory evidence whether cattle grazing can hinder or promote invasion of introduced flora (Vavra et al. 2007). For our study region, evidence available on plant invasion–cattle relationship is scarce and limited to few ecosystems (Chaco, Chilean Matorral and Patagonian Forest). In Chaco, cattle apparently contributed to control tree invasion through browsing, relatively more intensively on exotic than on native trees (Capó et al. 2016), while in Patagonia overgrazing seemed to promote introduced plant species (Vidal et al. 2011). Other mechanism that was globally identified to contribute to plant invasion is seed dispersal by animal feces (Gill and Beardall 2001). In the only publication that we found reviewing this topic, apparently cattle and goat disperse (by consumption) relatively more *Acacia caven* than *Prosopis chilensis*, leading to a forest composition transformation (Fuentes et al. 1989). More studies are

needed to elucidate the net effect of cattle as dispersers of native and introduced plants, especially because silvopastoral systems are encouraging as a forest management practice in the region (Peri et al. 2016).

Maintenance of abiotic conditions

Changes in air abiotic conditions due to cattle browsing were practically not reported according to our literature review. The only publication we identified on this topic showed no effect on air humidity and decrease in the air temperature due to cattle presence (Blackhall et al. 2015a). We did not find any literature on this issue. This is important due to the association of high temperatures and low humidity directly influences the conditions of the fuels present in an environment and therefore fire probability (ignition and propagation) (Blackhall et al. 2012, 2015a).

Conservation of landscape features

Changes in landscape structure due to cattle browsing were scarcely reported. Agricultural boundary is moving forward from productive areas to inferior ones pushing livestock to more unfavorable zones, like forests. Traditional models of vegetation transition in forested ecosystems have ignored the influences of ungulate herbivory, while research on effects of herbivory have typically excluded other disturbances (Wisdom et al. 2006). We contend that useful landscape research on herbivory must examine the interactions of ungulate grazing with other disturbance regimes at spatial extents of interest to forest and rangeland managers and under varying ungulate densities and species.

Conclusion

Most publications do not report data on cattle abundance or density, but rather, when reported, it is inferred from indirect indexes such as feces and trail counts, estimation of degree of browsing or interviews with cattle owners. Future research should include quantification of cattle stocking (i.e., rate and feeding behavior) associated with the effects found, to establish damage thresholds below which it is possible to maintain the values of forest conservation desired and

make sure it is compatible with the productive levels of livestock. Different cattle effects found in this study on ecosystems and response variables can be partially explained by differences in grazing history and browsing pressures across different ecosystems. Despite the wide distribution of domestic cattle in southern South America as well as its relevance as economical resource and cultural value, publications resulting from our literature search of cattle impacts on forests of southern South America are largely restricted to few forest ecosystems and ecological variables. Although this may limit the generalizations we can make on cattle grazing effects in this region, clear patterns emerge from the information gathered and analyzed here. We strongly recommend additional studies at wide regional scales establishing common standard experimental methods and metrics, controlled by cattle density. These will allow to substantially improve our understanding on the interactions among domestic cattle and different biotic and abiotic components of forests ecosystems, and to guide synergies between sustainable management and forest conservation.

Acknowledgments We thank two anonymous reviewers for their comments that significantly improved the manuscript. Dr. C. Tellaeche helped with the map and Dr. S. R. Moyano assisted with the cluster analysis figure. This study was supported by a doctoral fellowship from Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas de Argentina (CONICET) to F.M.; a research grant from the Unit for Rural Change, Ministry of Agroindustry (UCAR-PIA 14037-2015) to L.R.M. and F.M.; and a Rufford Small Grant from the Rufford Foundation to F.M.

References

- Adams SN (1975) Sheep and cattle grazing in forest: a review. *J Appl Ecol* 12:143–152
- Aschero V, Garcia D (2012) The fencing paradigm in woodland conservation: consequences for recruitment of a semi-arid tree. *Appl Veg Sci* 15:307–317. <https://doi.org/10.1111/j.1654-109X.2011.01180.x>
- Asner GP, Elmore AJ, Olander LP, Martin RE, Harris AT (2004) Grazing systems, ecosystem responses, and global change. *Annu Rev Environ Resour* 29:261–299. <https://doi.org/10.1146/annurev.energy.29.062403.102142>
- Augustine DJ, Frelich LE, Jordan PA, Applications SE, Nov N (1998) Evidence for two alternate stable states in an ungulate grazing system. *Ecol Appl* 8:1260–1269
- Ballari SA, Kuebbing SE, Nuñez MA (2016) Potential problems of removing one invasive species at a time: a meta-analysis of the interactions between invasive vertebrates and unexpected effects of removal programs. *PeerJ* 4:e2029
- Belsky AJ, Blumenthal DM (1997) Effects of livestock grazing on stand dynamics and soils in upland forests of the interior west. *Conserv Biol* 11:315–327. <https://doi.org/10.1046/j.1523-1739.1997.95405.x>
- Binkley D, Senock R, Bird S, Cole TG (2003) Twenty years of stand development in pure and mixed stands of *Eucalyptus saligna* and nitrogen-fixing *Falcataria moluccana*. For Ecol Manag 182:93–102. [https://doi.org/10.1016/S0378-1127\(03\)00028-8](https://doi.org/10.1016/S0378-1127(03)00028-8)
- Blackhall M, Raffaele E, Veblen TT (2008) Cattle affect early post-fire regeneration in a *Nothofagus dombeyi*-*Austrocedrus chilensis* mixed forest in northern Patagonia, Argentina. *Biol Conserv* 141:2251–2261. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2008.06.016>
- Blackhall M, Raffaele E, Veblen TT (2012) Is foliar flammability of woody species related to time since fire and herbivory in northwest Patagonia, Argentina? *J Veg Sci* 23:931–941. <https://doi.org/10.1111/j.1654-1103.2012.01405.x>
- Blackhall M, Raffaele E, Veblen TT (2015a) Efectos combinados del fuego y el ganado en matorrales y bosques del noroeste patagónico. *Ecol Austral* 25:1–10
- Blackhall M, Veblen TT, Raffaele E (2015b) Recent fire and cattle herbivory enhance plant-level fuel flammability in shrublands. *J Veg Sci* 26:123–133. <https://doi.org/10.1111/jvs.12216>
- Bruun HH, Fritzboøger B (2002) The past impact of livestock husbandry on dispersal of plant seeds in the landscape of Denmark. *AMBIO* 31:425–431. <https://doi.org/10.1579/0044-7447-31.5.425>
- Capó EA, Aguilar R, Renison D (2016) Livestock reduces juvenile tree growth of alien invasive species with a minimal effect on natives: a field experiment using exclosures. *Biol Invasions* 18:2943–2950. <https://doi.org/10.1007/s10530-016-1185-3>
- Cingolani AM, Posse G, Collantes MB (2005) Plant functional traits, herbivore selectivity and response to sheep grazing in Patagonian steppe grasslands. *J Appl Ecol* 42:50–59. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2004.00978.x>
- Cingolani AM, Noy-Meir I, Renison DD, Cabido M (2008) La ganadería extensiva: ¿es compatible con la conservación de la biodiversidad y de los suelos? *Ecol Austral* 18:253–271
- Côté SD, Rooney TP, Tremblay J-P, Dussault C, Waller DM (2004) Ecological impacts of deer overabundance. *Annu Rev Ecol Evol Syst* 35:113–147. <https://doi.org/10.2307/30034112>
- Darabant A, Rai PB, Tenzin K, Roder W, Gratzer G (2007) Cattle grazing facilitates tree regeneration in a conifer forest with palatable bamboo understory. For Ecol Manag 252:73–83. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2007.06.018>
- de Paz M, Raffaele E (2013) Cattle change plant reproductive phenology, promoting community changes in a post-fire *Nothofagus* forest in northern Patagonia, Argentina. *J Plant Ecol* 6:459–467. <https://doi.org/10.1093/jpe/rtt004>
- De Santo TL, Willson MF, Sieving KE, Armesto JJ (2002) Nesting biology of *Tapaculos* (Rhinocryptidae) in fragmented south-temperate rainforests of Chile. *Condor* 104:482–495
- Díaz S, Lavorel S, McIntyre S, Falczuk V, Casanoves F, Milchunas DG, Skarpe C, Rusch G, Sternberg M, Noy-Meir I, Landsberg J, Zhang W, Clark H, Campbell BD

- (2006) Plant trait responses to grazing—a global synthesis. *Glob Chang Biol* 12:1–29. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2006.01288.x>
- Echávarri V, López I, Amunátegui R (2014) Boletín de carne bovina: tendencias de producción, precios y comercio exterior
- Eldridge DJ, Poore AGB, Ruiz-Colmenero M, Letnic M, Soliveres S (2016) Ecosystem structure, function, and composition in rangelands are negatively affected by livestock grazing. *Ecol Appl* 26:1273–1283. <https://doi.org/10.1890/15-1234>
- Fensham RJ, Silcock JL, Firn J (2014) Managed livestock grazing is compatible with the maintenance of plant diversity in semidesert grasslands. *Ecol Appl* 24:503–517. <https://doi.org/10.1890/13-0492.1>
- Foster CN, Barton PS, Lindenmayer DB (2014) Effects of large native herbivores on other animals. *J Appl Ecol* 51:929–938. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.12268>
- Frid A (2001) Habitat use by endangered huemul (*Hippocamelus bisulcus*): cattle, snow, and the problem of multiple causes. *Biol Conserv* 100:261–267. [https://doi.org/10.1016/S0006-3207\(01\)00064-7](https://doi.org/10.1016/S0006-3207(01)00064-7)
- Fuentes ER, Avilés R, Segura A (1989) Landscape change under indirect effects of human use: the Savanna of Central Chile. *Landsc Ecol* 2:73–80. <https://doi.org/10.1007/BF00137151>
- Gill RMA, Beardall V (2001) The impact of deer on woodlands: the effects of browsing and seed dispersal on vegetation structure and composition. *Forestry* 74:209–218. <https://doi.org/10.1093/forestry/74.3.209>
- Gill RMA, Fuller RJ (2007) The effects of deer browsing on woodland structure and songbirds in lowland Britain. *Ibis* (Lond 1859) 149:119–127. <https://doi.org/10.1111/j.1474-919x.2007.00731.x>
- Goheen JR, Palmer TM, Keesing F, Riginos C, Young TP (2010) Large herbivores facilitate savanna tree establishment via diverse and indirect pathways. *J Anim Ecol* 79:372–382. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2656.2009.01644.x>
- Griscom HP, Griscom BW, Ashton MS (2009) Forest regeneration from pasture in the dry tropics of Panama: effects of cattle, exotic grass, and forested riparia. *Restor Ecol* 17:117–126. <https://doi.org/10.1111/j.1526-100X.2007.00342.x>
- Guevara JC, Grünwaldt EG, Estevez OR, Bisigato AJ, Blanco LJ, Biurrun FN, Ferrando CA, Chirino CC, Morici E, Fernández B, Allegretti LI, Passera CB (2009) Range and livestock production in the Monte Desert, Argentina. *J Arid Environ* 73:228–237. <https://doi.org/10.1016/j.jaridenv.2008.02.001>
- Gurevitch J, Padilla DK (2004) Are invasive species a major cause of extinctions? *Trends Ecol Evol* 19:470–474. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2004.07.005>
- Hester AJ, Mitchell FJG, Kirby KJ (1996) Effects of season and intensity of sheep grazing on tree regeneration in a British upland woodland. *For Ecol Manag* 88:99–106. [https://doi.org/10.1016/S0378-1127\(96\)03815-7](https://doi.org/10.1016/S0378-1127(96)03815-7)
- Hester AJ, Edenius L, Buttenschon RM, Kuiters AT (2000) Interactions between forests and herbivores: the role of controlled grazing experiments. *Forestry* 73:381–391. <https://doi.org/10.1093/forestry/73.4.381>
- Hester AJ, Bergman M, Iason GR, Moen J (2006) Impacts of large herbivores on plant community structure and dynamics. In: Danell K, Bergström R, Duncan P, Pastor J (eds) Large herbivore ecology, ecosystem dynamic and conservation. Cambridge University Press, Cambridge, pp 97–141
- Hobbs NT (1996) Modification of ecosystems by ungulates. *J Wildl Manage* 695–713
- Hobbs NT (2006) Large herbivores as sources of disturbance in ecosystems. In: Danell K, Bergström R, Duncan P, Pastor J (eds) Large herbivore ecology, ecosystem dynamics and conservation. Cambridge University Press, Cambridge, pp 261–288
- Hobbs R, Huenneke L (1992) Disturbance, diversity, and invasion: implications for conservation. *Conserv Biol* 6:324–337
- Huntly N (1991) Herbivores and the dynamics of communities and ecosystems. *Annu Rev Ecol Syst* 22:477–503
- Jones A (2000) Effects of cattle grazing on North American arid ecosystems: a quantitative review. *West North Am Nat* 60:155–164
- Kaufmann J, Bork EW, Alexander MJ, Blenis PV (2014) Effects of open-range cattle grazing on deciduous tree regeneration, damage, and mortality following patch logging. *Can J For Res* 44:777–783. <https://doi.org/10.1139/cjfr-2014-0131>
- Kimuyu DM, Sensenig RL, Corinna R, Veblen KE, Young TP (2014) Native and domestic browsers and grazers reduce fuels, fire temperatures, and acacia ant mortality in an African savanna. *Ecol Appl* 24:741–749. <https://doi.org/10.1890/13-1135.1>
- Lê S, Josse J, Husson F (2008) FactoMineR: an r package for multivariate analysis. *J Stat Software* 25(1):1–8
- Lehmann CER, Anderson TM, Sankaran M, Higgins SI, Archibald S, Hoffmann WA, Hanan NP, Williams RJ, Fensham RJ, Felfili J, Hutley LB, Ratnam J, San Jose J, Montes R, Franklin D, Russell-Smith J, Ryan CM, Durigan G, Hiernaux P, Haidar R, Bowman DMJS, Bond WJ (2014) Savanna vegetation–fire–climate relationships differ among continents. *Science* 343(80):548–552
- Leopold CR, Hess SC (2017) Conversion of native terrestrial ecosystems in Hawai'i to novel grazing systems: a review. *Biol Invasions* 19:161–177. <https://doi.org/10.1007/s10530-016-1270-7>
- Lortie CJ (2014) Formalized synthesis opportunities for ecology: systematic reviews and meta-analyses. *Oikos* 123:897–902. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0706.2013.00970.x>
- Maechler M, Rousseeuw P, Struyf A, Hornik M, Kurt H (2018) Cluster: cluster analysis basics and extensions
- Malizia A, Easdale TA, Grau HR (2013) Rapid structural and compositional change in an old-growth subtropical forest: using plant traits to identify probable drivers. *PLoS ONE* 8:e73546. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0073546>
- Marquardt S, Marquez A, Bouillot H, Beck SG, Mayer AC, Kreuzer M, Alzérrecas AH (2009) Intensity of browsing on trees and shrubs under experimental variation of cattle stocking densities in southern Bolivia. *For Ecol Manag* 258:1422–1428
- Meglioli PA, Aranibar JN, Villagra PE, Alvarez JA, Jobbagy EG (2013) Livestock stations as foci of groundwater recharge

- and nitrate leaching in a sandy desert of the Central Monte, Argentina. *Ecology* 7:600–611. <https://doi.org/10.1002/eco.1381>
- Meier D, Merino ML (2007) Distribution and habitat features of southern pudu (*Pudu puda* Molina, 1782) in Argentina. *Mamm Biol* 72:204–212. <https://doi.org/10.1016/j.mambio.2006.08.007>
- Merino ML, Carpinetti BN, Abba AM (2009) Invasive mammals in the national parks system of Argentina. *Nat AREAS J* 29:42–49
- Mezquida ET, Quse L, Marone L (2004) Artificial nest predation in natural and perturbed habitats of the central Monte Desert, Argentina. *J Field Ornithol* 75:364–371
- Milchunas DG, Lauenroth WK (1993) Quantitative effects of grazing on vegetation and soils over a global range of environments. *Ecol Monogr* 63:327. <https://doi.org/10.2307/2937150>
- Novillo A, Ojeda RA (2008) The exotic mammals of Argentina. *Biol Invasions* 10:1333–1344. <https://doi.org/10.1007/s10530-007-9208-8>
- Pastor J, Cohen Y, Hobbs NT (2006) The roles of large herbivores in ecosystem nutrient cycles. In: Pastor J, Danell K, Duncan P, Bergström R (eds) *Large herbivore ecology, ecosystem dynamics and conservation*. Cambridge University Press, Cambridge, pp 289–325
- Pekin BK, Endress BA, Wisdom MJ, Naylor BJ, Parks CG (2015) Impact of ungulate exclusion on understory succession in relation to forest management in the Intermountain Western United States. *Appl Veg Sci* 18:252–260. <https://doi.org/10.1111/avsc.12145>
- Peri PL, Bahamonde HA, Lencinas MV, Soler R, Martínez G (2016) A review of silvopastoral systems in native forests of *Nothofagus antarctica* in southern Patagonia, Argentina. *Agrofor Syst* 90:933–960. <https://doi.org/10.1007/s10457-016-9890-6>
- Piana RP, Marsden SJ (2014) Impacts of cattle grazing on forest structure and raptor distribution within a neotropical protected area. *Biodivers Conserv* 23:559–572. <https://doi.org/10.1007/s10531-013-0616-z>
- PNUMA, CLAES (2008) *Geo mercosur*. Montevideo, Uruguay
- Price LW (1986) *Mountains and man: a study of process and environment*. University of California Press, Berkeley
- Proulx M, Mazumder A (1998) Reversal of grazing impact on plant species richness in nutrient-poor vs. nutrient-rich ecosystems. *Ecology* 79:2581–2592
- Pullin AS, Gavin SB (2006) Guidelines for systematic review in conservation and environmental management. *Conserv Biol* 20:1647–1656. <https://doi.org/10.1111/j.1523-1739.2006.00485.x>
- R Core Team (2018) *R: a language and environment for statistical computing*
- Relva MA, Veblen TT (1998) Impacts of introduced large herbivores on *Austrocedrus chilensis* forests in northern Patagonia, Argentina. *For Ecol Manag* 108:27–40. [https://doi.org/10.1016/S0378-1127\(97\)00313-7](https://doi.org/10.1016/S0378-1127(97)00313-7)
- Roder W, Gratzler G, Wangdi K (2002) Cattle grazing in the conifer forests of Bhutan. *Mt Res Dev* 22:368–374
- Sasal Y, Farji-Brener A, Raffaele E (2017) Fire modulates the effects of introduced ungulates on plant-insect interactions in a Patagonian temperate forest. *Biol Invasions* 19:2459–2475. <https://doi.org/10.1007/s10530-017-1455-8>
- Schieltz JM, Rubenstein DI (2016) Evidence based review: positive versus negative effects of livestock grazing on wildlife. What do we really know? *Environ Res Lett* 11:1–18. <https://doi.org/10.1088/1748-9326/11/1/113003>
- Sharp BR, Whittaker RJ (2003) The irreversible cattle-driven transformation of a seasonally flooded Australian savanna. *J Biogeogr* 30:783–802. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2699.2003.00840.x>
- Simard M, Pinto N, Fisher JB, Baccini A (2011) Mapping forest canopy height globally with spaceborne lidar. *J Geophys Res Biogeosciences*. <https://doi.org/10.1029/2011JG001708>
- Soler Esteban R, Martínez Pastur G, Vanessa Lencinas M, Borrelli L (2012) Differential forage use between large native and domestic herbivores in Southern Patagonian *Nothofagus* forests. *Agrofor Syst* 85:397–409. <https://doi.org/10.1007/s10457-011-9430-3>
- Steinfeld H, Gerber P, Wassenaar T, Castel V, Rosales M, de Hann C (2006) *Livestock's long shadow—environmental issues and options*. Food and Agriculture Organization, Rome
- Tasker EM, Bradstock RA (2006) Influence of cattle grazing practices on forest understorey structure in north-eastern New South Wales. *Austral Ecol* 31:490–502. <https://doi.org/10.1111/j.1442-9993.2006.01597.x>
- Teich I, Cingolani AM, Renison D, Hensen I, Giorgis MA (2005) Do domestic herbivores retard *Polylepis australis* Bitt. woodland recovery in the mountains of Cordoba, Argentina? *For Ecol Manag* 219:229–241. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2005.08.048>
- Vavra M, Parks CG, Wisdom MJ (2007) Biodiversity, exotic plant species, and herbivory: the good, the bad, and the ungulate. *For Ecol Manag* 246:66–72. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2007.03.051>
- Venier P, Carrizo Garcia C, Cabido M, Funes G (2012) Survival and germination of three hard-seeded *Acacia* species after simulated cattle ingestion: the importance of the seed coat structure. *South Afr J Bot* 79:19–24. <https://doi.org/10.1016/j.sajb.2011.11.005>
- Vidal OJ, Bannister JR, Sandoval V, Perez Y, Ramirez C (2011) Woodland communities in the Chilean cold-temperate zone (Baker and Pascua basins): floristic composition and morpho-ecological transition. *Gayana Bot* 68:141–154
- Vieira DLM, Scariot A, Holl KD (2006) Effects of habitat, cattle grazing and selective logging on seedling survival and growth forest of central Brazil. *Biotropica* 39:269–274. <https://doi.org/10.1111/j.1744-7429.2006.00246.x>
- Vila AR, Beade MS, Lamuniere DB (2008) Home range and habitat selection of pampas deer. *J Zool* 276:95–102. <https://doi.org/10.1111/j.1469-7998.2008.00468.x>
- Wardle DA, Bardgett RD (2004) Human-induced changes in large herbivorous mammal density: the consequences for decomposers. *Front Ecol Environ* 2:145–153
- Wisdom MJ, Vavra M, Boyd JM, Hemstrom MA, Ager AA, Johnson BK (2006) Understanding ungulate herbivory-episodic disturbance effects on vegetation dynamics: knowledge gaps and management needs. *Wildl Soc Bull* 34:283–292

Young HS, Mccauley DJ, Helgen KM, Goheen JR, Otárola-Castillo E, Palmer TM, Pringle RM, Young TP, Dirzo R (2013) Effects of mammalian herbivore declines on plant communities: observations and experiments in an African savanna. *J Ecol* 101:1030–1041. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.12096>

Zamorano-Elgueta C, Cayuela L, Rey-Benayas JM, Donoso PJ, Geneletti D, Hobbs RJ (2014) The differential influences of human-induced disturbances on tree regeneration community: a landscape approach. *Ecosphere* 5:art90. <https://doi.org/10.1890/es14-00003.1>