



UNIVERSIDAD
NACIONAL
DE LA PLATA

TESIS DOCTORAL EN CIENCIAS AGRARIAS Y FORESTALES

Asociación espacial de *Nothofagus antarctica* y *Berberis microphylla*: mecanismos de facilitación sobre la regeneración arbórea en sistemas silvopastoriles

Ing. Agr. Gimena Noemí Bustamante

C A D I C



CONICET

Centro Austral de Investigaciones Científicas (CADIC), CONICET.
Ushuaia, Tierra del Fuego.

Directoras: Dra. Rosina Soler y Dra. Miriam Arena

Asesor académico: Dr. Marcelo D. Barrera

ÍNDICE

AGRADECIMIENTOS.....	4
RESUMEN.....	5
ABSTRACT.....	8
INTRODUCCIÓN GENERAL.....	10
OBJETIVO.....	14
<i>CAPÍTULO I: Distribución del calafate en el centro-norte de la provincia de Tierra del Fuego, Argentina y su rol en la protección de la regeneración de ñire</i>	<i>15</i>
INTRODUCCIÓN.....	15
MATERIALES Y MÉTODOS.....	19
RESULTADOS.....	25
DISCUSIÓN.....	32
CONCLUSIÓN.....	35
<i>CAPÍTULO II: Arbustos de calafate como potencial micrositio para la regeneración de ñire en zonas disturbadas: influencia sobre el micro-clima, el suelo y la disponibilidad de semillas de ñire.....</i>	<i>36</i>
INTRODUCCIÓN.....	36
MATERIALES Y MÉTODOS.....	39
RESULTADOS.....	46
DISCUSIÓN.....	54
CONCLUSIÓN.....	57
<i>CAPÍTULO III: Plántulas de ñire creciendo bajo-fuera de la copa del arbusto del calafate y en ausencia-presencia de la ganadería.....</i>	<i>58</i>
INTRODUCCIÓN.....	58
MATERIALES Y MÉTODOS.....	61
RESULTADOS.....	67

DISCUSIÓN.....	77
CONCLUSIÓN	80
<i>CAPÍTULO IV: Mecanismos de competencia de calafate sobre plántulas de ñire a distinta densidad de plántulas y con distinta concentración de rizomas</i>	<i>81</i>
INTRODUCCIÓN.....	81
MATERIALES Y MÉTODOS.....	84
RESULTADOS	91
DISCUSIÓN.....	102
CONCLUSIÓN	105
<i>CAPÍTULO V: Productividad de los arbustos de calafate en bosques de ñire afectados por fuego y con ganadería.</i>	<i>106</i>
INTRODUCCIÓN.....	106
MATERIALES Y MÉTODOS.....	109
RESULTADOS	113
DISCUSIÓN.....	122
CONCLUSIÓN	125
CONCLUSIONES GENERALES	126
CONSIDERACIONES A FUTURO	128
PUBLICACIONES SUGERIDAS DE ESTA TESIS	160

AGRADECIMIENTOS

Gracias a cada una de las personas que me acompañaron a cumplir este gran objetivo. Gracias Rosina Soler y Miriam Arena, mis directoras, que siempre estuvieron para guiarme en el camino, y superar todas las dificultades, por su asesoramiento académico, junto con el de Marcelo Barrera. Gracias sobre todo, por su calidad humana. Guardo conmigo hermosas experiencias.

Gracia a la Dra. Teresa Morán López, al Dr. Ignacio Barberis, y a la Dra. Claudia Pamela Quinteros por mejorar la calidad de mi tesis. Gracias a la Secretaria de Posgrado, Dra. Fernanda Gaspari. Gracias a la Universidad Nacional de la Plata.

Gracias al Laboratorio Agroforestal y a las personas que alguna vez fueron parte, a Paula Blazina, quién me acompañó muchísimo en los muestreos. Gracias a todos los que comparten presente. Gracias al Centro Austral de Investigaciones Científicas y a CONICET.

Gracias a Mamá y a Papá, a la familia, amigos, colegas, a mi compañero técnico y bailarín. Infinitas Gracias.

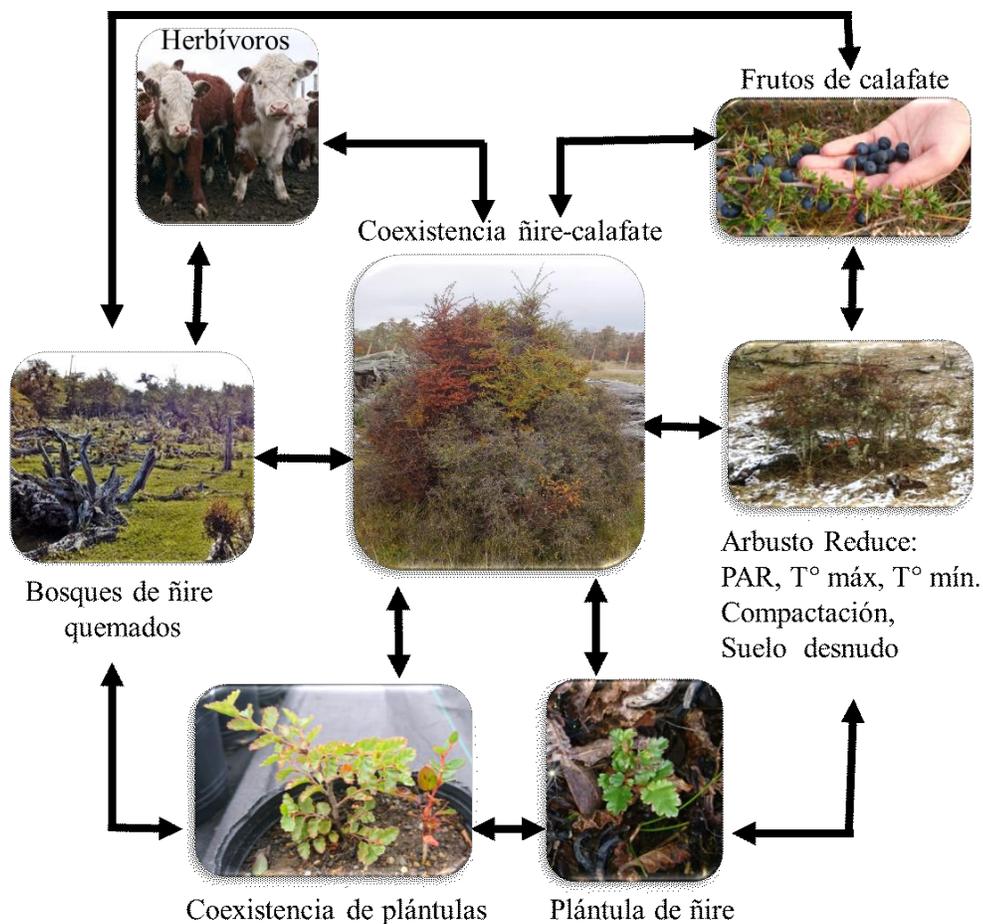
Gimena N.B.

RESUMEN

La interacción entre plantas ocurre naturalmente en el paisaje y puede generar efectos positivos conocidos como “facilitación” o efectos negativos relacionados con la “competencia”. El efecto neto no solo depende de la capacidad competitiva de las especies sino también de factores externos como el estrés biótico (ej. animales) y abiótico (ej. clima), entre otros. En Tierra del Fuego algunos bosques de *Nothofagus antarctica* (ñire) fueron incendiados para aumentar la pastura para el ganado. Como resultado, la regeneración arbórea que logra establecerse es principalmente agámica debido al escaso remanente de árboles productores de semillas y a la constante presión que ejercen los herbívoros. En estos sitios se establecieron arbustos de *Berberis microphylla* (calafate), especie espinosa poco palatable que podría proteger a la regeneración de ñire del estrés ambiental (ej. excesiva radiación fotosintéticamente activa, mayor temperatura del aire) y del estrés producido por los animales (ej. herbivoría, compactación del suelo). El calafate es un berry nativo que ofrece frutos para la fauna local como aves y zorros y además tiene un gran potencial agronómico debido a que produce frutos con una alta capacidad antioxidante. El objetivo de esta tesis fue evaluar la asociación entre *N. antarctica* y *B. microphylla* en bosques disturbados por fuego y ganadería, para determinar si existe una interacción que favorezca la regeneración de la especie arbórea, y al mismo tiempo evaluar la producción de frutos provenientes de la especie arbustiva en el centro de Tierra del Fuego. Para ello, en el Capítulo I se relevó la densidad de calafate en el centro-norte de la provincia de Tierra del Fuego y en zonas afectadas por fuego se evaluó la intensidad y la altura de ramoneo en renovales de ñire (altura > 10 cm) creciendo solos y en asociación con calafates. En el Capítulo II se evaluó la disponibilidad de semillas de ñire bajo la copa del arbusto y se caracterizó climáticamente y edafológicamente el micrositio. En el Capítulo III se evaluó la supervivencia, morfología, potencial hídrico y biomasa de las plántulas de ñire creciendo bajo-fuera la copa del arbusto y en ausencia-presencia de la ganadería, es decir con clausura o sin clausura. En el Capítulo IV se determinó los mecanismos de competencia del calafate sobre plántulas de ñire (a través de la densidad de individuos y de distintas concentraciones de raíces y rizomas de calafate en el sustrato). Por último, en el Capítulo V se evaluó la productividad del calafate a través de sus frutos (cantidad y calidad), en bosques de ñire afectados por fuego y con ganadería. Los resultados demostraron que: (I) La mayor densidad de arbustos de calafates se encontró

en lugares con cobertura forestal menor al 60%, en el borde y en el interior de los bosques de ñire siendo significativamente mayor en aquellos que estaban afectados por fuego. Por otro lado, el daño por ramoneo ocurrió a mayor altura y con menor intensidad en la asociación árbol-arbusto. La altura de ramoneo se correlacionó positivamente con la altura del arbusto. (II) La copa de los arbustos de calafate atenúan las condiciones rigurosas del ambiente generada por la reducción del dosel forestal y el impacto de los herbívoros (menor temperatura máxima del aire y del suelo durante el verano, mayor temperatura del suelo en el invierno, menor radiación fotosintéticamente activa, menor compactación del suelo y menor cobertura de suelo desnudo). El número de semillas de ñire que cayo bajo la copa del arbusto se correlacionó positivamente con la cobertura del dosel arbóreo. (III) El calafate provee una protección mecánica que le permite sobrevivir a las plántulas de ñire que crecen bajo su copa de manera similar a las plántulas que crecen con clausuras y además, evita la forma arbustizada que generan las plántulas de ñire que están totalmente expuestas. La plasticidad fenotípica del ñire en estado de plántula le permite generar cambios en su morfología según el ambiente (ej. aumentar su altura, y área foliar cuando necesitan interceptar más luz). (IV) Se observó que a bajas densidades el ñire y el calafate compiten cuando crecen juntas, pero a mayor densidad las especies logran generar cambios en la morfología y biomasa lo cual les permite coexistir. Se observó cierto efecto de inhibición del crecimiento en sustratos con raíces+rizomas de calafate, pero no quedan claros los mecanismos ni el efecto de las diferentes concentraciones por lo que este aspecto merece más desarrollo. La producción de frutos de calafate se vió reducida en sitios más degradados y se observó una gran variabilidad interanual, sin embargo la calidad de la fruta (ej. peso individual del fruto) mantiene su característica, incluso se observaron frutos más dulces en sitios con menor área basal. Los frutos de calafate proveen el servicio ecosistémico de provisión de fruto como alimento para los animales y además, pueden ser utilizados como un producto forestal no maderero. Se concluye que la interacción árbol-arbusto es de gran relevancia en la dinámica de los bosques de ñire degradados. El calafate protege la regeneración avanzada de los herbívoros, actúa como barrera física protegiendo al ñire en estado de plántula y además su copa atenúa las condiciones edafoclimáticas rigurosas de los sitios degradados. La coexistencia de estas especies es de gran importancia para asegurar la funcionalidad del sistema en términos ecológicos y productivos.

Resumen gráfico



En los bosques quemados de ñire, se establecieron arbustos de calafate los cuales coexisten con la regeneración arbórea brindándoles protección contra los herbívoros. El calafate además, genera bajo su copa condiciones climáticas y edáficas menos estresantes que podrían favorecer a las semillas de ñire que caen bajo su copa. Las plántulas de ñire que crecen bajo la copa tienen una supervivencia similar a cuando crecen con clausura. La coexistencia ñire-cañafate también ocurre en estado de plántula debido a que las especies son capaces de generar cambios morfológicos. El calafate además de proveer beneficios para favorecer la regeneración arbórea, ofrece frutos que proveen de alimento para la fauna. Las estancias ganaderas podrían utilizar la asociación ñire-calafate para recuperar el bosque de ñire quemado e implementar medidas de manejo para maximizar la producción de frutos y conservar los recursos en el tiempo.

ABSTRACT

The interaction between plants occurs naturally on the landscape and can generate positive or negative effects known as “facilitation” and “competition”. The net effect of inter-specific interactions depends not only on the competitive capacity of the species but also on external factors such as biotic (animal) and abiotic (climate) stress. In Tierra del Fuego, some *Nothofagus antarctica* (ñire) forests were burned to increase pasture for cattle. As result, the forest cover was reduced drastically, and the regeneration is mainly agamic due to the scarce remnant of seed-producing trees, and the constant pressure exerted by animals. In these sites, regenerated *Berberis microphylla* (calafate) shrubs, a not palatable thorny species, which could protect ñire regeneration from environmental stress (eg. excessive photosynthetically active radiation, higher air temperature), and stress produced by animals as herbivory and, soil compaction. In addition, calafate is a native berry that provides fruits for local fauna like birds or foxes, and has great agronomic potential due to the antioxidant capacity of its fruits. The objective of this thesis was to evaluate the ñire-calafate association in burned areas with livestock use (degraded) in Tierra del Fuego, to determine if there is a positive association on that favors the regeneration of the tree species and the diversification of products from the silvipastoral systems. To this end, in Chapter I, the density of calafate was estimated in the center-north of the province. In areas affected by fire and cattle grazing, the browsing intensity, and the browsing height were evaluated in ñire regeneration (height > 10 cm) growing alone, and in association with calafates. In Chapter II, the availability of ñire seeds under the canopy of the shrub was evaluated, and the microsite was characterized edaphoclimatically. In Chapter III, the survival, morphology, water potential, and the biomass of ñire seedlings growing under-outside calafate shrub, and in the absence-presence of livestock, that is with or without exclosure, was evaluated. In Chapter IV the competition mechanisms of calafate on ñire seedlings were determined through the density of individuals and different concentrations of roots and rhizomes of calafate in the substrate. Finally, in Chapter V the productivity of calafate was evaluated through its fruits (quantity and quality), in ñire forests affected by fire and with livestock. Results: (I) The highest density of calafate was found in places with forest cover of less than 60 %, on the edge of forests and inside the ñire forest, being significantly higher in forests with fire disturbance. In addition, browsing damage occurred at higher height and with lower intensity when ñire tree were associated

with calafate shrub. In addition, browsing height was positively related to shrub height. (II) The number of seeds under the shrub was positively correlated with the tree canopy cover. Calafate shrub attenuates the harsh environmental conditions generated by the reduction of the forest canopy, and the impact of herbivores (lower maximum air and soil temperatures during summer, higher minimum soil temperatures, less photosynthetically active radiation, less soil compaction, and less bare soil cover). (III) Calafate provides a mechanical protection that allows ñire seedlings to survive in a similar percentage to seedlings that grow with exclosures, and prevents the bushy morphology generated by ñire seedlings that are fully exposed. The phenotypic plasticity of ñire seedlings allow them to generate changes in their morphology according to the environment (eg, increase their height and leaf area when they need to intercept more light). (IV) It was observed that at low densities, ñire and calafate compete, but at higher densities, the species manage to generate changes in morphology and biomass, which allows them to coexist. A certain growth inhibition effect was observed in substrates with calafate roots+rhizomes, but the mechanisms and the effect of the different concentrations are not clear, so this aspect deserves further development. The production of calafate fruits was reduced in more degraded sites, and it showed a great interannual variability. However the quality of the fruit (eg. individual weight of the fruit, number of seeds) was maintained, even fruits were observed sweeter in sites with less basal area. Calafate fruits provide food for the gray fox during the summer, and can be used as a non-timber forest product. It is concluded that the tree-shrub interaction is of great relevance in the dynamics of degraded ñire forests. Calafate protects ñire regeneration from herbivores, act as a physical barrier to protect the ñire in the seedling stage, and attenuates the edaphoclimatic conditions of degraded sites. The coexistence of these species is of great importance to ensure the functionality of the system in ecological and productive terms.

INTRODUCCIÓN GENERAL

La coexistencia de especies vegetales es un fenómeno que sucede naturalmente en la naturaleza y se lo relaciona con efectos de competencia-facilitación (Carpenter et al., 2009; Schulze et al., 2019). Sin embargo, la presencia y abundancia de las especies en un determinado sitio es un proceso multifactorial. Depende de las características ambientales, las relaciones inter e intra-específicas así como de procesos estocásticos como la llegada de semillas. En el caso de las plantas, depende en gran medida del estrés biótico causado por el clima y la edafología (e.g., temperaturas extremas, compactación del suelo, disponibilidad de agua), así como por relaciones tróficas con los animales (ej. daño por herbívoros) (Kim y Ohr, 2020). Determinar cómo se relacionan estos procesos permite entender el funcionamiento del ecosistema y generar medidas de manejo para que sus componentes permanezcan en el tiempo (Newton, 2007; Cuevas-Reyes, 2010; Vásquez-Grandón et al., 2018; Raffaele et al., 2014; Gowda, 2020).

El efecto neto entre la facilitación y la competencia depende de si las condiciones ambientales son favorables o estresantes. La hipótesis del gradiente de estrés propone que un incremento en el estrés provoca un aumento en la facilitación respecto a la competencia (Bertness y Callaway, 1994). Entonces es de esperar que la facilitación sea más importante cuando las plantas crecen en ambientes severos (Bertness y Callaway, 1994; Callaway, 2007; Brooker, 2006; Soliveres y Maestre, 2014), como por ejemplo ambientes con gran radiación solar, déficit hídrico, con presión de herbívoros, etc. Por otro lado, la facilitación también es conocida como el síndrome de la planta nodriza (Ren et al., 2008), ya que algunas especies pueden ofrecer micro hábitats bajo su dosel, y facilitar el crecimiento y el desarrollo de otras especies de plantas que crecen en su cercanía.

Los arbustos son altamente reconocidos como plantas facilitadoras ya que pueden minimizar los impactos negativos de la radiación solar excesiva, la compactación del suelo, la temperatura del aire y el viento; también puede aumentar la disponibilidad de nutrientes del suelo, el espesor de la hojarasca, la cantidad de materia orgánica, entre otros beneficios (Veblen et al., 2004; Heinemann y Kitzberger, 2006; Oliet y Jacobs, 2007; Callaway, 2007; Cortina et al., 2011; Mosquera-Losada et al., 2015; Valenzuela et al., 2016; Al-Namazi et al., 2020; Arroyo et al., 2021; Parajuli et al., 2021). Incluso existen antecedentes de que la

densidad de semillas bajo arbustos es mayor que en áreas abiertas (Marone et al., 2004). En consecuencia, el establecimiento de matorrales en zonas que antiguamente estaban ocupadas por formaciones arbóreas puede alterar los procesos del ecosistema formando islas de fertilidad (Zavaleta y Kettlely, 2006; Eldridge et al., 2011). Las islas de fertilidad se forman cuando las semillas, detritos y nutrientes transportados por el viento y el agua, se acumulan debajo de los arbustos, aumentando los recursos y la capacidad de infiltración del suelo (Bhark y Small, 2003).

Los arbustos también pueden proteger a las plántulas de especies leñosas de lento crecimiento del impacto de los herbívoros. La teoría del refugio asociativo sugiere que las plantas vecinas poco palatables, especialmente aquellas que poseen estructuras físicas como las espinas (Hanley et al., 2007) pueden favorecer la supervivencia y el crecimiento de las plántulas al protegerlas del consumo y el pisoteo de los herbívoros (Pugnaire et al., 1996; Gómez- Callaway et al., 2000; Rebollo et al., 2002; Castro et al., 2002; Pugnaire et al., 2004; Aparicio et al., 2004; Padilla y Pugnaire, 2006). No obstante, encontrarse cerca de otra planta puede generar otros inconvenientes como la competencia por los recursos (Gause, 1934). Para compensar el costo de la proximidad y obtener un beneficio neto de la facilitación las plantas pueden generar cambios en su morfología lo que se conoce como plasticidad fenotípica (Wang et al., 2021a). La plasticidad fenotípica es la capacidad de los individuos de generar cambios en su morfología ante distintos ambientes, como por ejemplo aumentar su altura y área foliar en condiciones limitantes de luz (Bebre et al., 2020).

En el centro de Tierra del Fuego se encuentra una zona de transición entre el bosque y la estepa denominada Ecotono (Camacho et al., 2010). Allí crecen los bosques monoespecíficos de *Nothofagus antarctica* (Foster) Oerst (ñire) ocupando una gran diversidad de ambientes con distinta morfología (Santos Biloni, 1990 Peri y Collado, 2009). El ñire se puede propagar por semilla y por reproducción vegetativa (raíz, tocón y acodo) (Veblen et al., 1996; Steinke et al., 2008), lo cual representa una ventaja reproductiva frente a otros *Nothofagus* (Soler, 2012). La superficie ocupada por bosques de ñire en Tierra del Fuego es de 181.370 ha (Collado, 2001), de los cuales aproximadamente el 70% son destinados al uso silvopastoril (Ormaechea, 2012). Los sistemas silvopastoriles combinan en una misma unidad de superficie árboles, pasturas y ganadería (Peri y Collado, 2009). La

madera del ñire se utiliza para producir cercas y como leña para los establecimientos ganaderos locales. Sus hojas son cada vez más utilizadas para producir licores, infusiones y cosméticos debido al contenido de aceites esenciales que le otorgan un aroma característico (González et al., 2016; Salinas y Uribe, 2021).

Algunas áreas de bosque de ñire fueron quemadas intencionalmente entre las décadas del '30 y '50 para maximizar la producción ganadera (Fajardo y Gundale, 2015). En estos sitios además se implantaron especies forrajeras para aumentar la biomasa de alimento para el ganado (Peri et al., 2013). Desde entonces y en la actualidad el manejo ganadero se practica de forma extensiva y continuamente en grandes potreros (~ 500 ha) sin un manejo adaptativo. El manejo adaptativo consiste en un diseño estratégico basado en el conocimiento científico y que tiene como objetivo principal la conservación y el uso sostenible de los recursos a través de la toma de decisiones y posterior monitoreo (Williams et al., 2009). La falta de este manejo como, por ejemplo, determinar el stock de animales en los potreros según la variabilidad anual del forraje, acentúa el daño en la regeneración de los árboles (Ormaechea, 2012; Echevarría et al., 2014). En consecuencia, más de 6000 hectáreas de bosques nativos se encuentran actualmente en estado de degradación con baja cobertura de copa y con escasa regeneración lo que constituye un peligro para la continuidad del bosque (Peri y Collado, 2009; Peri et al., 2016a, Vásquez-Grandón et al., 2018).

En estos sitios disturbados se establecieron naturalmente arbustos de *Berberis microphylla* G. Forst (calafate), arbusto erecto, siempre verde que puede llegar hasta los 4 m de altura. Esta especie se distribuye a lo largo del gradiente altitudinal, desde el nivel del mar hasta los 3000 m de altitud (Moore, 1983; Orsi, 1984). Se caracteriza por producir frutos de gran valor nutricional que son utilizados para elaborar dulces artesanales, helados y cerveza, entre otros (Arena et al., 2018a; Lemoine et al., 2021). El calafate se dispersa por semillas (Arena y Martínez Pastur, 1994) a través de los animales que consumen sus frutos como zorros y aves. El calafate también tiene la capacidad de reproducirse vegetativamente por rizomas, lo cual le permite establecerse en sitios afectados por fuego y con ganadería (Arena y Martínez Pastur, 1995, Gowda y Raffaele, 2004; Raffaele et al., 2011; Rusch et al., 2017; Bustamante et al., 2020). Es una especie poco palatable para los herbívoros, en consecuencia, es mayormente consumido en situaciones de baja oferta forrajera (Vila y Borelli, 2011;

Quinteros et al., 2017). Éste arbusto posee berberina en sus hojas, rizomas y raíces, y abundantes espinas en sus tallos lignificados que pudieron haber surgido de la presión ejercida por el pastoreo de herbívoros nativos a modo defensa (Golluscio et al., 2011). Por lo tanto, es de esperar que las especies que crecen en su cercanía se vean favorecidas por los beneficios que pudiera brindar esta especie arbustiva (ej. protección de condiciones ambientales extremas, impacto de herbívoros). Sin embargo, se conoce muy poco sobre la interacción árbol-arbusto que pudiera determinar la dinámica vegetal y favorecer la recuperación del bosque de ñire afectado por fuego y con ganadería

OBJETIVO

El objetivo de esta tesis fue evaluar la asociación entre *N. antarctica* y *B. microphylla* en bosques disturbados por fuego y ganadería, para determinar si existe una interacción que favorezca la regeneración de la especie arbórea, y al mismo tiempo evaluar la producción de frutos provenientes de la especie arbustiva en el centro de Tierra del Fuego.

Los objetivos específicos fueron:

- ❖ Determinar la distribución de calafate en el ecotono de Tierra del Fuego y evaluar su rol en la protección de la regeneración de ñire (plantas >10 cm de alto) contra la herbivoría en sitios afectados por fuego y con ganadería.
- ❖ Caracterizar el micro-clima, las condiciones edáficas y la disponibilidad de semillas de ñire bajo el dosel de los arbustos de calafate comparado con la condición fuera de la copa.
- ❖ Evaluar la respuesta (supervivencia, morfología, potencial hídrico y biomasa) de las plántulas de ñire creciendo bajo-fuera de la copa del arbusto y en ausencia-presencia de la ganadería mediante el uso de clausuras en bosques de ñire afectados con fuego y bajo ganadería.
- ❖ Analizar los mecanismos de competencia del calafate a través de distintas densidades de individuos y del posible efecto alelopático que pudieran producir las raíces+rizomas de calafate sobre plántulas de ñire.
- ❖ Evaluar la productividad de frutos de los arbustos de calafate en términos de cantidad y calidad, en bosques de ñire afectados por fuego y con ganadería como servicio ecosistémico de provisión.

CAPÍTULO I: *Distribución del calafate en el centro-norte de la provincia de Tierra del Fuego, Argentina y su rol en la protección de la regeneración de ñire*

INTRODUCCIÓN

El área de distribución de las especies se define como el espacio geográfico donde una especie está presente e interactúa de forma permanente con otras especies y el ecosistema en su conjunto (Zunino y Palestrini, 1991). La presencia o ausencia de éstas se define por factores históricos, ecológicos, fisiológicos y por distintas condiciones bióticas y abióticas que varían a lo largo de la distribución (Maciel-Mata et al., 2015). Es de esperar que especies con requisitos similares coexistan en ambientes comparables y pertenezcan a una misma región (Carpenter et al., 2009; Schulze et al., 2019). La coexistencia de especies puede generar efectos de facilitación o competencia dependiendo si las condiciones ambientales son favorables o estresantes. La hipótesis del gradiente de estrés propone que un incremento en el estrés provoca un aumento en la facilitación respecto a la competencia (Bertness y Callaway, 1994). Es de esperar, entonces, que la coexistencia sea más frecuente en ambientes estresantes como aquellos bosques que han sufrido fuertes alteraciones en su estructura (Bannister et al., 2020; Chillo et al., 2022).

Las perturbaciones naturales y antrópicas como los incendios forestales y la introducción del ganado producen pérdidas de estructuras vegetativas y reproductivas, amenazan la supervivencia de la regeneración arbórea (Raffaele et al., 2011; Blackhall et al., 2015; Ruggirello et al., 2023). La recuperación del bosque luego de un incendio se ve limitada por la pérdida de los individuos maduros y su descendencia (ej., semillas en el suelo) (Landesmann et al., 2016; Blackhall et al., 2017; Ruggirello et al., 2022). Por otro lado, la constante presión ejercida por los herbívoros detiene o retrasa el crecimiento de renovales y la recuperación del bosque (Blackhall et al., 2015; Martínez Pastur et al., 2016a). Así, el fuego y el ganado modifican la estructura del bosque favoreciendo la predominancia de la capa arbustiva, por lo que la recuperación del dosel depende en gran medida de la interacción planta-planta en dicho estrato (Cuesta et al., 2010; He et al., 2013; De Paz et al., 2021) como por ejemplo, la asociación árbol-arbusto que permite proteger a las especies de lento crecimiento al disuadir a los herbívoros (Smit et al., 2007; Cazelles et al., 2016). En general los arbustos son poco palatables y poseen distintas estrategias para disuadir el consumo de

los herbívoros (Hanley et al., 2007). Por ejemplo, algunos arbustos aumentan el nivel de espinas (Golluscio et al., 2011) lo que los hace menos palatables para el ganado. Es decir, que los arbustos podrían actuar como una barrera física contra los herbívoros y proteger a las especies leñosas que son palatables (Baraza et al., 2006).

En Tierra del Fuego algunos bosques de ñire fueron quemados intencionalmente entre las décadas del '30 y '50 y posteriormente destinados y hasta la actualidad a la producción ganadera (cargas variables) produciendo la pérdida completa de parches forestales (Peri y Collado, 2001). En estos sitios llamados “capados” la regeneración de ñire se ve limitada por el pisoteo y el ramoneo de los herbívoros y por las condiciones microclimáticas rigurosas generadas por la reducción casi total de la cobertura del dosel forestal. Incluso los árboles jóvenes que logran sobrevivir se desarrollan en forma arbustiva debido a que el constante ramoneo de los animales afecta el crecimiento en altura (Fig. 1.1a). En estas zonas donde el ramoneo es evidente, suelen establecerse vigorosamente arbustos de calafate, juveniles de ñire y otros arbustos de menor abundancia como la mata negra (*Chiliotrichum diffusum*). El calafate tiene hojas coriáceas (Landrum, 1999), con un alcaloide llamado berberina (Manosalva et al., 2014, Fajardo et al., 2021), y abundantes espinas en su tallo lignificado (Fig. 1.1b), cualidades que lo hacen poco palatable para los herbívoros (Bustamante et al., 2023). Es un arbusto que se consume en invierno y primavera cuando hay poca oferta forrajera (Soler et al., 2012). Por lo tanto, es de esperar que los árboles de ñire que crecen en asociación espacial con el calafate resulten protegidos del ramoneo de los herbívoros (Fig. 1.1c).

El calafate habita en una gran amplitud de nichos ambientales (Moore, 1983; Rosas et al., 2019). Se lo puede encontrar sobre cuestras o laderas, valles, ribera de ríos, lagos, lagunas, claros de bosques, incluso bosques umbrosos y húmedos de *Nothofagus* (Moore, 1983; Orsi, 1984). Al ser una especie cultivable, existe información sobre las condiciones ambientales que maximizan su productividad (Arena et al., 2020). Sin embargo, existe poca información sobre su densidad poblacional en diferentes ambientes y se desconoce en qué medida comparte el hábitat con otras especies leñosas como el ñire y la interacción planta-planta como por ejemplo el efecto de facilitación que pudiera existir entre el ñire y el calafate en su área de distribución. Estudiar y comprender la coexistencia de especies permite planificar el

uso de los recursos naturales de manera eficiente, como así también identificar zonas de productividad y/o de conservación. Los objetivos de este Capítulo fueron determinar la distribución del calafate en la zona del ecotono de Tierra del Fuego, y evaluar el posible efecto de protección que podría generar el calafate sobre la regeneración natural de ñire. Por ello, se plantearon las siguientes hipótesis:

- Hipótesis 1: La cobertura del dosel forestal en el ecotono bosque-estepa de Tierra del fuego favorece una mayor densidad de arbustos de calafate ya que atenúa las condiciones climáticas rigurosas de la zona.

Predicción: Mayor densidad de arbustos de calafate en sitios con cierta cobertura forestal en comparación con zonas sin cobertura forestal donde los arbustos están totalmente expuestos.

- Hipótesis 2: En los sitios con bosques disturbados, al aumentar el ingreso de luz, se favorece el establecimiento de arbustos de calafate.

Predicción: Mayor densidad de arbustos de calafate en sitios afectados por incendios, en comparación con sitios con volteo por viento, desmoronamiento por envejecimiento o cortes.

- Hipótesis 3: La presencia de arbustos de calafate, al ser poco palatable para los herbívoros, favorece la protección del ñire contra el ramoneo de los herbívoros en zonas afectadas por fuego.

Predicción: El ramoneo ocurre a mayor altura y con menor intensidad cuando la regeneración (>10 cm) de ñire se encuentra en asociación con calafate, en comparación a cuando se encuentra sola.

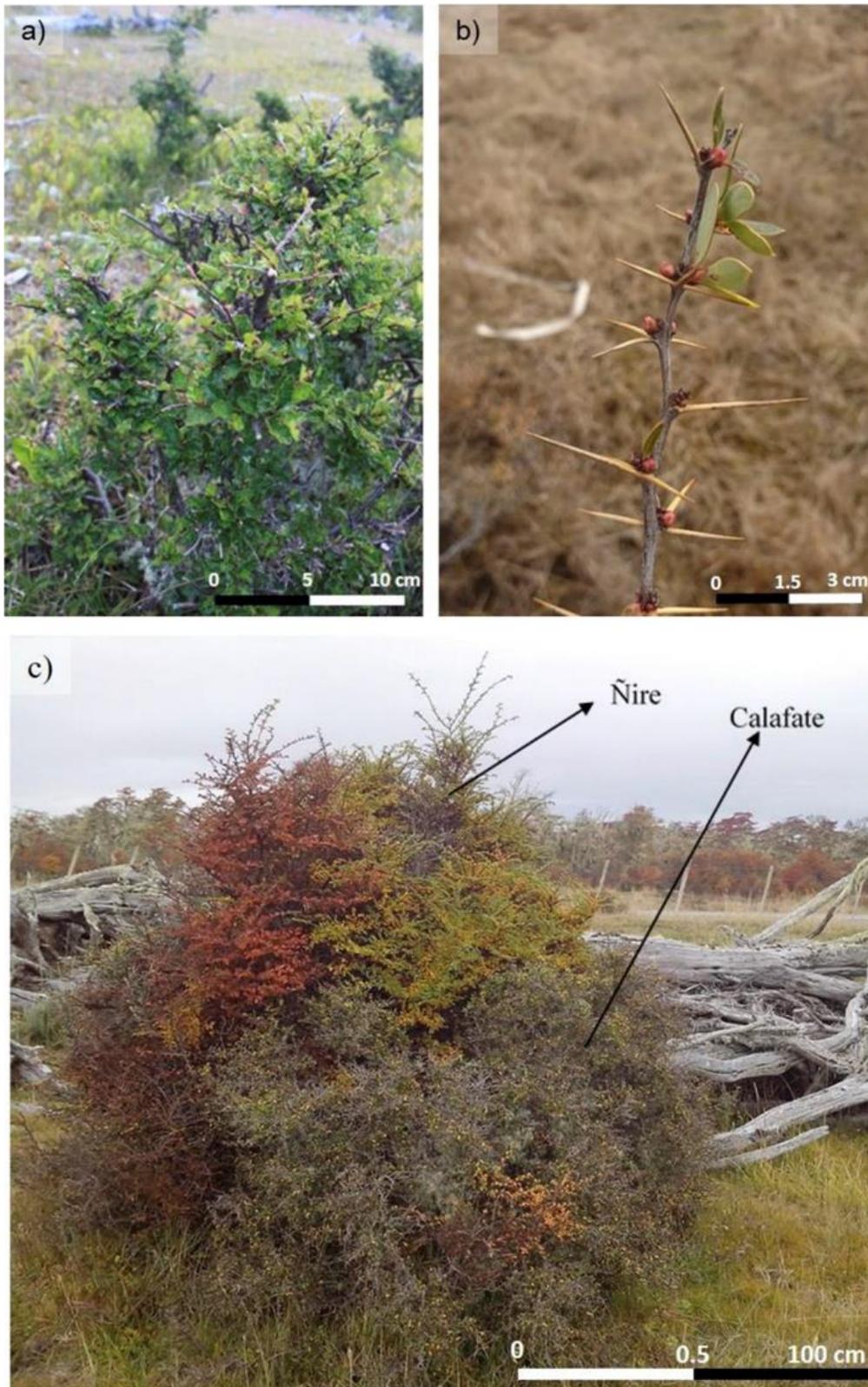


Figura 1.1. Detalles de a) Ramoneo en renovales de ñire; b) Espinas del arbusto de calafate; c) Asociación ñire-calafate.

MATERIALES Y MÉTODOS

El estudio se llevó a cabo en el centro de la isla de Tierra del Fuego ($53^{\circ}37'6.10''\text{S}$ $68^{\circ}36'24.33''\text{O}$; $54^{\circ}10'42.80''\text{S}$ $68^{\circ}36'24.88''\text{O}$, $53^{\circ}50'37.47''\text{S}$; $67^{\circ}32'31.61''\text{O}$; $54^{\circ}27'3.14''\text{S}$ $66^{\circ}28'56.18''\text{O}$). Como se mencionó en la introducción general, el ecotono es la zona de transición bosque-estepa (Camacho et al., 2010), donde se distribuyen naturalmente los bosques de ñire, pastizales naturales y parches de *Nothofagus pumilio* (lenga). En el ecotono existen zonas donde el bosque se quemó intencionalmente y está conformado por varias estancias productivas que se dedican a la producción de ganado doméstico con una densidad variable de animales domésticos ($0,6$ y $1,0$ ind.ha⁻¹.año⁻¹). Además se encuentra el camélido herbívoro conocido como "guanaco" (*Lama guanicoe*) como componente natural de estos bosques patagónicos australes (Bonino y Fernández, 1994; Pulido et al., 2000). La temperatura media mensual descrita para la zona varía entre $-2,5^{\circ}\text{C}$ en julio y 10°C en enero (Soler, 2012). La precipitación media anual es de 400-600 mm, y la velocidad del viento es de $13,5$ km.h⁻¹ alcanzando ráfagas de hasta 100 km.h⁻¹ (Frangi et al., 2004).

Distribución y densidad de arbustos de calafate en el ecotono

Para relevar la densidad de arbustos de calafate, en primer lugar, se realizó un trabajo de gabinete donde a través del software de sistema de información geográfica QGis, se realizó una grilla de hexágonos en el ecotono de la provincia de Tierra del Fuego (archivo compartido por la Dirección de Ordenamiento Territorial y Gestión de Ambientes Forestales, Secretaría de Ambiente de Tierra del Fuego). Se marcaron en total 50 hexágonos de $140,59$ km² (14.059 hectáreas) cada uno, dentro de los cuales se seleccionaron 4 puntos de muestreos (sitios). Los puntos de muestreos se seleccionaron tratando de representar la variabilidad de los ambientes y según el acceso de rutas y caminos, sin considerar turbales y bosques cerrados ($>60\%$ de cobertura de copa) (Fig. 1.2). En cada punto de muestreo se estableció una faja de 50×2 m (100 m²) (Fig. 1.3), donde se cuantificó el número de arbustos de calafate. Además se relevó el tipo de ambiente: bosque abierto (ya sea de ñire o lenga), borde de bosque, o sin cobertura forestal. Por otro lado, la cobertura arborea de cada sitio se determinó visualizando la copa de los árboles y se categorizó en sin cobertura (0%), baja cobertura ($1-30\%$) y media cobertura ($31-60\%$) considerando que los sitios presentaban una cobertura homogénea. Por otro lado, en los sitios que presentaron cobertura forestal se registró la presencia y el tipo de

disturbio (bosques afectados por fuego, cortes para aprovechamiento forestal o cortes producidos por *Castor canadenses*, animal introducido por el hombre, y el disturbio producido por causas naturales, ya sea desmoronamiento por envejecimiento o volteo por viento). Cabe destacar que los puntos relevados no presentaron más de un disturbio a la vez.

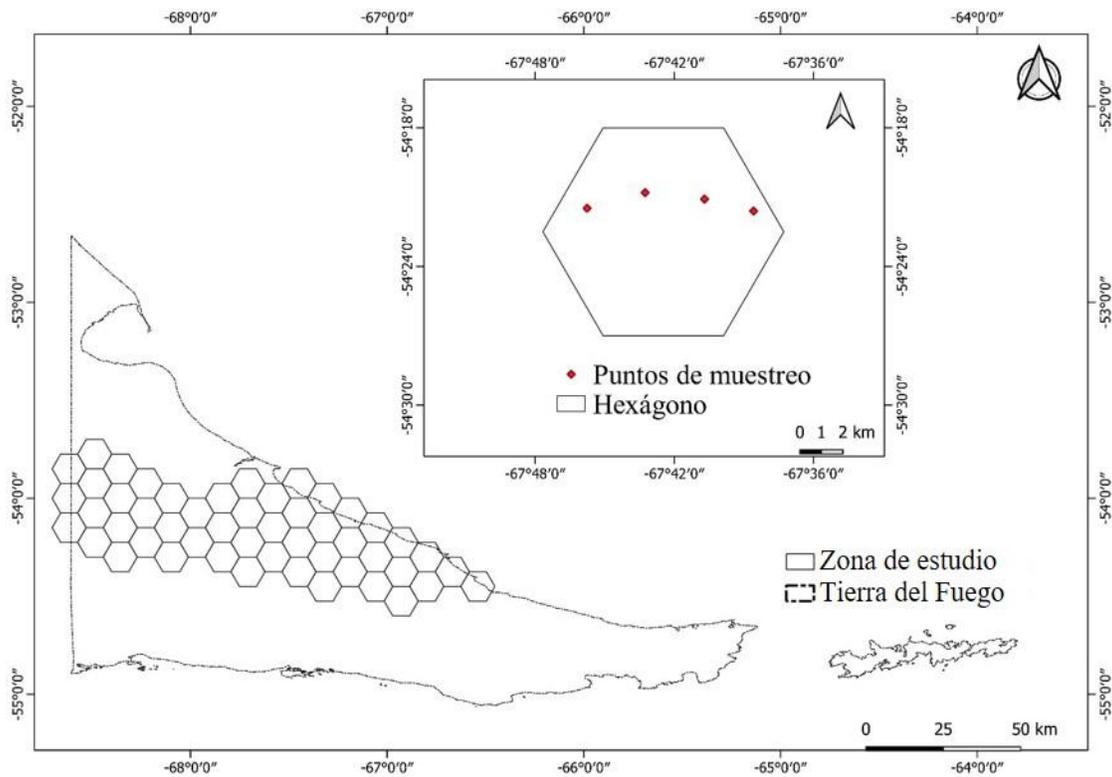


Figura 1.2. Distribución de hexágonos para los muestreos en la zona del ecotono de Tierra del Fuego. Los rombos en rojo esquematizan los puntos de muestreo en cada hexágono.



Figura 1.3. Transecta de 50 m en bosque de ñire afectado por fuego donde se observa un calafate en floración a la izquierda y residuos leñosos.

Asociación ñire-calafate y protección contra los herbívoros

A partir de la infomación relevada, se seleccionaron nuevos sitios forestales ($n=16$) con las siguientes características: (i) evidencia de incendios pasados (ej., árboles quemados en pie, restos leñosos quemados en el suelo), (ii) $< 60\%$ de cobertura de dosel (estimada visualmente in situ), (iii) presencia de arbustos calafate, y (iv) presencia de ganado. Para ello, en cada sitio se estableció una parcela de 20×5 m (100 m^2), en la que se seleccionaron aleatoriamente diez árboles de ñire con altura mayor a 10 cm creciendo sólos (ñire) y diez ñires en asociación con calafate (ñire-calafate), en adelante considerados “tratamientos”. Cabe aclarar que se consideró asociación espacial ñire-calafate cuando la cobertura de dosel arbustivo era $>10\%$ del perímetro de los árboles. La altura del árbol y del arbusto fueron medidos con una regla de madera. La altura del arbusto se consideró como el promedio de las ramas más altas (debido a su estructura irregular sin dominancia apical) (Fig. 1.4).



Figura 1.4. Gimena Bustamante (tesista) y Paula Blazina (técnica) midiendo altura de ñire en los sitios de estudio.

Por otro lado, se determinó si los árboles de ñire estaban ramoneados o no (1-0). Además, se midió la intensidad de ramoneo en las ramas de los árboles jóvenes de ñire recientemente comidas. La intensidad de ramoneo se midió como la proporción de ramas dañadas por planta: sin ramoneo (0% de daños en el dosel), ramoneo ligero (1-25% de daño), ramoneo moderado (26-60% de daño) y ramoneo severo (61-80 % de daños). Cabe aclarar que esta última categoría no llegó a un 100% de ramoneo debido a que no se observaron plantas totalmente ramoneadas debido al manejo ganadero extensivo de la región, como se observó en otros lugares de la Patagonia (Echevarría et al., 2014). Además, se midió la altura promedio de ramoneo y se estimó visualmente el porcentaje del arbusto que cubría a los árboles jóvenes en la asociación ñire-calafate (10-100%). Además, en cada parcela se relevó la frecuencia de uso de herbívoros mediante el conteo de heces (Swanson et al., 2008) durante el verano 2018 y se diferenció entre vaca, guanaco y caballo.

Análisis estadístico

Distribución y densidad poblacional de calafate en la zona del ecotono.

La densidad de arbustos se analizó mediante Modelos Lineales Generalizados Mixtos (MLGMs) con distribución negativa binomial y función de enlace log debido a la sobre dispersión de los datos. Se consideraron como factores fijos el ambiente (borde de bosque de ñire (n=48); bosque de ñire (n=82); bosque de lenga (n=10); pastizal (n=60)) y la cobertura (sin cobertura n=60; cobertura baja n=108; cobertura media n=32). Como factor aleatorio se utilizó el hexágono. Por otro lado, se determinó la densidad de arbustos según los distintos disturbios mediante MLGMs con distribución gamma y con función de enlace log. Se consideró el grado de disturbio (cortes n=15; incendios n=19, natural n=46) como factor fijo y el hexágono como factor aleatorio. Para las comparaciones por pares se utilizó el test LSD (Zar, 2010).

Asociación ñire-calafate y protección contra los herbívoros

Para analizar la presencia o ausencia de ramoneo en los ñires creciendo solos y en los ñires en asociación con calafate se realizó con MLGMs con distribución Bernoulli con función de enlace logit. La altura de ramoneo también se analizó con MLGMs pero con distribución gamma y función de enlace log. En los dos análisis se utilizó como factor fijo el tratamiento (ñire n=157; ñire-calafate n=150) y como factor aleatorio el sitio. Se incluyeron como covariables la cobertura del calafate, la altura del calafate y la frecuencia de uso animal.

Además, se elaboraron dos tablas de contingencia para representar la frecuencia de las alturas del ñire de acuerdo a la intensidad de ramoneo en términos de frecuencia absoluta para los distintos tratamientos (ñire y ñire-calafate). Para el análisis se consideró la altura de ñire en rangos y la intensidad de ramoneo (sin ramoneo, ramoneo leve, ramoneo moderado y ramoneo severo). La importancia relativa de los diferentes niveles dentro de los factores se evaluó calculando el estadístico de Pearson chi-cuadrado (Zar, 2010).

Por otro lado, se evaluó en la asociación ñire-calafate si el porcentaje de cobertura de calafate y la altura del mismo afectaron intensidad de ramoneo (sin ramoneo n=12; leve n=48; moderado n= 66; severo n=24). Los análisis se realizaron mediante MLGMs utilizando distribución beta con función de enlace logit para el porcentaje de cobertura y la distribución

Poisson con enlace log para la altura. Se utilizó como factor fijo la intensidad de ramoneo y como factor aleatorio se utilizó el sitio. Para las comparaciones por pares se utilizó el test LSD (Zar, 2010). Con la finalidad de ver cuan relacionadas o no estaba la altura de ramoneo con la altura de las especies, se calculó el coeficiente de correlación de Spearman entre la altura de ramoneo y (i) la altura de calafate, y (ii) la altura de ramoneo con la altura de ñire. Además, se calculó el coeficiente de correlación de Spearman para la intensidad de ramoneo y (iii) la proporción de calafate rodeando al ñire, y (iv) con la frecuencia de uso de herbívoros.

Los MLGMs, las correlaciones de Spearman, y la tabla de contingencia se realizaron con el software estadístico InfoStat (Di Rienzo et al., 2018). Los análisis de MLGMs se ajustaron usando los paquetes del lenguaje de R nlme (Pinheiro et al., 2018) y lme4 (Bates et al., 2015) a través de la interface Infostat (R Core Team, 2020).

RESULTADOS

Distribución y densidad de calafates en el ecotono

La densidad de calafate varió significativamente con el ambiente y la cobertura del dosel forestal (Tabla 1.1). Los resultados demostraron que la densidad de calafate fue significativamente mayor en interior y en el borde de los bosques de ñire (<60% cobertura), mientras que el pastizal abierto presentó la menor densidad de arbustos. Además, la densidad de calafates fue significativamente menor en sitios totalmente abiertos (0% de cobertura), seguido de coberturas intermedias (31-60%), y por último la mayor densidad de calafate se observó en los sitios con baja cobertura de dosel arbóreo (1-30%). No se observó una interacción entre el ambiente y la cobertura de copa.

Tabla 1.1. Valores medios (\pm EE) de la densidad de calafates (arbustos.ha⁻¹) en distintos ambientes y coberturas de dosel.

		Densidad calafate
Ambiente	Pastizal	350 \pm 77,0 b
	Borde bosque ñire	927 \pm 131,9 a
	Bosque de ñire	1020 \pm 108,4 a
	Bosque de lenga	380 \pm 119,1 b
	χ^2	187,49
	p	<0,001
Cobertura	Sin cobertura	350 \pm 77,0 c
	Baja cobertura	1006,5 \pm 97,5 a
	Media cobertura	728 \pm 103,5 b
	χ^2	13,58
	p	<0,001
Ambiente*cobertura	χ^2	1,10
	p	0,294

Diferentes letras en cada columna indican diferencias significativas ($p < 0,05$) mediante el test LSD.

La densidad de calafates varió significativamente según los distintos disturbios observados en el bosque (Tabla 1.2). La densidad de calafates fue significativamente mayor en los bosques con presencia de fuego en comparación con aquellos que presentaron cortes o con disturbio natural (volteo por viento o desmoronamiento por envejecimiento).

Tabla 1.2. Valores medios (\pm EE) de la densidad de calafates (arbustos.ha⁻¹), según los distintos disturbios observados en el bosque.

Disturbio	Densidad calafate
Natural	972 \pm 121,4 b
Corte	807 \pm 153,8 b
Fuego	1226 \pm 349,5 a
χ^2	8,65
p	0,013

Diferentes letras en cada columna indican diferencias significativas ($p < 0,05$) mediante test LSD.

Con los datos obtenidos, se realizó un mapa de distribución potencial en la zona del ecotono a partir del promedio de la densidad de arbustos por hectárea en cada hexágono muestreado y considerando cuatro rangos de densidad: ≤ 500 ; 501-1000; 1001-1500; 1501-3000 arbustos por hectárea (Fig. 1.5). Se observó que las zonas con mayor densidad (4 de 50 hexágonos) se ubicaron sobre la costa atlántica de la isla de Tierra del Fuego, zona donde ocurrió un incendio forestal de gran superficie. Mientras que las zonas con menores densidades de arbustos se ubicaron de manera dispersa (18 de 50 hexágonos).

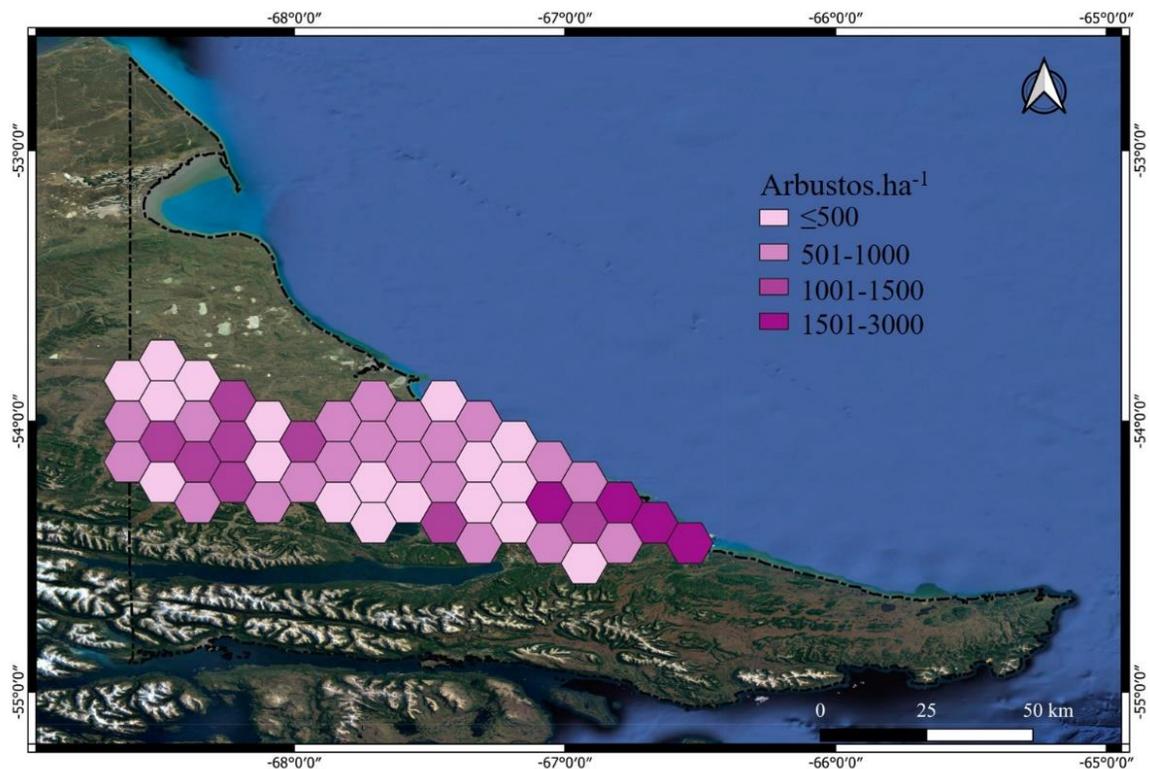


Figura 1.5. Densidad de calafates en la zona del ecotono de la provincia de Tierra del Fuego. Los colores de los hexágonos representan diferentes rangos de densidad indicadas en la leyenda del mapa.

Asociación ñire-calafate y protección contra los herbívoros

Los resultados demostraron que el ñire en ausencia del calafate presentó significativamente mayor intensidad de ramoneo en comparación con la asociación ñire-calafate (Tabla 1.3). Además, la altura de ramoneo fue significativamente mayor en la asociación ñire-calafate en comparación con los ñires que se encontraban solos (Tabla 1.3). Por otro lado, la frecuencia promedio de uso de herbívoros se estimó en 1480 heces.ha⁻¹ siendo más abundantes las heces de bovinos (1146 heces.ha⁻¹), seguida de las de guanacos (294 heces.ha⁻¹) y por último las de caballos (40 heces.ha⁻¹).

Tabla 1.3. Valores medios (\pm EE) del ramoneo (0=ausencia, 1=presencia) y la altura del mismo (cm) según los distintos tratamientos (ñire, ñire-calafate).

	Ramoneo	Altura de ramoneo
Ñire	0,99 a	46,0 b
Ñire-calafate	0,92 b	54,7 a
X^2	11,98	13,87
p	p<0,001	p<0,001

Diferentes letras en cada columna indican diferencias significativas ($p < 0,05$) mediante test LSD.

La tabla de contingencia (Tabla 1.4) no mostró una relación significativa entre la altura del ñire y la intensidad de ramoneo en los ñires que se encontraban solos. El ramoneo severo fue la categoría más frecuente, y por último la categoría sin ramoneo, en la cual se registró únicamente un ñire perteneciente a la categoría de altura más baja (10-50 cm). En las primeras tres categorías de altura (10-50 cm; 51-100 cm, 101-150 cm) el ramoneo severo fue la categoría más frecuente, mientras que en la categoría de ñires más altos (151-300 cm), el ramoneo moderado fue la categoría más frecuente.

Tabla 1.4. Tabla de contingencia de frecuencia de la intensidad de ramoneo en árboles de ñire creciendo solos, según diferentes rangos de altura del árbol (cm).

Altura ñire	Intensidad de ramoneo				Total
	Sin ramoneo	Leve	Moderado	Severo	
10-50	1	11	15	17	44
51-100	0	8	26	27	61
101-150	0	5	16	20	41
151-300	0	4	5	2	11
Total	1	28	62	66	157
X^2			10,15		
p			0,339		

En cambio, la tabla de contingencia (Tabla 1.5) mostró una relación significativa entre la altura del ñire y la intensidad de ramoneo. Los ñires que crecieron en asociación con el calafate, el ramoneo moderado fue la categoría significativamente mas frecuente, seguido del ramoneo leve, en tercer lugar, el ramoneo severo y por último la categoría sin ramoneo. En

la menor y en la mayor categoría de altura (10–50 cm y 151-300) el ramoneo leve fue más frecuente, mientras que en las categorías de altura intermedia (51–100 cm y 101–150 cm) el ramoneo moderado fue más frecuente. Cabe destacar que en la asociación ñire-calafate se encontraron un total de 12 árboles de ñire sin ramoneo.

Tabla 1.5. Tabla de contingencia de la intensidad de ramoneo en árboles de ñire creciendo en asociación con calafate en diferentes rangos de altura del árbol (cm).

Altura ñire	Intensidad de ramoneo				Total
	Sin ramoneo	Leve	Moderado	Severo	
10-50	6	14	12	1	33
51-100	5	20	29	6	60
101-150	1	7	22	12	42
151-300	0	7	3	5	15
Total	12	48	66	24	150
χ^2			27,50		
P			0,001		

La altura del arbusto de calafate varió entre 5 y 132 cm ($54,5 \pm 25,8$ cm en promedio), mientras que la altura de los árboles jóvenes de ñire varió de 11 y 335 cm ($91 \pm 52,1$ cm en promedio). En la asociación ñire-calafate, el arbusto cubrió $52,9 \pm 21,4\%$ del perímetro del ñire en promedio. Se observó que, en algunos casos, los arbustos de calafate rodearon la totalidad de los ñires (100%), mientras que en otros casos, los calafates solo cubrieron una pequeña proporción del árbol joven (10%). Los resultados demostraron que la altura del calafate afectó significativamente la intensidad de ramoneo (Fig. 1.6 a). Los árboles que no presentaron ramoneo fueron aquellos que estaban en asociación con arbustos más bajos. Las intensidades leves y moderadas de ramoneo estuvieron asociadas con arbustos de altura intermedia, mientras que los árboles más ramoneados estuvieron asociados con arbustos más altos. Con respecto al porcentaje de calafate cubriendo al ñire, no se observó que el porcentaje de cobertura sí afectó significativamente la intensidad de ramoneo (Fig. 1.6 b). El porcentaje de cobertura afectó significativamente la intensidad de ramoneo, generando mayor protección a mayor cobertura.

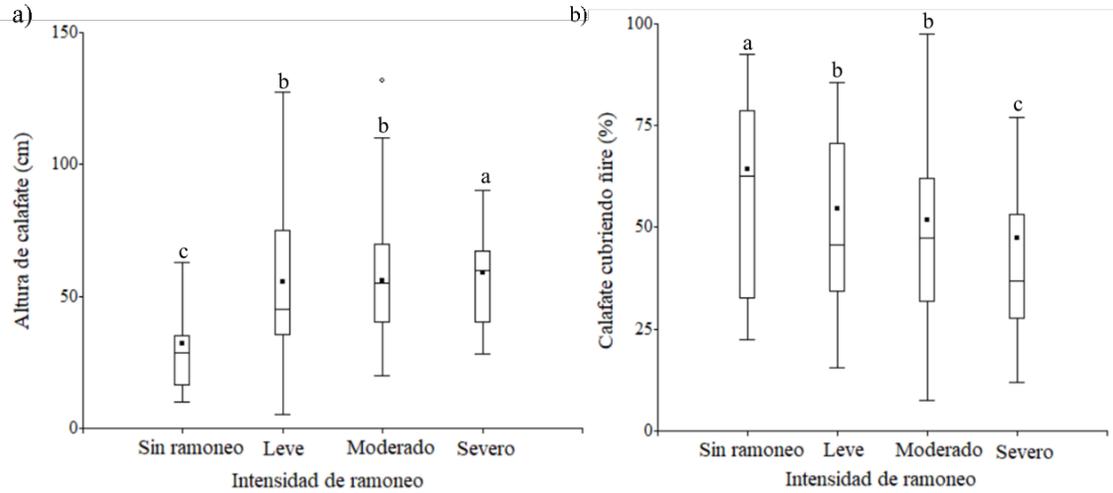


Figura 1.6. a) intensidad de ramoneo según la altura de los arbustos de calafate (cm), d) Intensidad de ramoneo según el porcentaje de cobertura de los arbustos de calafate (%).

La altura de ramoneo se correlacionó positiva y significativamente con la altura de calafate ($\rho = 0,74$; $p < 0,001$) y con la altura de ñire ($\rho = 0,85$; $p < 0,001$) (Fig. 1.7). Sin embargo, la intensidad de ramoneo no se correlacionó con la frecuencia de uso de los herbívoros ($\rho = 0,01$; $p = 0,94$). No se encontraron relaciones entre la intensidad de ramoneo y el porcentaje de calafate alrededor de ñire ($\rho = -0,16$; $p = 0,06$), ni entre la frecuencia de uso de los herbívoros y la intensidad de ramoneo ($\rho = -0,008$; $p = 0,88$).

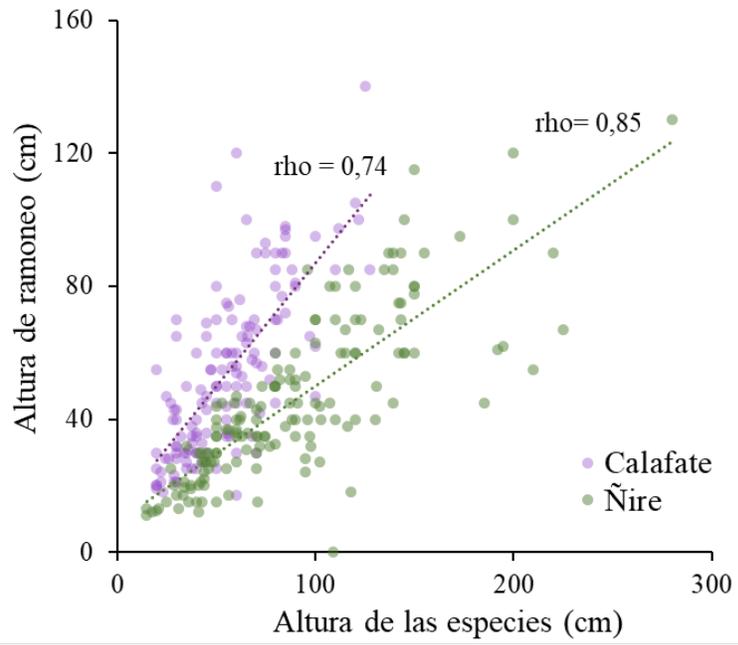


Figura 1.7. Correlación de Spearman entre la altura de ramoneo y la altura de calafate (puntos violetas) o la altura del ñire (puntos verdes).

DISCUSIÓN

Distribución y densidad de calafates

Los resultados permiten aceptar la hipótesis 1, ya que la cobertura del dosel forestal determinó la densidad de arbustos de calafate. La mayor densidad de arbustos de calafate se observó en bosques abiertos y en borde de bosques ñires, mientras que el pastizal tuvo significativamente la menor densidad de arbustos. Esta información resulta muy valiosa considerando que estudios anteriores sólo indicaban las preferencias ambientales del calafate a grandes rasgos (Moore, 1983; Orsi, 1984), pero se desconocía la variabilidad del tamaño poblacional (densidad o abundancia) para esta especie de arbusto en el ecotono de Tierra del Fuego. Por otro lado, se observó que los bosques de lenga también presentaron significativamente menor densidad de arbustos. Este resultado coincide con un estudio previo en el que se describe una mayor frecuencia de ocurrencia de calafate en bosques de ñire en comparación con los bosques de lenga (Martínez Pastur et al., 2016b). Sin embargo, los sitios con presencia de bosque de Lenga en este estudio fueron muy escasos y se sugiere realizar estudios específicos en estos bosques. La mayor densidad de arbustos de calafate se observó en bosque de ñire con apertura de 1 a 30% y la menor densidad de arbustos de calafate se observó en zonas con 0% de cobertura, indicando que el calafate como otras especies arbustivas de la Patagonia como por ejemplo *Schinus patagonicus* (Raffaele y Veblen, 1998), pueden crecer en sitios abiertos, pero el calafate prefiere cierta cobertura forestal para establecerse.

Por otro lado, la hipótesis 2, la cual se refiere a una mayor densidad de calafates en bosques fuertemente disturbados fue aceptada ya que los resultados demostraron una mayor densidad de arbustos en sitios afectados por fuego. Esto coincide con la bibliografía citada, ya que la instalación de matorrales post-incendio en Patagonia es un fenómeno ampliamente reconocido (Kitzberger et al., 2005a; 2005b; Blackhall et al., 2015; Urretavizcaya et al., 2018). Por otro lado los resultados evidencian que la magnitud del disturbio en el bosque es determinante para el establecimiento de los arbustos, ya que el disturbio producido por una dinámica natural del bosque (desmoronamiento por envejecimiento o volteos por viento) tuvo valores similares a los disturbios producidos por cortes, debido a que ambos mantienen una cobertura del dosel forestal y no hay un reemplazo casi total del parche forestal como en el caso de los incendios.

Asociación ñire-calafate y protección contra los herbívoros

Los resultados evidenciaron que los arbustos de calafate protegen a los árboles de ñire del daño generado por los herbívoros. En este sentido, se acepta la hipótesis 3) considerando que la intensidad de ramoneo en la regeneración de ñire disminuye cuando están protegidos por el calafate y el ramoneo ocurre a mayor altura. Por otro lado, se observó que en la asociación, el arbusto cubre más de la mitad del perímetro del árbol (el calafate rodea al ñire más del 50% en promedio) indicando que ambas especies son capaces de crecer estrechamente asociadas. Esto coincide con Luebert y Pliscoff (2006), quienes consideran esta convivencia como una unidad de vegetación en sí misma. Esta estrecha proximidad espacial también se observó entre *N. dombeyi* y *Austrocedrus chilensis*, donde la presión ejercida por los ciervos, genera que la especie de *Nothofagus* crezca dentro del dosel de coníferas, utilizando a estos árboles como refugio natural (Barrios García, 2005; Relva y Sanguinetti, 2016). Sin embargo, la intensidad de ramoneo no estuvo relacionada con el porcentaje de arbusto que rodea al ñire. En otras palabras, si una parte del árbol queda sin protección arbustiva, aunque sea mínima, estará expuesta a sufrir un ramoneo severo. Estos resultados coinciden con Zamora et al. (2008) y Bruno et al. (2003), quienes observaron que el efecto protector del arbusto de calafate es más efectivo cuando el mismo rodea la totalidad del árbol.

El daño por ramoneo ocurrió con menor intensidad y a mayor altura en la asociación ñire-calafate, lo cual evidencia que el calafate actúa como una barrera contra el ramoneo de los herbívoros. Otro ejemplo de barrera física se observó en bosques de *Pinus* spp. en Suecia, donde los residuos leñosos después de los incendios funcionan como obstrucciones físicas y visuales contra los mamíferos herbívoros, permitiendo que los árboles jóvenes crezcan en un área relativamente libre de ramoneo (Chantal y Granstrom, 2007). Se encontró un resultado similar para el álamo (*Populus tremuloides*) después del incendio en el Parque Nacional Yellowstone, donde los desechos leñosos gruesos posteriores al incendio crearon “zonas seguras” libres de ramoneo (Turner et al., 2003). Se ha demostrado que los arbustos además de actuar como un obstáculo físico, si son poco palatables o poseen espinas, como el calafate, generan un efecto disuasorio contra la herbivoría (Smit et al., 2007; Saixiyala et al., 2017). Aunque el calafate no evita por completo el ramoneo, la presencia de los mismos en los bosques de ñire afectados por fuego atenúa el impacto del ramoneo en la regeneración.

Si bien la dieta del ganado y el guanaco en Patagonia sur incluye al ñire (Vila y Borrelli, 2011; Soler et al., 2012; Quinteros et al., 2012; Soler et al., 2013; Arias et al., 2015) y el ramoneo ocurre indefectiblemente en presencia o no del arbusto, los resultados evidenciaron que en la asociación ñire-calafate, favorece el establecimiento de la regeneración del ñire al reducir el daño durante la regeneración temprana, etapa más susceptible de la planta (Van Uytvanck et al., 2008). Hansen et al. (2008) y Echevarría et al. (2014) afirman que el ganado afecta principalmente la regeneración de tamaño pequeño-mediano (<1,5 m de altura). La protección de los árboles en las primeras etapas es clave para asegurar la continuidad del bosque, ya que la regeneración necesita 20 años de crecimiento promedio para escapar del ramoneo del ganado (Echevarría et al., 2014). En este sentido, es necesario que los estudios a futuro evalúen cómo el entorno afecta esta interacción ya que el ramoneo también se ve afectado por el número de árboles jóvenes, mortalidad de árboles maduros, distancia a caminos, acumulación de residuos leñosos, disponibilidad de forraje, prácticas de manejo y la temporada estacional, entre otros (Szwagrzyk et al., 2020; Pfeffer et al., 2021).

Padilla y Pugnaire (2006) sugieren que la interacción árbol-arbusto podría utilizarse en acciones concretas de restauración de áreas degradadas con ganado. Es decir, se podrían plantar ñires cerca de arbustos de calafate que actúen como barreras protectoras. Moser y Greet (2018) consideran que este tipo de acciones es más amigable con el medio ambiente y para los productores locales si se compara con los altos costos de implementar clausuras individuales y, en el caso de Patagonia, los largos periodos que conlleva la respuesta de la vegetación a la exclusión ganadera (Blackhall et al., 2008; Peri et al., 2013; Echevarría et al., 2014). Otros autores afirman que plantar debajo de los arbustos favorece la supervivencia de los árboles juveniles al reducir la radiación solar y el ramoneo de los herbívoros (Castro et al., 2004). Se ha comprobado que las plantas nodrizas en ambientes semiáridos y áridos mejoran el ambiente de luz y la humedad del suelo para los árboles jóvenes (Oesterheld y Oyarzábal, 2004) y que las plantas menos apetecibles actúan como refugio natural (Callaway et al., 2000; Milchunas y Noy-Meir, 2002; Rebollo et al., 2002).

CONCLUSIÓN

En los sistemas silvopastoriles de Tierra del Fuego, los arbustos de calafate crecen con mayor densidad en bosques de ñire disturbados por fuego. Los arbustos de calafate constituyen un componente importante en la protección de la regeneración de ñire (>10 cm), ya que reducen el daño por ramoneo generado por los herbívoros. Además, los arbustos de calafate aumentan la altura a la que ocurre el ramoneo en las plantas de ñire, la cual se relaciona lineal y positivamente con la altura de estos árboles. Esto resulta relevante principalmente para la regeneración de ñire de menor altura, ya que es una etapa clave para la instalación de la misma y la recuperación del bosque. Finalmente, cuanto mayor es la cobertura del calafate, mayor es la protección que ejerce sobre la regeneración del ñire. Esta protección podría ser utilizada para restaurar el bosque en sistemas degradados y con presión ganadera.

CAPÍTULO II: *Arbustos de calafate como potencial micrositio para la regeneración de ñire en zonas disturbadas: influencia sobre el micro-clima, el suelo y la disponibilidad de semillas de ñire*

INTRODUCCIÓN

La regeneración de un bosque luego de un incendio depende de varios factores como, por ejemplo, la severidad y la intensidad del fuego (Gómez et al., 2022) que determina la cantidad de árboles adultos que sobrevivieron al fuego, la capacidad de los árboles remanentes para producir semillas, o incluso si la especie tiene o no la capacidad de rebrotar (Ruíz et al., 2009; Cavallero et al., 2015; de Dios, 2018; Landesmann y Morales, 2018). Si bien la reproducción vegetativa o asexual resulta ventajosa en sitios disturbados, la instalación de regeneración por semillas permite incrementar la densidad en todo el sitio y mantener la variabilidad genética en los nuevos individuos (Torres et al., 2001; Duboscq-Carra et al., 2018; Azpilicueta et al., 2021), proporcionando más resiliencia al bosque frente a nuevos disturbios o alteraciones climáticas. Para que las semillas logren instalarse en un bosque quemado, las mismas deben alcanzar un micrositio que le otorgue no sólo protección física sino también condiciones ambientales (ej. humedad) y de suelo (ej. materia orgánica) óptimas para la etapa de instalación (Clark et al., 1999).

Los arbustos colonizadores que rebrotan después del fuego (Blackhall et al., 2015; Kitzberger et al., 2016; Landesmann et al., 2021) generan condiciones diferentes bajo su copa que podrían favorecer la germinación y el establecimiento de las especies leñosas en ambientes estresantes (Callaway, 2007; Oliet y Jacobs, 2007; Gómez-Aparicio et al., 2004; Veblen et al., 2004; Heinemann y Kitzberger, 2006; Cortina et al., 2011; Mosquera-Losada et al., 2015; Valenzuela et al., 2016; Al-Namazi et al., 2020; Yuan et al., 2019; Arroyo et al., 2021; Parajuli et al., 2021; Chillo et al., 2022; Yang et al., 2022). En zonas áridas los arbustos dan origen a las denominadas islas de fertilidad (Maestre et al., 2009b; Eldridge et al., 2011; Perea et al., 2014; Moncayo-Riascos y Gálvez-Cerón, 2018; Navarro-Cano et al., 2019; Karlin et al., 2021; Crockett y Hurteau, 2022; Sales Lucas et al., 2022). Las islas de fertilidad son micrositos que pueden favorecer la sucesión natural al contener semillas y al reducir el estrés ambiental como por ejemplo mayor humedad del aire y mayor hojarasca (Moncayo-Riascos y Gálvez-Cerón, 2018; Karlin et al., 2021). En ambientes donde las plantas crecen bajo situaciones de estrés, un mejoramiento o amortiguamiento en las condiciones

edafoclimáticas producida por una planta vecina, puede ofrecer un beneficio que supere la competencia interespecífica generando una interacción de facilitación (Pugnaire et al., 1996; Castro et al., 2002; Galindo et al., 2017).

En la provincia de Tierra del Fuego (Patagonia Sur, Argentina), miles de hectáreas de bosques de ñire en la zona del ecotono fueguino, se quemaron intencionalmente hace más de 70 años con el fin de aumentar la superficie forrajera para el ganado, lo cual generó la degradación del bosque (ej, estructura forestal) y, a largo plazo, un ensamble de plantas herbáceas similar al de los pastizales (Ruggirello et al., 2023). Por otro lado, el fuego favoreció el establecimiento de arbustos de calafate en alta densidad, registrándose en algunos sitios hasta 5000 individuos.ha⁻¹ (Bustamante et al., 2021). La presencia de los arbustos de calafate podría ofrecer condiciones microclimáticas y edáficas particulares que favorezcan la instalación de la regeneración arbórea a través de la reducción del estrés ambiental en los sitios afectados por fuego (radiación solar excesiva, temperaturas extremas, cobertura de suelo desnudo) y con uso ganadero actual (compactación del suelo, suelo desnudo). Arana et al., (2015) determinaron que un cambio en la temperatura del suelo puede afectar la germinación de las semillas del género *Nothofagus*. Santelices-Moya et al. (2022) determinaron que un exceso de la temperatura del aire puede inhibir la germinación de las semillas de ñire. Por otro lado, las condiciones climáticas afectan también a la regeneración del ñire en estado de plántulas. Soler et al. (2018) determinaron que el efecto acumulado de daños por factores bióticos (ej, ramoneo) y abióticos (ej. ápice seco) en años de sequía o heladas tardías puede impactar fuertemente sobre la supervivencia de las plántulas.

En este sentido, en estos sitios disturbados, donde la remoción del dosel arbóreo impone condiciones ambientales más extremas para la regeneración leñosa de *Nothofagus*, las copas de los arbustos podrían ofrecer micro-condiciones óptimas de suelo al impedir el pisoteo (ej. menos compactación y cobertura de suelo desnudo) y del ambiente al ofrecer protección bajo sus copas (ej., menor radiación solar y temperaturas extremas). Asimismo, es esperable que la copa del arbusto favorezca la acumulación de hojarasca de su propia copa y de la vegetación circundante. Sin embargo, se desconoce si los arbustos de calafate favorecen también la acumulación de semillas de ñire como ocurre en otras especies (Bullock y Moy 2004). En tal caso, las semillas debajo de sus copas tendrían el beneficio de alcanzar

un micrositio más protegido contra herbívoros y con un microclima más favorable para su germinación. Por lo tanto, el objetivo de este capítulo fue caracterizar el micro-clima, las condiciones edáficas y la disponibilidad de semillas de ñire bajo el dosel de los arbustos de calafate comparado con la condición fuera de la copa. Para ello se plantearon las siguientes hipótesis:

- Hipótesis 1: La copa del calafate, al atenuar las condiciones climáticas rigurosas generadas por el fuego y el pastoreo de los animales, genera cambios microclimáticos y edáficos distintos de la condición fuera de la copa del arbusto.

Predicción: Menor temperatura del aire y del suelo durante el verano, menor radiación fotosintéticamente activa, menor cobertura de suelo desnudo y menor compactación de suelo bajo la copa del arbusto que fuera de la misma.

- Hipótesis 2: A nivel de sitio, el área basal de los árboles adultos determina la producción de semillas en general, mientras que a nivel de micro-sitio los arbustos de calafate influyen en la cantidad de semillas de ñire que llegan al suelo, debido a la intercepción que genera el volumen de su copa.

Predicción a: Menor número de semillas en sitios con menor área basal.

Predicción b: Mayor número de semillas bajo la copa de los arbustos que fuera de la misma.

MATERIALES Y MÉTODOS

Sitio de estudio

El estudio se realizó en el centro de Tierra del Fuego, donde dominan principalmente los bosques monoespecíficos de ñire. Estos bosques fueron afectados por incendios en las décadas del '30-'50 reduciendo la cobertura del dosel (22,6% de cobertura remanente) y la densidad de árboles (47-209 ind.ha⁻¹ remanente con > 10 cm DAP) en comparación con los bosques no perturbados en el área (60–70% y 400–550 ind.ha⁻¹, respectivamente según Soler y Peri, 2018). Además, en los mismos sitios y posteriormente al fuego, se sembraron especies exóticas forrajeras (ej. *Holcus lanatus*, *Dactylis glomerata*, *Poa pratensis*, *Trifolium repens*) para mejorar la oferta forrajera para el ganado (en el pasado ovino y actualmente bovino), alterando la composición natural del sotobosque herbáceo. Los incendios forestales junto con el pastoreo del ganado doméstico conforman un tipo de perturbación característica en zonas de Tierra del Fuego, que se identifican por la abundante necromasa forestal (troncos y ramas gruesas) remanente en el suelo (Frangi et al., 2004) y el estrato arbustivo dominado por calafate. Por lo tanto, todos los sitios de estudio seleccionados poseen cierta degradación en términos de área basal de árboles adultos de ñire, cobertura del dosel forestal, compactación del suelo, residuos leñosos y suelo desnudo reconocibles a simple vista. Bajo este escenario, se seleccionaron tres sitios degradados (S1, S2 y S3) dentro de cada sitio se realizaron tres réplicas de cada uno (subsitos) distanciadas al menos 100 m entre sí. En cada subsitio se seleccionaron al azar 10 arbustos de calafate distanciados al menos 2 m entre sí, para los análisis posteriores (Fig. 2.1).

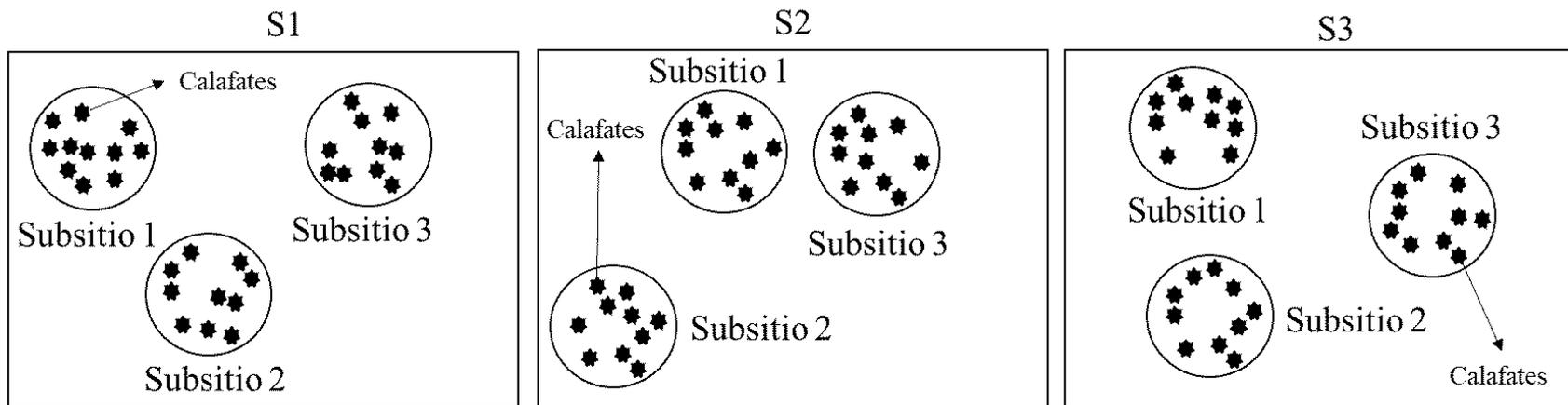


Fig 2.1. Esquema explicativo del diseño experimental: los rectángulos ejemplifican los sitios (S1, S2 y S3) y los círculos los subsitios (subsitio 1, subsitio 2, subsitio 3). Dentro de cada subsitio se esquematizan los calafates (estrellas negras). Cabe aclarar que la separación entre sitios varió entre 100 y 1000 m y entre los arbustos de calafate entre 1 y 50 m.

Caracterización de los sitios

Para caracterizar la estructura vegetal se midió la densidad de la regeneración de ñire y la densidad de árboles adultos en una parcela circular (6 m de radio) alrededor de cada calafate (Fig. 2.2) (n=90). Luego se midió la altura de la regeneración con una regla de madera rígida, mientras que para los árboles adultos (>1,30 m de altura y >5 cm de DAP) se utilizó un Telémetro láser Nikon Forestry Pro (Japan). A todos los individuos de ñire mayores a 1,30 m de altura, se les midió el diámetro a la altura del pecho (DAP) con una cinta diamétrica. La densidad de individuos de ñire y el DAP de los mismos se utilizaron para calcular el área basal por hectárea de los distintos sitios.

En la mitad de las parcelas de 6 m de radio se estimó la frecuencia de uso de herbívoros. Para ello se cuantificó el número de bostas y se clasificó según el tipo de animal (guanaco (*Lama guanicoe*), caballo y ganado vacuno (raza Hereford). Para ello, al final de la estación de verano del 2018 (marzo), sólo se cuantificaron las bostas frescas descartando las bostas con características más viejas (secas y en estado de degradación) provenientes de estaciones previas. Al finalizar la medición, todas las bostas fueron removidas con palas para evitar la confusión en los conteos futuros durante las siguientes estaciones, ya que el procedimiento se repitió al finalizar el otoño (mayo), invierno (septiembre) y primavera (diciembre).

Para calcular la cobertura del dosel arbóreo se sacó una foto hemisférica por encima de cada calafate, con un lente “ojo de pez” Sigma 8mm (Tokio, Japón) montado sobre una cámara digital Nikon de 35mm (Tokio, Japón), siguiendo la metodología empleada por Soler (2012). Para ello, la cámara se niveló con un trípode y las fotos fueron tomadas durante la mañana orientadas hacia al norte evitando la influencia directa del sol. Para el análisis de las imágenes se empleó el software Gap Light Analyzer v.2.0 (Frazer et al., 2001).

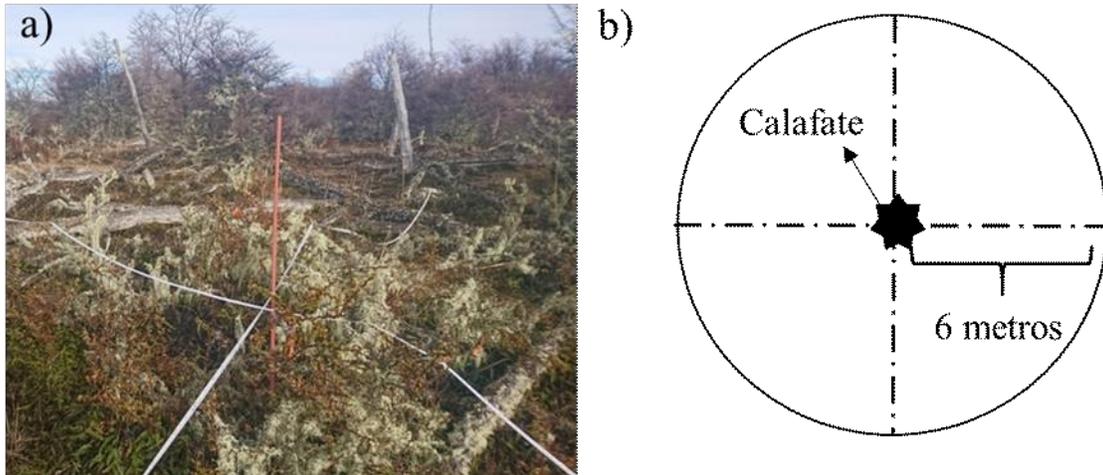


Figura 2.2. a) Arbusto de calafate en centro de parcela; b) esquema de la parcela circular alrededor del arbusto.

Condiciones micro climáticas y edáficas

En cada sitio, se seleccionó al azar uno de los 30 arbustos para colocar los registradores de datos (HOBO 88K, Onset). Para poder caracterizar variables climáticas bajo y fuera de la copa, se utilizaron dos registradores en cada sitio: dentro de la copa de los arbustos y fuera de la misma (0,5 m fuera de la influencia de la copa). Cada sensor de temperatura del suelo se colocó a 10 cm de profundidad y cada sensor de temperatura del aire a 60 cm encima del suelo. La temperatura del aire, la temperatura del suelo y la humedad relativa del aire fueron registradas durante enero y febrero, junio y julio de 2018 diariamente y cada 60 minutos por los registradores de datos mencionados. La radiación fotosintéticamente activa (PAR) se midió a 5 cm sobre el suelo con un ceptómetro digital (Decagon AccuPAR LP-80), bajo y fuera de los arbustos. La PAR y las siguientes variables climáticas y edáficas fueron tomadas en enero 2018 bajo y fuera y fuera de la copa de los arbustos.

La densidad aparente del suelo se obtuvo sacando muestras de suelo con un cilindro ($184,7 \text{ cm}^3$) a 5 cm de profundidad eliminando la densa red de raíces (champa) para evitar contenido vegetal en la muestra. Luego se secaron en un horno a $70 \text{ }^\circ\text{C}$ por 48 horas y se pesaron con una balanza de precisión ($\pm 0,0001 \text{ g}$). La densidad aparente se calculó como la relación entre el peso seco obtenido (g) y el correspondiente volumen del cilindro (cm^3). El agua en el suelo se midió con una sonda de humedad MP406 (ICT, Australia) a 10 cm de

profundidad y la altura del estrato herbáceo se midió con una regla de madera. Para evaluar la cobertura de suelo se realizaron 4 transectas de 45 cm en las cuatro orientaciones (Norte Sur, Este y Oeste) dentro y fuera del arbusto para registrar cada 1 cm la cobertura de suelo desnudo y la cobertura de residuo leñoso mediante el método de intercepción puntal (Brancaleoni et al., 2003).

Disponibilidad de semillas bajo la copa

En la mitad de los calafates se cuantificó el número de semillas de ñire y la biomasa de hojarasca. Para ello se colocaron trampas circulares (recipientes plásticos con un área de 0,007 m²). Las trampas se enterraron al nivel del suelo y se colocaron en los cuatro puntos cardinales (Norte, Sur, Este y Oeste) dentro y fuera de la copa del calafate. Cada muestra se separó en semillas de ñire y hojarasca. Se contabilizó el número total de semillas y se pesaron con una balanza de precisión ($\pm 0,0001$ g). Para calcular el peso individual de las semillas se dividió el peso total por el número de semillas. Del total de las semillas se tomaron al azar 15 muestras de 25 semillas cada una y se las clasificó en semillas llenas (con endosperma bien desarrollado) y vacías. A las semillas llenas se les determinó la viabilidad mediante la prueba de tetrazolium (2, 3, 5-trifenil tetrazolium cloruro al 1%). Para ello, los embriones se mantuvieron embebidos en dicha solución durante 24 horas, a 25°C y en oscuridad. Las semillas que adquirieron coloración rojiza fueron consideradas como viables y las semillas sin teñir fueron calificadas como no viables (Moore, 1986). La hojarasca se secó en estufa (a 60°C por 24 h) y se pesó con balanza de precisión ($\pm 0,0001$ g).

Análisis estadísticos

Caracterización de los sitios:

Estructura vegetal

La densidad y altura de la regeneración de ñire; la densidad, altura y diámetro de los árboles adultos (DAP); el área basal (AB) y la cobertura del dosel forestal se analizaron mediante modelos mixtos lineales generalizados (MLGMs). Para el promedio de la densidad de la regeneración de ñire y para la densidad de árboles adultos, se utilizó la distribución binomial negativa con función de enlace log, y para el AB. Para el porcentaje de cobertura de dosel se utilizó la distribución beta con función de enlace logit. El número de árboles adultos y el área basal fueron transformados con la raíz del valor +1 considerando que

algunos calafates no tenían árboles adultos alrededor. Se utilizó como factor fijo el sitio (Sitio 1 n=30, Sitio 2 n=30 y Sitio 3 n=30). Para la altura de la regeneración, la altura de los árboles adultos y para el DAP se utilizó la distribución gamma con función de enlace log. Se utilizó como factor fijo el sitio (Sitio 1 n=6, Sitio 2 n=12 y Sitio 3 n=18). Para todos los análisis se utilizó como factor aleatorio el subsitio (réplica de los sitios).

Frecuencia de uso animal

La frecuencia de uso animal de los distintos animales (guanaco, bovino o equino) se analizó mediante el promedio de bostas con Modelos Lineales Generalizados Mixtos (MLGMs) con distribución binomial negativa y función de enlace log. Se utilizó como factor fijo el sitio (Sitio 1 n=60, Sitio 2 n=60, Sitio 3 n=60) y como factor aleatorio el subsitio.

Efecto del calafate sobre el microambiente

Condiciones climáticas:

Los datos de los registradores climáticos se utilizaron para evaluar la temperatura máxima y mínima del suelo y del aire y para calcular la amplitud térmica. Luego mediante MLGMs se analizó la temperatura máxima del aire y la amplitud del aire con distribución normal y función identity considerando que los datos presentaron una distribución normal según el test de Shapiro-Wilks (Mahibbur y Govindarajulu, 1997).

En enero y febrero se evaluó la temperatura máxima del aire, la temperatura máxima del suelo, la amplitud térmica del aire, la amplitud térmica del suelo, y la humedad relativa del aire. Considerando la normalidad de los datos el análisis se realizó mediante ANOVA y la comparación por pares se realizó con el test de Tukey. Para ello se utilizó como factor fijo la ubicación dentro (n=144) y fuera de la copa (n=144) En junio y julio se evaluó la temperatura mínima del aire, la temperatura mínima del suelo, la amplitud térmica del aire, la amplitud térmica del suelo y la humedad relativa del aire. Los datos presentaron una distribución normal por lo que se analizaron mediante ANOVA y la comparación por pares se realizó con el test de Tukey. Para ello se utilizó como factor fijo la ubicación dentro (n=182) y fuera de la copa (n=182). Cabe destacar que en los dattalogers hubieron faltantes de datos por diversos motivos (ej.descarga de datos, errores). La radiación fotosintéticamente activa (PAR) también se analizó mediante MLGMs con distribución gamma y función de

enlace log. El factor fijo fue el sitio (S1 n=60, S2 n=60, y S3 n=60) y la ubicación (dentro n=90, fuera n=90) y como factor aleatorio se utilizó la réplica de los sitios.

Condiciones edáficas

La densidad aparente del suelo, el agua en el suelo, la cobertura de suelo, la altura del estrato herbáceo se analizaron mediante modelos lineales generalizados mixtos (MLGMs) utilizando como factor fijo el sitio (S1 n=60, S2 n=60, y S3 n=60) y la ubicación (dentro n=90, fuera n=90). Como factor aleatorio se utilizó el subsitio. La densidad aparente se analizó con distribución normal y función de enlace identity. El porcentaje de agua y la cobertura de suelo (desnudo y residuo) se analizó mediante distribución beta con función de enlace logit. La altura del estrato herbáceo se analizó mediante distribución gamma y función de enlace log.

Para entender la combinación de factores que mejor explican las diferencias entre la ubicación bajo y fuera de la copa en los distintos sitios se realizó un análisis de componentes principales (ACP) usando la distancia Euclídeana. Para ello se usó una matriz de correlación compuesta por variables edafoclimáticas.

Hojarasca y llegada de semillas

La hojarasca, el número de semillas y el peso individual de las mismas se analizaron mediante modelos lineales generalizados mixtos (MLGMs). La hojarasca y el peso individual de las variables fueron analizadas con distribución gamma y función de enlace log. El número de semillas se analizó con distribución binomial negativa con función de enlace log. Se utilizó como factor fijo el sitio (S1 n=60, S2 n=60, y S3 n=60) y como término aleatorio las repeticiones (sub-sitios) anidadas al sitio.

Los análisis estadísticos se realizaron con el software estadístico InfoStat (Di Rienzo et al., 2018), excepto las variables de porcentajes. Los análisis de MLGMs en infostat se ajustaron usando los paquetes del lenguaje de R nlme (Pinheiro et al., 2018) y lme4 (Bates et al., 2015) a través de la interface Infostat (R Core Team, 2020). Los porcentajes se analizaron a través del programa Rstudio (R Core Team, 2020) y el paquete glmmTMB (Magnusson et al., 2017). El ACP se realizó con el software PC-ORD 5.0 usando la distancia Euclídeana (McCune y Mefford, 2011).

RESULTADOS

Caracterización del sitio

El sitio 1 (S1) se caracterizó por un alto número de regeneración de ñire, un bajo número de individuos adultos y menor área basal (Tabla 2.1). En contraste el sitio 3 (S3) tuvo una baja cantidad de plántulas pero alto número de adultos (así como área basal y cobertura del dosel (Fig. 2.3)). El sitio 2 (S2) tuvo características intermedias. Con respecto a las características de los individuos (altura de la regeneración y de los árboles adultos así como su DAP) no presentaron diferencias entre sitios (Tabla 2.1). En cuanto al uso animal, el S1 fue usado sobretodo por ganado equino, mientras que en S3 por guanacos y ganado bovino. En el caso del S2, éste no evidencio uso de equino y presentó valores intermedios de guanacos y bovinos (Tabla 2.2).

Variables climáticas y edáficas bajo y fuera de la copa del arbusto

En el verano la máxima temperatura del aire, la amplitud térmica del aire, la máxima temperatura del suelo, la amplitud de la temperatura del suelo y la humedad relativa del aire fueron significativamente menores bajo la copa del arbusto (Tabla 2.4). En el invierno la temperatura mínima del suelo y la humedad relativa del aire fueron significativamente mayores bajo la copa del arbusto. La amplitud térmica del aire y del suelo mostraron el comportamiento opuesto, mientras que la temperatura mínima del aire no mostró diferencias significativas (Tabla 2.4). Si bien la PAR fue menor dentro del arbusto, se observó una interacción arbusto*sitio ($X^2=12,55$, $p=0,002$) debido a que S2 y S3 fuera de la copa tuvieron valores similares, mientras que dentro de la copa S3 tuvo menor radiación que S2 (Fig. 2.4).

La densidad aparente del suelo fue menor dentro de la copa y mayor en S1. El agua en el suelo fue menor bajo la copa del arbusto y menor en S1 (Tabla 2.5). El porcentaje de residuos leñosos fue significativamente mayor en S3 y menor en S1, sin observarse diferencias bajo o dentro de la copa (Tabla 2.5). La altura del estrato herbáceo fue mayor bajo la copa del arbusto y no se observaron diferencias en los distintos sitios (Tabla 2.5). La cobertura del suelo desnudo mostró una interacción arbusto*sitio ($X^2=34,43$, $p<0,001$). En la Figura 2.5 se puede observar que fuera del arbusto el S1 tuvo mayor cobertura de suelo desnudo mientras que bajo la copa del arbusto no se observaron diferencias significativas entre los distintos sitios.

Tabla 2.1. Valores medios (\pm EE) de la densidad decalafate, densidad de regeneración de ñire (individuos.ha⁻¹), densidad de árboles adultos (individuos.ha⁻¹), altura de la regeneración de ñire (cm), altura de los árboles (m), diámetro a la altura del pecho (DAP) y área basal (cm².ha⁻¹), y cobertura del dosel (%) en los distintos sitios (S1, S2 y S3).

Sitio	Densidad de calafate	Densidad de regeneración	Densidad de árboles	Altura de regeneración	Altura de árboles	DAP de árboles	Área basal	Cobertura del dosel
S1	2263 \pm 133,56 a	1311,52 \pm 166,53a	0,23 \pm 0,09 c	70,54 \pm 3,64	4,95 \pm 0,45	22,90 \pm 6,14	140,11 \pm 73,92 c	19,24 \pm 2,02b
S2	1090 \pm 79,57 b	674,92 \pm 84,41b	0,87 \pm 0,23 b	88,19 \pm 6,80	3,33 \pm 0,31	15,10 \pm 2,68	169,64 \pm 53,13 ab	19,72 \pm 2,07b
S3	645 \pm 64,03 c	274,09 \pm 43,93 c	1,9 \pm 0,44 a	87,91 \pm 12,96	4,00 \pm 0,31	15,85 \pm 3,61	375,01 \pm 126,10 a	28,14 \pm 2,95a
χ^2	128,35	49,26	23,02	3,43	4,93	0,75	8,42	21,58
p	<0,001	<0,001	<0,001	0,180	0,085	0,69	0,0148	<0,001

Valores de $p < 0,05$ indican diferencias significativas. Diferentes letras en cada columna indican medias significativamente distintas con el test de LSD ($p < 0,05$).

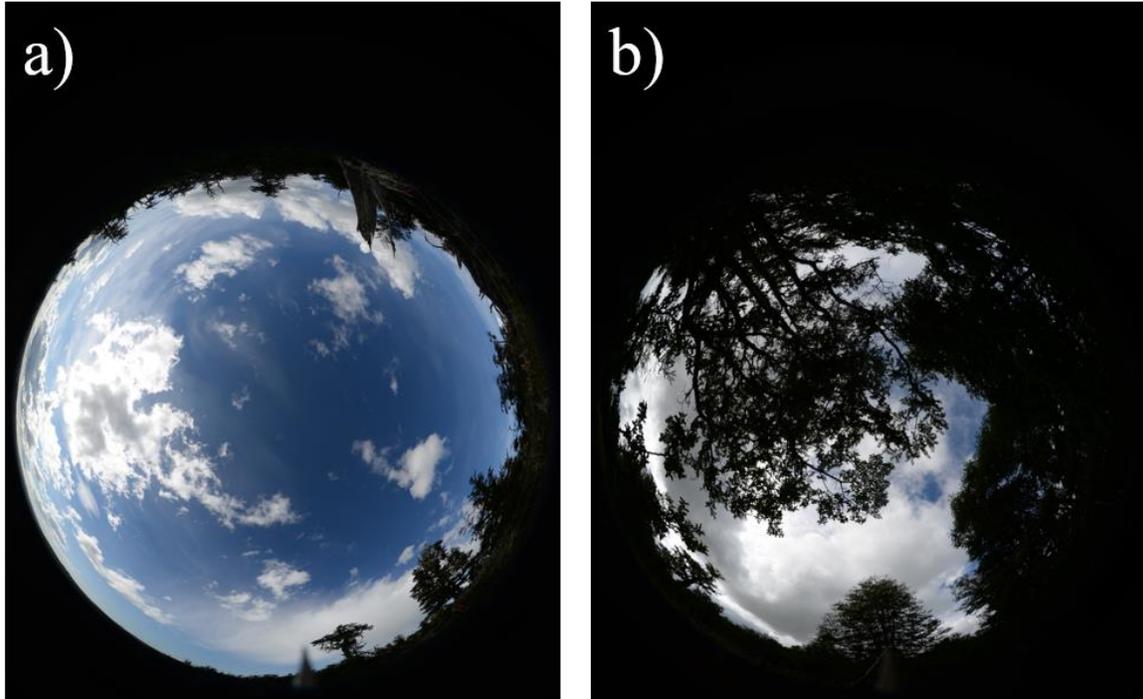


Figura 2.3. Fotos hemisféricas mostrando la cobertura de dosel del sitio con (a) baja área basal forestal (S1) y (b) con alta área basal forestal (S3).

Tabla 2.2. Valores medios (\pm EE) de número de bostas por hectárea de los animales (guanacos nativos, bovinos y equinos) en los distintos sitios (S1, S2 y S3). Bovino incluye toros en S1 y vacas en S2 y S3.

Factor	Nativo	Equino	Bovino
S1	74,27 \pm 23,89 b	74,25 \pm 16,94 a	244,13 \pm 34,30 b
S2	286,55 \pm 51,26 a	-	309,92 \pm 45,56 b
Sitio S3	233,48 \pm 45,74 a	8,47 \pm 4,12 b	535,00 \pm 61,22 a
X^2	21,34	20,88	20,02
p	<0,001	<0,001	<0,001

Valores de $p < 0,05$ indican diferencias significativas. Diferentes letras en cada columna y para cada factor indican medias significativamente distintas con el test LSD ($p < 0,05$).

Tabla 2.3. Valores medios (\pm EE) de la máxima temperatura del aire ($^{\circ}$ C), amplitud térmica del aire ($^{\circ}$ C), la máxima temperatura del suelo ($^{\circ}$ C), la amplitud de la temperatura del suelo ($^{\circ}$ C) y la humedad relativa (%) del aire bajo y fuera de la copa del arbusto en los meses más calidos (Enero y Febrero).

	Máxima t $^{\circ}$ aire	Amplitud t $^{\circ}$ aire	Máxima t $^{\circ}$ suelo	Amplitud T $^{\circ}$ suelo	Humedad relativa
Bajo	18,61 \pm 0,29 b	14,53 \pm 0,29 b	12,11 \pm 0,14 b	3,68 \pm 0,14 b	72,65 \pm 0,97 a
Fuera	20,31 \pm 0,35 a	16,15 \pm 0,38 a	16,47 \pm 0,27 a	7,14 \pm 0,24 a	67,13 \pm 0,96 b
F	16,79	13,63	233,37	109,03	26,28
p	<0,001	<0,001	<0,001	<0,001	<0,001

Valores de $p < 0,05$ indican diferencias significativas. Diferentes letras en cada columna y para cada factor indican medias significativamente distintas con el test de Tukey.

Tabla 2.4. Valores medios (\pm EE) de la mínima temperatura del aire ($^{\circ}$ C), amplitud térmica del aire ($^{\circ}$ C), la mínima temperatura del suelo ($^{\circ}$ C), la amplitud de la temperatura del suelo ($^{\circ}$ C) y la humedad relativa del aire (%) bajo y fuera de la copa del arbusto en los meses más fríos (Junio y Julio).

	Mínima t $^{\circ}$ aire	Amplitud t $^{\circ}$ aire	Mínima t $^{\circ}$ suelo	Amplitud t $^{\circ}$ suelo	Humedad relativa
Bajo	-4,86 \pm 0,24	8,05 \pm 0,25b	-0,74 \pm 0,07a	0,40 \pm 0,04b	81,34 \pm 0,58a
Fuera	-4,45 \pm 0,22	10,46 \pm 0,31a	-1,71 \pm 0,08b	0,57 \pm 0,04a	76,47 \pm 0,68b
F	1,57	37,17	113,98	9,94	29,48
p	0,212	<0,001	<0,001	0,002	<0,001

Valores de $p < 0,05$ indican diferencias significativas. Diferentes letras en cada columna y para cada factor indican medias significativamente distintas con el test de Tukey.

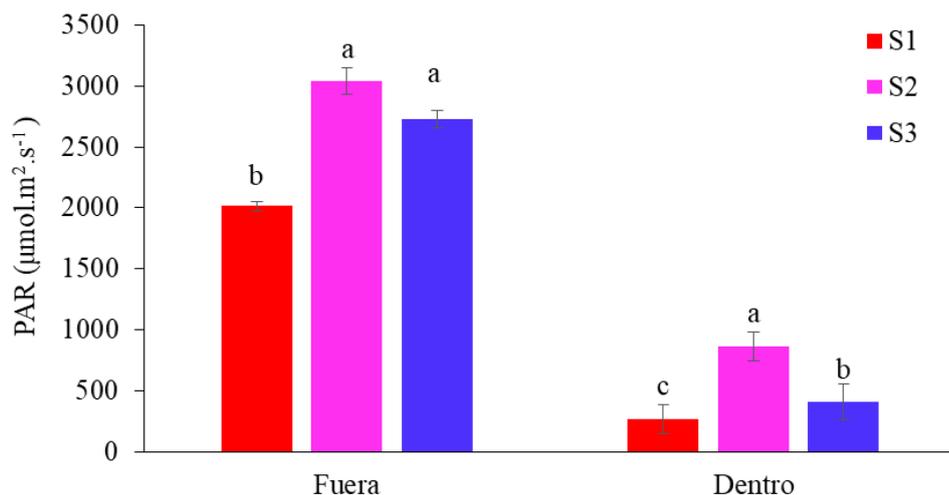


Figura 2.4. Promedio de la radiación fotosintéticamente activa (PAR, $\mu\text{mol.m}^2.\text{s}^{-1}$) dentro y fuera del arbusto en los distintos sitios (S1, S2 y S3). Barras indican error estándar ($\pm\text{EE}$) y las letras distintas indican diferencias significativas de medias con la prueba de LSD ($p < 0,05$).

Tabla 2.5. Valores medios ($\pm\text{EE}$) densidad aparente (gr.cm^{-3}), agua en el suelo (%), residuos leñosos (%), altura del estrato herbáceo (cm), dentro y fuera de la copa de los arbustos y los distintos sitios (S1, S2 y S3).

	Factor	Densidad aparente	Agua en el suelo	Residuo leñoso	Estrato herbáceo
Arbusto	Dentro	0,66 \pm 0,02 b	9,25 \pm 0,41b	1,22 \pm 0,04	16,92 \pm 0,86 a
	Fuera	0,83 \pm 0,02 a	10,33 \pm 0,33a	1,29 \pm 0,05	13,84 \pm 0,64 b
	χ^2	57,32	7,20	1,39	28,28
	P	<0,001	0,007	0,238	<0,001
Sitio	S1	0,93 \pm 0,02 a	8,78 \pm 0,41 b	1,16 \pm 0,05 b	11,09 \pm 0,59
	S2	0,62 \pm 0,02 b	9,56 \pm 0,48 ab	1,27 \pm 0,05 ab	19,25 \pm 1,06
	S3	0,67 \pm 0,03 b	15,56 \pm 0,46 a	1,34 \pm 0,06 a	15,81 \pm 0,84
	χ^2	68,17	5,59	7,71	2,62
	p	<0,001	<0,001	0,02	0,270
Sitio*	χ^2	0,67	0,55	0,90	0,03
arbusto	p	0,510	0,758	0,63	0,983

Valores de $p < 0,05$ indica diferencias significativas. Diferentes letras en cada columna y para cada factor indican medias significativamente distintas con el test de LSD.

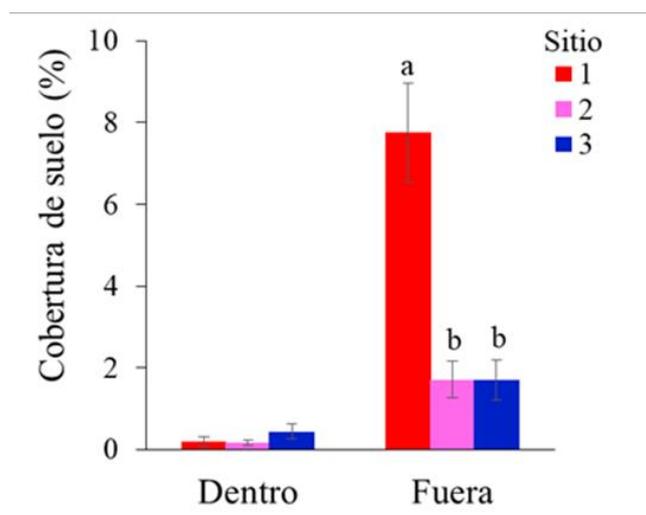


Figura 2.5. Interacción sitio*arbusto para la cobertura de suelo desnudo (%). Las barras indican error estándar (\pm EE) y las letras distintas indican diferencias significativas de medias con el test LSD ($p < 0,05$).

A partir del análisis ACP en base a las variables edafoclimáticas, se seleccionaron los dos primeros ejes que explican el 61,8 % de la varianza de los datos. El eje 1 (57,3 % de la varianza explicada) se relacionó negativamente con la temperatura del suelo (-0,934), la temperatura del aire (-0,823) y la PAR (-0,817). El eje 2 (20,6 % de la varianza explicada) se relacionó negativamente con la densidad aparente del suelo (-0,710), y negativamente con la cobertura del suelo desnudo (-0,526). El ordenamiento de las muestras permitió diferenciar un gradiente climático en el eje 1 que mostró una clara separación de los tratamientos bajo la copa del arbusto hacia los valores positivos del eje (círculos del lado derecho del gráfico) y fuera de la copa del arbusto hacia los valores negativos del eje del (triángulos del lado izquierdo del gráfico) (Fig. 2.6). Asimismo, el eje 2 mostró un gradiente edáfico donde se observó que del lado derecho las muestras correspondientes a S1 fuera de la copa del arbusto presentaron una marcada separación de S2 y S3, mientras que las muestras bajo el dosel arbustivo de S1, S2 y S3 fueron similares entre sí indicando que a pesar de haber variabilidades edáficas entre sitios, las características del suelo son similares bajo la copa del arbusto.

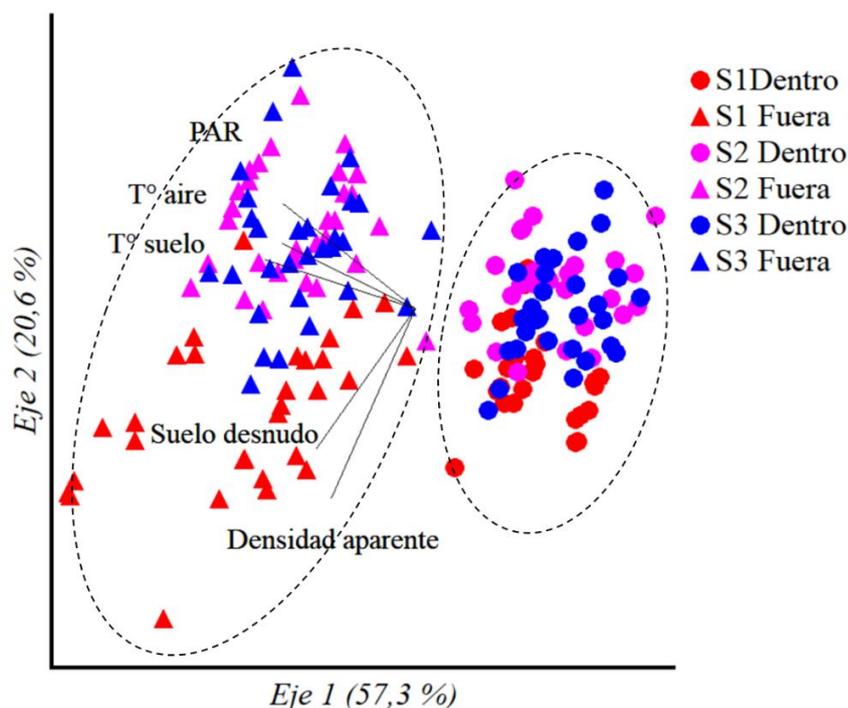


Figura 2.6. Análisis de componentes principales basado en variables edafoclimáticas dentro y fuera de los arbustos y en los distintos sitios (Sitio 1 dentro del arbusto = círculos rojos, fuera del arbusto = triángulos rojos; Sitio 2 dentro del arbusto = círculos magenta, fuera del arbusto = triángulos magentas; Sitio 3 dentro del arbusto = círculos azules, fuera del arbusto = triángulos azules).

Disponibilidad de semillas de ñire bajo la copa

El resultado del análisis de coeficientes de Spearman demostró que el número de semillas se correlacionó positiva y significativamente ($p < 0,05$) con la cobertura del dosel arbóreo dentro ($\rho = 0,59$) y fuera del arbusto ($\rho = 0,57$) (Fig. 2.7).

En la tabla 2.6 se puede observar que la hojarasca mostró una diferencia marginalmente significativa siendo mayor bajo la copa del arbusto que fuera de la misma. El número de semillas y el peso individual de las mismas no presentaron diferencias significativas con respecto a la ubicación. En cambio, se detectó un efecto del sitio tanto para la hojarasca como para las semillas de ñire (Tabla 2.6). El S1 presentó significativamente menor hojarasca, menor número de semillas y menor peso individual que los otros dos sitios. Los resultados de los análisis de calidad de las semillas recolectadas indicaron que un 54,7% estaban vacías. El test de tetrazolium indicó que un 17,2 % de las semillas llenas eran viables, lo cual representó el 9,1 % de viabilidad con respecto al total de la muestra (considerando llenas y vacías).

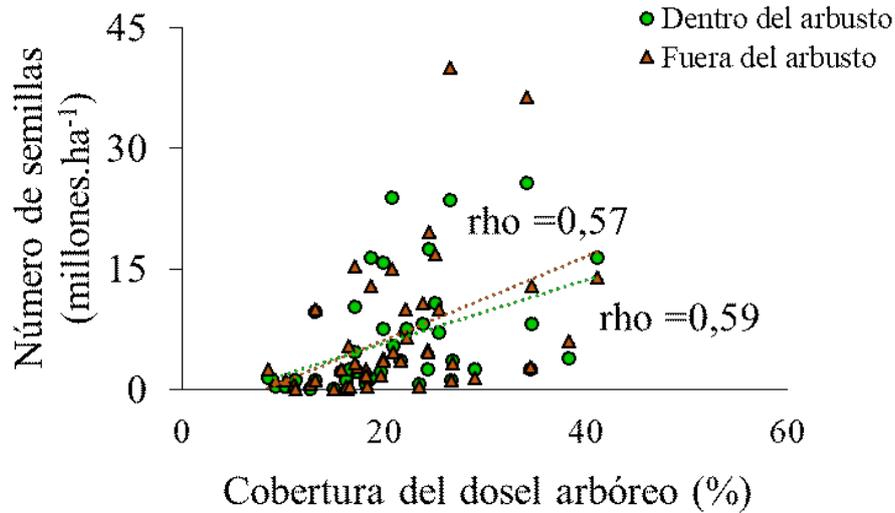


Figura 2.7. Análisis de correlación de Spearman entre el número de semillas (dentro y fuera del arbusto) y la cobertura del dosel arbóreo.

Tabla 2.6 Valores medios (\pm EE) de la hojarasca ($\text{kg}\cdot\text{ha}^{-1}$), el número de semillas de ñire ($\text{millones}\cdot\text{ha}^{-1}$), peso individual de semillas de ñire (mg), dentro y fuera de la copa de los arbustos y los distintos sitios (S1, S2 y S3).

		Hojarasca	Número de semillas	Peso individual
Arbusto	Dentro	56,97 \pm 3,64	6,0 \pm 0,6	1,01 \pm 0,08
	Fuera	43,25 \pm 5,70	6,7 \pm 0,9	0,98 \pm 0,08
	F	3,68	0,19	0,004
	p	0,055	0,659	0,843
Sitio	S1	30,26 \pm 2,72 b	3,2 \pm 0,4 b	0,78 \pm 0,12 b
	S2	50,77 \pm 6,84a	8,6 \pm 0,1a	0,96 \pm 0,10 ab
	S3	69,24 \pm 6,51a	7,1 \pm 0,6a	1,23 \pm 0,05 a
	F	15,68	10,04	6,59
	p	<0,001	0,006	0,037
Sitio*arbusto	F	0,26	0,20	4,25
	P	0,877	0,906	0,119

Valores de $p < 0,05$ indica diferencias significativas. Diferentes letras en cada columna y para cada factor indican medias significativamente distintas con el test de LSD.

DISCUSIÓN

Los resultados demostraron que, aunque los sitios comparten características similares entre sí (localización geográfica, tipo forestal, disturbios por fuego y ganadería) tienen al mismo tiempo características que los diferencian entre sí, lo cual permite definirlos y tratarlos de manera diferenciada en los Capítulos III y IV. El Sitio 1 posee la menor área basal de ñire por lo que se lo denominará “Baja AB”, seguido del Sitio 2 con un área basal intermedia “Media AB”, y por último el Sitio 3 con mayor área basal por lo que se lo denominará “Alta AB” de aquí en adelante.

Reducción del estrés ambiental bajo la copa de arbustos

Los resultados permitieron aceptar la hipótesis 1, considerando que la copa del arbusto genera cambios en el microclima y en las condiciones edáficas bajo la copa del arbusto. Si bien, Paul et al., (2004) determinaron que la temperatura del suelo es regulada por el dosel arbóreo y la hojarasca que producen, los arbustos de calafate generan un microclima bajo su dosel reduciendo las temperaturas extremas del suelo y del aire en el verano y disminuyendo las temperaturas mínimas del suelo durante el invierno. La menor temperatura del aire y del suelo bajo la copa del arbusto en el verano pudo ser consecuencia de la sombra que genera el arbusto considerando que calafate reduce la radiación solar bajo su copa en similitud con otros arbustos (Brooker et al., 2008; Liu et al., 2014; Galindo et al., 2017). Shen et al. (2022) determinaron que los arbustos reducen la temperatura de la superficie del suelo al reducir la superficie de suelo desnudo y al aumentar la evaporación por medio de la vegetación.

Peri et al. (2009a), describieron una mejor respuesta de ñire al estrés hídrico y la exposición a la luz en comparación con otras especies de *Nothofagus* (*N. pumilio*). Sin embargo, Soler et al. (2018) determinaron que eventos de sequía o bajas temperaturas extremas durante el verano puede generar la mortalidad del ápice de las plantas de ñire haciendo que se reduzca su crecimiento en altura. Los antecedentes indican que la radiación solar en bosques abiertos de Patagonia es uno de los factores que más perjudican el crecimiento y desarrollo de biomasa aérea en plántulas de *Nothofagus* (Lencinas et al., 2007; Martínez Pastur et al., 2011), por lo tanto, el rol de calafate como amortiguador de estos factores estresante podría ser de gran importancia para la regeneración arbórea.

Un aspecto potencialmente negativo del calafate es el menor contenido de agua del suelo, a pesar de que el aire tuvo una humedad relativa mayor. El menor porcentaje de

agua en el suelo pudo ser debida a la intercepción de la precipitación de la copa del arbusto que impide la llegada del agua al suelo. Asimismo, la mayor cobertura vegetal (estrato herbáceo) observada debajo del arbusto podría reducir el agua disponible mediante la evapotranspiración (Shen et al. (2022) o por la absorción considerando que las raíces del estrato herbáceo son densas y se concentran en los primeros centímetros del perfil del suelo, hecho que les permite aprovechar el agua de las capas superficiales del suelo (Golluscio et al., 2011). En este sentido se debe evaluar si el efecto de la protección a la radiación y la temperatura es mayor que el efecto de la reducción del agua, ya que esto podría afectar negativamente la supervivencia en etapas tempranas de la regeneración natural de las especies forestales de (Martínez Pastur et al., 2014; Peri et al., 2016a).

Los arbustos de calafate reducen el impacto producido por los herbívoros contribuyendo a la protección del suelo reduciendo la erosión mediante el aumento de la cobertura vegetal bajo su copa y mediante el aporte de hojarasca. Los impactos negativos observados en el suelo coinciden con la frecuencia de uso animal observada. El S1 (de aquí en adelante llamado de Baja AB), tuvo mayor uso animal lo cual se vió reflejado en el mayor porcentaje de suelo desnudo y en la mayor compactación del suelo. Es ampliamente reconocido que el uso intensivo de la ganadería genera impactos negativos en el suelo a través del pisoteo y de la eliminación de la vegetación (Dunne et al., 2011; Davidson et al., 2017). En este sentido, la copa de los arbustos de calafate atenúa las condiciones rigurosas generadas por la apertura del dosel forestal (temperatura del aire, temperatura del suelo, radiación fotosintéticamente activa) y por el impacto que generan los herbívoros en el suelo (compactación y mayor cobertura de suelo desnudo).

Disponibilidad de semillas de ñire bajo la copa del arbusto

Según los resultados obtenidos, la producción de semillas a nivel de sitio está fuertemente influenciada por el área basal remanente post-fuego, mientras que a nivel de micrositio las copas de los arbustos de calafate no representan un obstáculo (falta) o sumidero (acumulación) de semillas. Esto permite aceptar parcialmente la hipótesis 2, ya que el efecto del sitio fue el esperado, pero la potencial influencia del arbusto no pudo ser demostrada. La correlación de Spearman demostró que el número de semillas se correlacionó positivamente con la cobertura del dosel arbóreo dentro y fuera del arbusto. Los resultados demostraron que el número de semillas fue menor en el sitio Baja AB (S1) el cual tuvo mayor apertura forestal en contraposición con el sitio alta AB (S3). Por otro lado, se observó que la hojarasca y el peso individual de las semillas también fueron

significativamente menores en el sitio baja AB (S1) y mayores en el sitio alta AB (3). Estos resultados son consistentes con los antecedentes de la especie considerando que Bahamonde et al., (2018) determinó que la hojarasca producida por el dosel forestal está positivamente correlacionada con la cobertura del dosel arbóreo. Por otro lado, Soler (2013) informó que la producción de semillas en bosques de ñire, estuvo estrechamente relacionada al área basal de los distintos rodales estudiados y en otros bosques de *Nothofagus* (*N. pumilio*) también se observó que el número de semillas estuvo relacionado con la cobertura de copa (Torres et al., 2014).

El número de semillas promedio de los 3 sitios fue 6,3 millones.ha⁻¹ (con un rango de 3,2 millones.ha⁻¹ a 8,6 millones.ha⁻¹), indicando que los bosques alterados por fuego producen aproximadamente un 40% menos de semillas que los bosques de ñire bajo uso silvopastoril informados en la misma zona (Soler, 2012). El peso promedio individual de las semillas (0,001 g) coincide con los valores reportados anteriormente para el ñire (Premoli, 1991; González et al., 2006; Bahamonde et al., 2018). Sin embargo, se puede observar un gradiente de menor a mayor peso individual en coincidencia con el gradiente de área basal de los sitios. Esto indicaría que Bahamonde et al., (2018) determinaron que la regeneración en el sitio Baja AB (1) tiene menos posibilidad de establecerse considerando que el establecimiento en plántulas de ñire está relacionado con el tamaño individual de la semilla. Por otro lado, la viabilidad promedio de los sitios se encontró dentro del rango previamente descrito para la especie (Soler et al., 2010; Bahamonde et al., 2011). Incluso el test de tetrazolium indicó que el 17% de las semillas llenas eran viables lo cual resulta positivo considerando que Soler et al. (2010) registraron un valor similar en bosques primarios y secundarios de ñire sin evidencia de fuego. Donoso, (2006) y Cellini (2010) describen que las semillas más livianas de *Nothofagus* alcanzan mayores distancias de dispersión, pero éstas son menos viables. Por otro lado, Soler et al. (2018) informaron que la supervivencia de las plántulas de ñire en el bosque con y sin manejo silvopastoril tiene baja probabilidad de supervivencia, principalmente si la regeneración proviene de semilla. Cabe destacar que en baja AB (S1), se observó mayor densidad de regeneración de ñire y una mayor densidad de arbustos de calafate. En este sentido la asociación ñire-calafate observada en los sitios alterados por fuego y ganadería podrían estar indicando una dinámica de sucesión hacia una recuperación del ecosistema como indican Rovere et al. (2005).

CONCLUSIÓN

Los resultados de este capítulo permiten concluir que la copa de los arbustos de calafate atenúan las condiciones rigurosas generadas por las drásticas aperturas forestales resultantes de incendios antiguos (menor temperatura máxima del aire y del suelo durante el verano lo cual genera una menor amplitud térmica del aire, y menor temperatura mínima del suelo y menor amplitud térmica del aire y de suelo, y menor PAR) y al reducir los efectos negativos producidos por la ganadería en el suelo (menor compactación y suelo desnudo). Estas condiciones resultarían favorables para la regeneración de ñire, excepto el caso del contenido de agua para lo cual debería verificarse dicha interacción. Luego, el número de semillas que llega bajo de la copa es similar al número de semillas que llega fuera de la copa. Esto evidencia un rol neutro del arbusto sobre la disponibilidad de semilla, pero al mismo tiempo evidencia que sí habrá semillas de ñire bajo las copas con potencial de germinación. A su vez, el número de semillas que cae bajo o fuera de la copa está positivamente correlacionado con la cobertura forestal remanente en los sitios afectados por fuego. Por lo tanto, en sitios más degradados el AB remanente es crítica para asegurar la fuente de semillas.

CAPÍTULO III: *Plántulas de ñire creciendo bajo-fuera de la copa del arbusto del calafate y en ausencia-presencia de la ganadería*

INTRODUCCIÓN

La combinación de fuego y pastoreo, conocida como herbivorismo pírico (Fuhlendorf et al., 2009), modifica la estructura vegetal original y favorece la colonización de especies arbustivas rebrotantes en zonas que anteriormente estaban ocupadas por bosques (Blackhall et al., 2015; Kitzberger et al., 2016; Landesmann et al., 2021). Estos arbustos pioneros pueden generar un efecto facilitador para aquellas especies menos tolerantes al estrés biótico y abiótico (Perea et al., 2014; Navarro-Cano et al., 2019; Crockett y Hurteau, 2022). Los arbustos poco palatables, especialmente aquellos que poseen espinas (Hanley et al., 2007), favorecen la supervivencia y el crecimiento de plantas que crecen en su cercanía (Callaway et al., 2000; Rebollo et al., 2002; Gómez-Aparicio et al., 2004; Pugnaire et al., 2004; Padilla y Pugnaire, 2006; Smit et al., 2007; López y Cavallero, 2017; Peebles-Spencer y Gorchov, 2017; Bannister et al., 2020; Wang et al., 2021b; Chillo et al., 2022). Por otro lado, como se observó en el Capítulo II y como evidencia la bibliografía, los arbustos pueden disminuir la radiación solar excesiva, la compactación del suelo, amortiguar la temperatura del aire, la temperatura del suelo, entre otras (Veblen et al., 2004; Heinemann y Kitzberger, 2006; Callaway, 2007; Oliet y Jacobs, 2007; Cortina et al., 2011; Mosquera-Losada et al., 2015; Valenzuela et al., 2016; Al-Namazi et al., 2020; Arroyo et al., 2021; Parajuli et al., 2021; Sales Lucas et al., 2022).

La proximidad física de las plantas generalmente se relaciona con la competencia por la superposición de los recursos (por ejemplo, luz, agua, nutrientes del suelo) (Meloni et al., 2021). En el caso de especies arbustivas y arbóreas que crecen juntas, la competencia puede ocurrir a nivel del suelo, ya que los individuos compiten por los recursos subterráneos en rizosferas compartidas (Zamora et al., 2008). Si una especie aumenta su crecimiento en raíces, puede causar una disminución en el crecimiento de raíces de otra especie, lo que resulta en un efecto negativo de competencia (Mommer et al., 2012). La competencia también puede ocurrir en la superficie por la luz (Tilman, 1988), generando una mayor mortalidad de las plantas que crecen bajo la sombra de los competidores más altos (Walters et al., 2016, 2020).

Por otro lado, los cambios en las condiciones ambientales afectan la morfología y la asignación de biomasa (hojas, tallos, raíces) de las plantas (Lencinas et al., 2007;

Radice y Arena, 2015; Bebre et al., 2020). Sin embargo, si el crecimiento se ve afectado o no, dependerá de la plasticidad fenotípica individual de las especies (Bebre et al., 2020; Xu et al., 2020). La plasticidad fenotípica es la capacidad de un genotipo para producir diferentes rasgos fisiológicos o morfológicos en diferentes entornos (Wang y Callaway, 2021; Xu et al., 2020). Por ejemplo, cuando la luz es limitada algunas plantas pueden aumentar el tamaño de sus hojas (Bebre et al., 2020) o generar una morfología más arbustizada ante altas cargas ganaderas (Echeverría et al., 2014). Por lo tanto, el efecto neto de la facilitación y competencia dependerá de las características de las especies facilitadoras, de las especies protegidas, y de las condiciones ambientales del entorno (Callaway y Walker, 1997; Jensen et al., 2012; García-Cervigón et al., 2013; Walters et al., 2020; Bonanomi et al., 2021).

Se observó que el ñire y el calafate coexisten exitosamente en sitios afectados con fuego y ganadería en el ecotono de Tierra del Fuego (capítulo I) y que el calafate amortigua el impacto negativo que generan los herbívoros en los árboles jóvenes de ñire (Bustamante et al., 2021). También se observó que el calafate no impide la llegada de las semillas de ñire bajo su copa y provee un microambiente favorable para el crecimiento de las plántulas de ñire (capítulo II). Sin embargo, se desconoce si los arbustos de calafate generan un efecto de facilitación-competencia en las plántulas de ñire. El objetivo de este Capítulo fue analizar el efecto de la copa del arbusto y el efecto de los herbívoros sobre el desempeño de las plántulas de ñire (supervivencia, morfología, potencial hídrico y biomasa) en bosques quemados de ñire. Para ello, se establecieron las siguientes hipótesis:

- Hipótesis 1: Los incendios forestales, al disminuir la cobertura forestal y aumentar la radiación fotosintéticamente activa, afectan negativamente las plántulas de ñire.

Predicción: menor supervivencia, mayor estrés hídrico y mayor biomasa subterránea en plántulas de ñire creciendo en sitios con menor área basal.

- Hipótesis 2: El calafate, al generar una barrera física y evitar el ingreso de los herbívoros, brinda una protección mecánica frente al impacto de los mismos en sitios degradados.

Predicción a: La supervivencia de las plántulas de ñire que crecen bajo la copa de los arbustos es similar a aquellas que crecen aisladas del ganado (con clausura).

Predicción b: La morfología de las plántulas de ñire que están expuestas al ganado es más arbustizada que aquellas que están protegidas.

Predicción c: El efecto de protección del calafate, es decir plántulas con mayor supervivenca y menor árbustización, se acentua en sitios con menor área basal.

MATERIALES Y MÉTODOS

Sitio de estudio y diseño experimental

El estudio se realizó de 2018 a 2020 en los sitios descritos en el Capítulo II (Alta, Media y Baja área basal). Se utilizaron los mismos calafates ($n = 90$) y se construyeron cercas de malla cima (1,2 m de altura) alrededor de la mitad de los arbustos seleccionados para evitar el ingreso de los herbívoros (Fig. 3.1). Se plantaron 10 plántulas de ñire dentro de cada arbusto en forma circular y 10 plántulas en el mismo patrón 0,5 m fuera de la influencia del arbusto ($n = 1800$). Las plántulas de ñire provinieron de áreas de regeneración cercanas a los sitios de estudio. Las mismas tenían tres años de edad y una altura media inicial de $2,8 \pm 0,5$ cm. Para verificar la edad de las plántulas se contabilizaron los nudos anuales de crecimiento (Cuevas, 2000). El trasplante se hizo a raíz desnuda en la primavera (octubre) de 2017. En noviembre del mismo año se realizó una reposición de las plántulas muertas ya que el 26% de las mismas no lograron instalarse. Se establecieron los siguientes tratamientos: plántulas de ñire creciendo a) con clausura y dentro del arbusto [(+)C(+)]A; b) con clausura y fuera del arbusto [(+)C(-)]A; c) sin clausura y dentro del arbusto [(-)C(+)]A; d) sin clausura y fuera del arbusto [(-)C(-)]A (Fig. 3.2).



Figura 3.1. Clausuras de calafate en el sitio con Alta área basal. En interior la directora de tesis Dra. Rosina Soler.

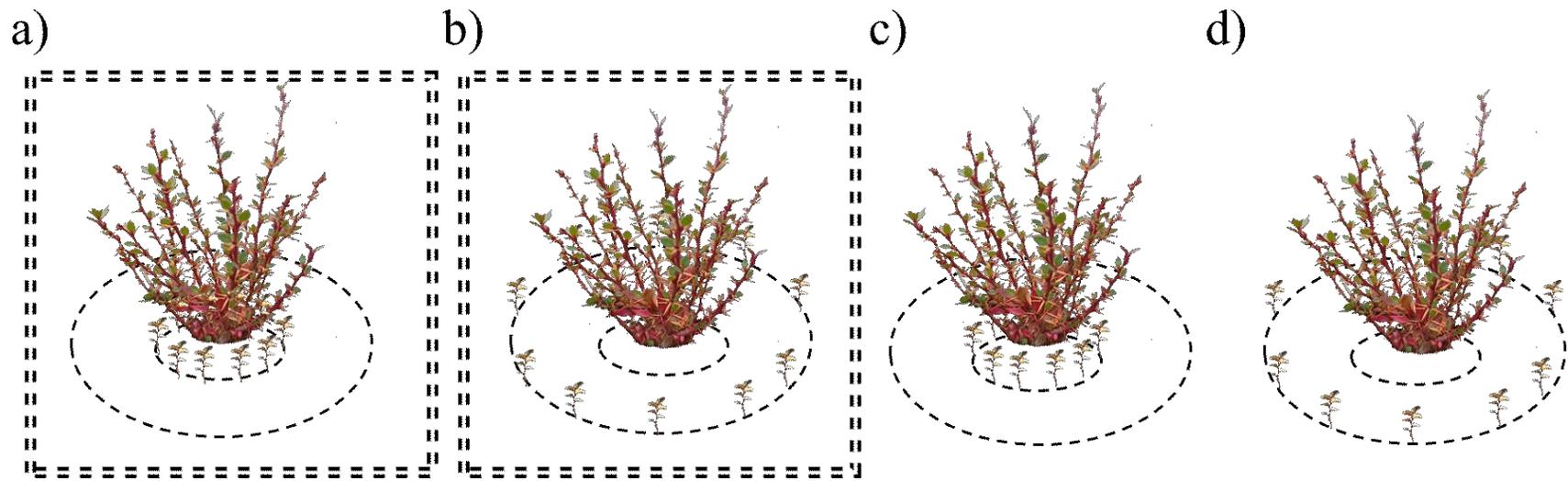


Figura 3.2. Diagrama del diseño experimental: a) con clausura-dentro del arbusto [(+)C(+)]A b) con clausura-fuera del arbusto [(+)C(-)]A; c) sin clausura-dentro del arbusto [(-)C(+)]A y d) sin clausura-fuera del arbusto [(-)C(-)]A.

Supervivencia y morfología de plantas de ñire

La supervivencia (%) y la morfología (diámetro en el cuello (mm), altura (cm), tamaño de hojas (mm), número de hojas y el número de ramas) de las plántulas de ñire se midieron durante tres veranos consecutivos de 2018 a 2020. El tamaño de la hoja se midió como el largo y el ancho de una hoja promedio de una plántula dada y luego se calculó el área foliar mediante la fórmula de una elipse ($\pi \cdot \text{largo}/2 \cdot \text{ancho}/2$). Además, se calculó la diferencia de crecimiento del diámetro a la altura del cuello (DAC) y de la altura. Para ello se calculó la diferencia entre el DAC y la altura de las plántulas que sobrevivieron en el 2020 con las del 2019.

Potencial hídrico y biomasa de plántulas de ñire

Durante el verano de 2020 (enero), todas las plántulas vivas fueron removidas y procesadas para estimar el potencial hídrico y la biomasa compartimentada. Para ello, a cada plántula se le hizo un corte a la altura del cuello de la raíz y se dividió la misma en parte aérea (tallo con hojas) y subterránea (raíces). Luego, la parte aérea de cada plántula se colocó en una cámara de presión Scholander (Modelo 600, PMS Instrument Co., EE. UU.) (Fig. 3.3a). El potencial hídrico de las plántulas, entre las 12:00 y las 15:00 horas, cuando las plantas experimentan el mayor estrés fisiológico. Se destinó un día por sitio y el orden de los sitios para la medición fue al azar. Finalmente, todas las partes de las plántulas se llevaron a estufa y se secaron a 60 °C durante 48 horas para determinar el peso de la biomasa total (g), biomasa aérea (g), y subterránea (g) en una balanza de presión ($\pm 0,0001$ g) (Fig. 3.3b). Además, se calculó el cociente entre la biomasa subterránea/aérea para obtener la relación.

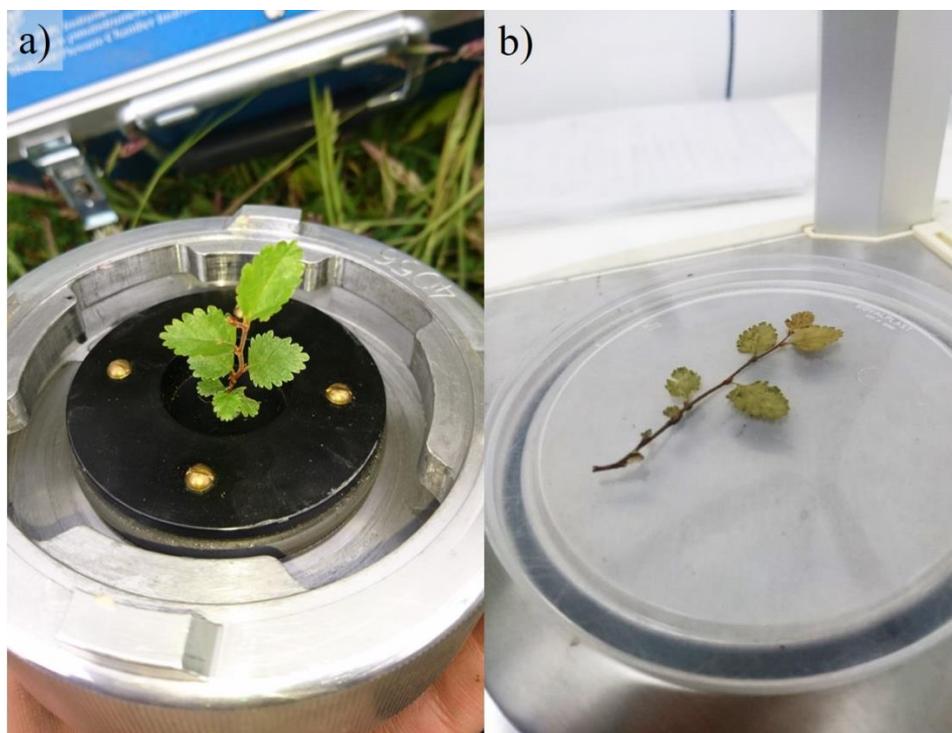


Figura 3.3. Plántula de ñire a) en bomba de Scholander; b) parte aérea de una plántula seca y dispuesta para el pesaje en balanza de precisión.

Análisis estadístico

La supervivencia de las plántulas de ñire en los distintos sitios y tratamientos se analizó mediante modelos lineales generalizados mixtos (MLGMs) utilizando la distribución binomial y la función de enlace logit. Se utilizó como factor fijo el sitio (Baja AB n=180, Media AB n=180, Alta AB n=180), y el tratamiento (con clausura dentro del arbusto [(+)C(+)]n=135; con clausura fuera del arbusto [(+)C(-)]n=135; sin clausura dentro del arbusto [(-)C(+)]n=135 y sin clausura fuera del arbusto [(-)C(-)]n=135). Como factor aleatorio se utilizó los subsitios (repeticiones de los sitios). Se evaluó la posible interacción entre los sitios y los tratamientos.

La supervivencia a lo largo del estudio se evaluó mediante un análisis de Kaplan-Meier. Para ello se utilizó cada plántula como repetición y el tiempo de supervivencia se expresó en meses (0 = plantación inicial en 2017 (n=180), 3 meses después plantación inicial (2018 n=180), 15 meses después de la plantación inicial (2019 n=180) y 27 meses después

de la plantación inicial (2020 n=180). Como criterio de clasificación se utilizaron el sitio y el tratamiento.

Las variables morfológicas de las plántulas de ñire también se analizaron mediante GLMMs. Para el diámetro a la altura del cuello, la altura y el área foliar se utilizó la distribución gamma con función de enlace log. Para el número de hojas se utilizó la distribución Poisson con función log. Se utilizó como factor fijo el sitio (Baja AB n= 116, Media AB n=131, Alta AB n=125) y el tratamiento (con clausura dentro del arbusto [(+)C(+)]A n=89; con clausura fuera del arbusto [(+)C(-)]A n=98; sin clausura dentro del arbusto [(-)C(+)]A n= 92 y sin clausura fuera del arbusto [(-)C(-)]A n=93). Como factor aleatorio se utilizaron los subsitios (repeticiones de los sitios). Además, se evaluó la posible interacción entre el sitio y el tratamiento.

Se calculó el índice de arbustización en las plantas que sobrevivieron en el último año como el cociente entre el número de ramas y la altura (Echeverría et al., 2014). También se calculó la diferencia de crecimiento de DAC y de la altura del último año como la diferencia entre la altura y el diámetro a la altura del cuello de las plantas vivas en el 2020 y la altura y el diámetro que tenían en el 2019. El índice de arbustización y la diferencia de crecimiento se analizaron mediante MLGMs. Se utilizó como factor fijo el sitio (Baja AB n=14, Media AB n=23, Alta AB n=39) y los tratamientos (con clausura dentro del arbusto [(+)C(+)]A n=17; con clausura fuera del arbusto [(+)C(-)]A n=26; sin clausura dentro del arbusto [(-)C(+)]A n=17 y sin clausura fuera del arbusto [(-)C(-)]A n=16). Como factor aleatorio se utilizaron los subsitios (repeticiones de los sitios). Además, se evaluó la posible interacción sitios*tratamientos.

El potencial hídrico (Mpa), la biomasa (subterránea, aérea, total) y la relación subterránea-aérea (cociente entre biomasa aérea/subterránea). Para el potencial hídrico y para la biomasa total se utilizó la distribución normal. Para la biomasa subterránea, aérea, la relación aérea- subterránea y para diferencia de crecimiento se utilizó la distribución gamma con función de enlace log considerando que los datos no presentaron una distribución normal según el test de Shapiro-Wilks (Mahibbur y Govindarajulu, 1997). Los factores fijos fueron el sitio (Baja AB n=14, Media AB n=23, Alta AB n=39) y el tratamiento (con clausura dentro del arbusto [(+)C(+)]A n=17; con clausura fuera del arbusto [(+)C(-)]A n=26; sin clausura

dentro del arbusto [(-)C(+)]A n=17 y sin clausura fuera del arbusto [(-)C(-)]A n=16). Como factor aleatorio se utilizaron los subsitios (repeticiones de los sitios). Además, se evaluó la posible interacción entre el sitio y el tratamiento.

Para entender la combinación de factores que mejor explican la morfología de las plántulas y la inversión de la biomasa en función de los tratamientos [con clausura con arbusto (+)C(+)]A; con clausura sin arbusto (+)C(-)]A; sin clausura con arbusto (-)C(+)]A y sin clausura sin arbusto (-)C(-)]A], se realizó un análisis de componentes principales (ACP) usando la distancia Euclideana. Para ello se utilizó una matriz de correlación basada en las variables morfológicas del último año (altura, área foliar, diámetro a la altura del cuello, número de hojas, número de ramas, índice de arbustización y la biomasa total, aérea, subterránea y la relación biomasa subterránea/aérea).

Todos los análisis se realizaron con el software estadístico InfoStat (Di Rienzo et al., 2018). Los MLGMs se ajustaron utilizando los paquetes nlme (Pinheiro et al., 2018) y lme4 (Bates et al., 2015) del lenguaje R (R Core Team, 2020) a través de la interfaz InfoStat. Todas las comparaciones de a pares fueron realizadas con la diferencia mínima significativa de Fisher (LSD) (Zar, 2010). El ACP se realizó con el software PC-ORD 5.0 (McCune y Mefford, 2011).

RESULTADOS

Supervivencia de las plantas de ñire

El análisis de supervivencia de Kaplan-Meier mostró una diferencia significativa en los diferentes sitios ($p < 0,001$). En el gráfico se puede observar que el 50% de las plántulas lograron sobrevivir a los 27 meses con respecto al periodo anterior en todos los sitios (Fig. 3.4). En el gráfico además se observó que el sitio de Baja AB presenta una curva de supervivencia que decrece más rápidamente que los otros sitios (Fig. 3.4).

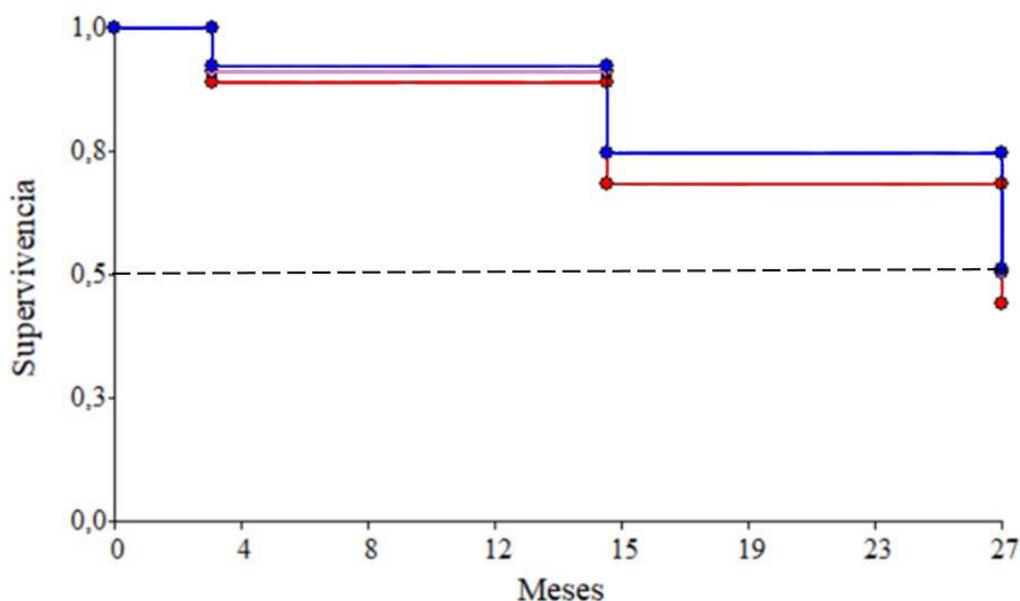


Figura 3.4. Curva de supervivencia de Kaplan-Meier a lo largo de los meses (0=plantación inicial; 15 meses después de la plantación inicial; y 27 meses después de la plantación inicial en diferentes sitios (Baja AB: rojo, Media AB: magenta y Alta AB: azul). Cabe destacar que el sitio de media AB y Alta AB se solapan a partir de los 15 meses.

La supervivencia de las plantas fue significativamente más alta en el tratamiento con protección de herbívoros (+)C(-)A, seguido del tratamiento bajo del arbusto (-)C(+A y por último los tratamiento (+)C(+A, y (-)C(-)A ($\chi^2=10,78$ $p=0,01$) (Fig 3.5). El promedio de la supervivencia de las plántulas de ñire fue similar en los distintos sitios (Baja AB= 25,3 %, Media AB= 33,5% y alta 34,7%) ($\chi^2=0,44$ $p=0,803$). Por otro lado, no se observó una interacción sitio tratamiento) ($\chi^2=8,72$ $p=0,190$).

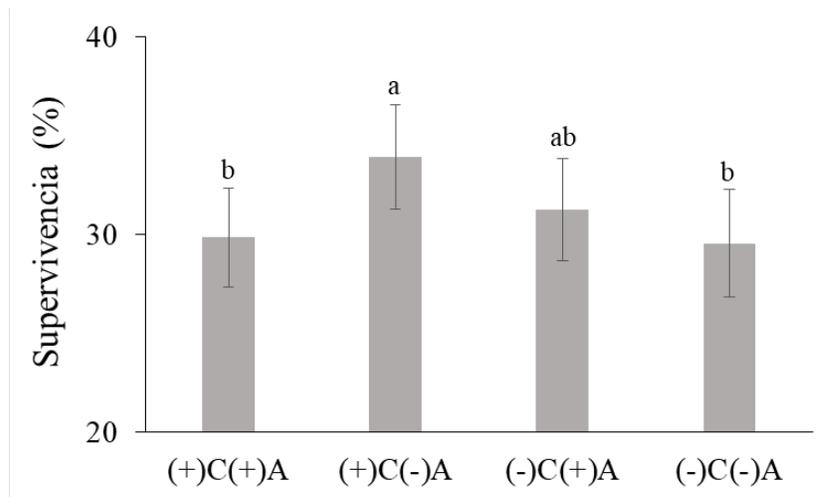


Figura 3.5. Valores medios (\pm EE) de la supervivencia (%) de plántulas de ñire en los distintos tratamientos [con clausura dentro del arbusto (+)C(+)A; con clausura fuera del arbusto (+)C(-)A; sin clausura dentro del arbusto (-)C(+)A; sin clausura fuera del arbusto (-)C(-)A]. Valores de $p < 0,05$ indican diferencias significativas. Diferentes letras en columnas y para cada factor indican medias significativamente distintas mediante test LSD ($p < 0,05$).

Morfología de las plántulas de ñire

Con respecto a la morfología de las plántulas de ñire, la altura no presentó diferencias significativas en los distintos sitios, pero si se observó una diferencia significativa en los distintos tratamientos (Tabla 3.1). La altura fue significativamente mayor en los ñires que se encontraban bajo la copa de los arbustos con y sin clausura [(+)C(+)A; (-)C(+)A] y fue menor el tratamiento que estaba totalmente expuesto [(-)C(-)A]. El diámetro a la altura del cuello (DAC) presentó diferencias significativas en el sitio y en el tratamiento (Tabla 3.1). El DAC fue significativamente menor en el sitio de Baja AB en comparación con los sitios de Media AB y Alta AB. En los distintos tratamientos se observó que el diámetro a la altura del cuello fue significativamente menor en el sitio con clausura y debajo del arbusto (+C+A), y significativamente mayor en el tratamiento sin protección (-C-A). El número de hojas también presentó diferencias significativas en el sitio y en el tratamiento (Tabla 3.1). El número de hojas fue significativamente menor en el sitio baja AB y significativamente mayor en el sitio media AB. En los distintos tratamientos se observó que el número de hojas fue

significativamente mayor en los tratamientos sin arbustos, con y sin clausura [(+)C(-)A; (-)C(-)A], en comparación con los tratamientos con arbusto, con y sin clausura [(+)C(+A); (-)C(+A)]. El área foliar mostró una interacción significativa sitio*tratamiento ($\chi^2=20,85$; $p=0,002$). Las plántulas que crecieron debajo del arbusto y sin clausura, o aquellas que crecieron totalmente expuestas (-)C(-)A tuvieron significativamente mayor área foliar en el sitio Alta AB (Fig. 3.6).

Tabla 3.1. Valores medios (\pm EE) de altura (cm), diámetro a la altura del cuello (mm), número de hojas de plántulas de ñire en los distintos sitios (Baja, Media y Alta AB) y tratamientos (con clausura dentro del arbusto [(+)C(+A)]; con clausura fuera del arbusto [(+)C(-)A]; sin clausura dentro del arbusto [(-)C(+A)]; sin clausura fuera del arbusto [(-)C(-)A]).

Factores		Altura	Diámetro a la altura del cuello	Número de hojas
Sitio	Baja AB	2,5 \pm 0,07	0,34 \pm 0,02 b	3,1 \pm 0,21 b
	Media AB	2,8 \pm 0,09	0,52 \pm 0,02 a	4,5 \pm 0,27 a
	Alta AB	2,7 \pm 0,09	0,49 \pm 0,03 a	3,8 \pm 0,21 ab
	χ^2	2,03	6,49	6,43
	P	0,357	0,039	0,040
Tratamiento	(+)C(+A)	2,8 \pm 0,1 a	0,39 \pm 0,02 c	3,2 \pm 0,2 b
	(+)C(-)A	2,6 \pm 0,1 ab	0,45 \pm 0,03 ab	4,3 \pm 0,3 a
	(-)C(+A)	2,8 \pm 0,1 a	0,45 \pm 0,02 bc	3,3 \pm 0,2 b
	(-)C(-)A	2,5 \pm 0,1 b	0,52 \pm 0,03 a	4,5 \pm 0,3 a
	χ^2	10,81	16,48	31,12
	P	0,013	<0,05	<0,001
Sitio*tratamiento	χ^2	12,20	9,48	10,51
	P	0,056	0,148	0,105

Valores de $p<0,05$ indican diferencias significativas. Diferentes letras en columnas y para cada factor indican medias significativamente distintas mediante test LSD.

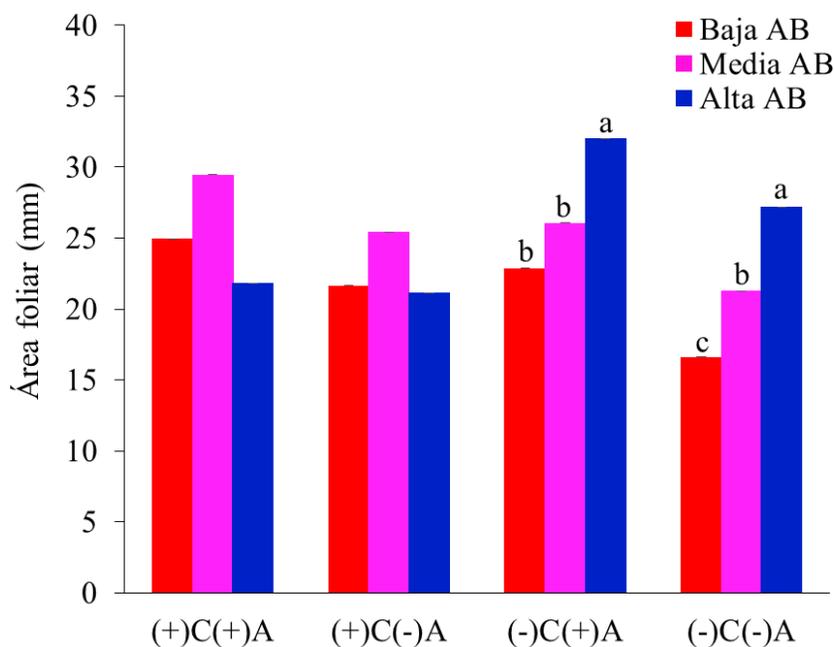


Figura 3.6. Valores medios (\pm EE) del área foliar de las plántulas de ñire, en los distintos sitios (Baja, Media y Alta AB) y los tratamientos (con clausura dentro del arbusto [(+)C(+)A]; con clausura fuera del arbusto [(+)C(-)A]; sin clausura dentro del arbusto [(-)C(+)A] y sin clausura fuera del arbusto [(-)C(-)A]). Letras distintas indican diferencias significativas por el test LSD ($p < 0,05$).

Índice de arbustización de las plantas de ñire

El índice de arbustización demostró que no hubo diferencias significativas en los distintos sitios ($X^2 = 1,58$; $p = 0,453$), pero si se observó una diferencia significativa con relación a los distintos tratamientos ($X^2 = 19,55$ $p < 0,001$) (Fig. 3.7). El tratamiento sin clausura y sin arbusto [(-)C(-)A] tuvo un mayor índice de arbustización en comparación con el tratamiento con protección total [(+)C(+)A]. Por otro lado, la interacción no mostró diferencias significativas entre sitio*tratamiento ($X^2 = 3,34$; $p = 0,765$).

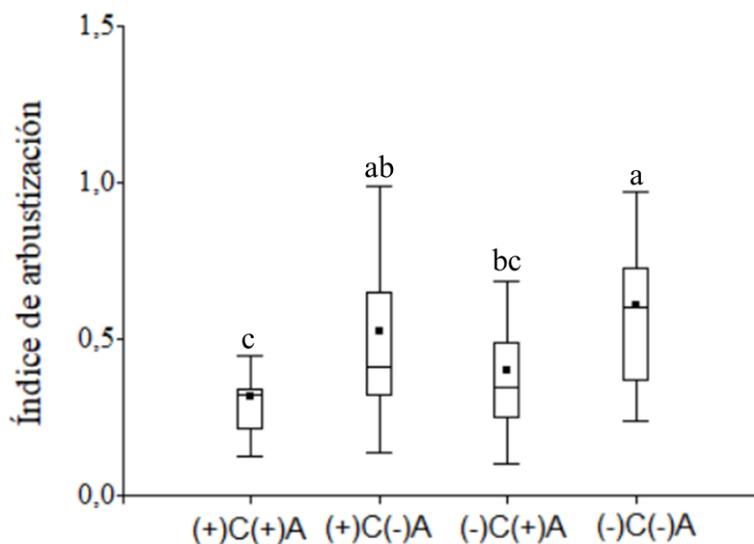


Figura 3.7. Valores medios (\pm EE) del índice de arbustización de plántulas de ñire en el último año del ensayo (2020) en los distintos tratamientos (con clausura dentro del arbusto [(+)C(+)A]; con clausura fuera del arbusto [(+)C(-)A]; sin clausura dentro del arbusto [(-)C(+)A]; sin clausura fuera del arbusto [(-)C(-)A]). Letras distintas indican diferencias significativas por el test LSD ($p < 0,05$).

Crecimiento, biomasa y potencial hídrico de las plantas de ñire

Los resultados del crecimiento en altura del último año (2019-2020) mostraron una diferencia marginalmente significativa en los distintos tratamientos ($F=2,72$ $p=0,08$). En la figura 3.8 se puede observar que las plántulas que crecieron con clausura tendieron a crecer más de 1 cm por año en comparación con los otros tratamientos. El crecimiento en altura no presentó diferencias entre los distintos sitios y tampoco se observó una interacción sitio*tratamiento ($F=1,98$ $P=0,177$, $F=2,80$ $p=0,101$ respectivamente). El crecimiento en el diámetro a la altura del cuello (2019-2020) no mostró diferencias significativas entre sitios ($F=0,08$ $p=0,928$), tratamiento ($F=0,59$ $p=0,636$) ni en la interacción sitio*tratamiento ($F=0,28$ $P=0,935$).

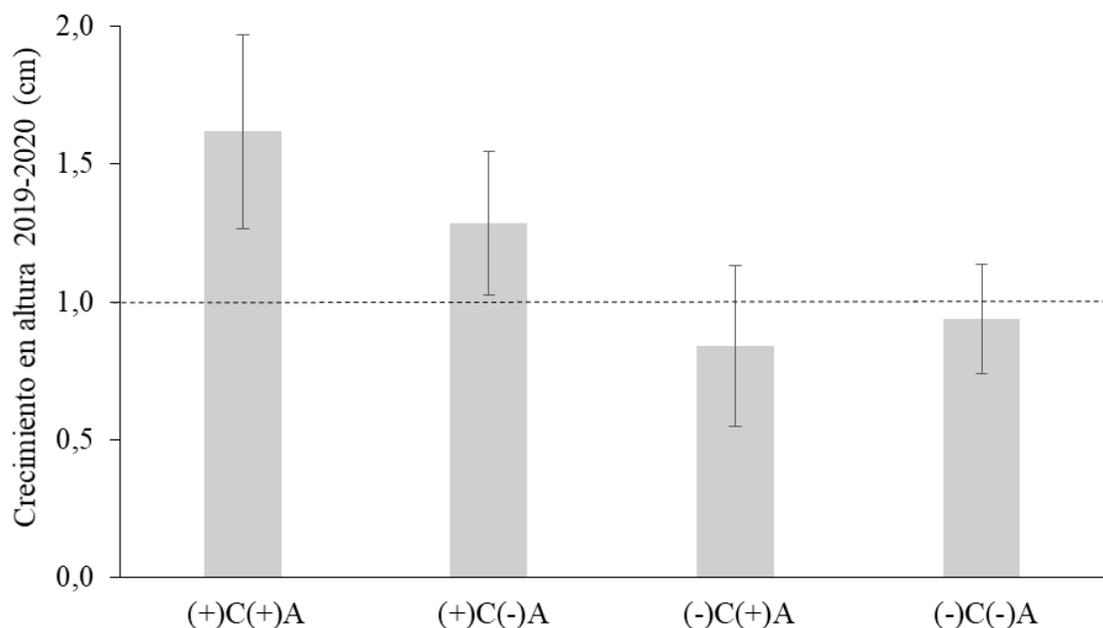


Figura 3.8. Valores medios (\pm EE) de biomasa total de las plántulas de ñire, en los distintos sitios (Baja, Media y Alta AB) y los tratamientos (con clausura dentro del arbusto [(+)C(+)A]; con clausura fuera del arbusto [(+)C(-)A]; sin clausura dentro del arbusto [(-)C(+)A] y sin clausura fuera del arbusto [(-)C(-)A]). Letras distintas indican diferencias significativas por el test LSD ($p < 0,05$).

La biomasa total mostró una interacción sitio*tratamiento ($F=2,93$ $p=0,023$). En la Fig. 3.9 se puede observar que las plántulas que crecieron protegidas del ganado y fuera del arbusto (+)C(-)A tuvieron significativamente mayor biomasa en el sitio Alta AB. También se observó una interacción sitio*tratamiento en la biomasa subterránea ($\chi^2= 16,51$ $p=0,01$), demostrando que en el sitio Baja AB las plantas tuvieron significativamente mayor biomasa subterránea cuando estaban aisladas del ganado (Fig. 3.10). La biomasa aérea no mostró diferencias significativas entre sitios, tratamientos, ni en la interacción sitio*tratamiento (Tabla 3.2). La relación biomasa subterránea/aérea no mostró diferencias significativas entre los distintos sitios, tratamientos ni en la interacción sitio*tratamiento, pero se observó que el sitio Media AB tendió a una menor relación biomasa subterránea/aérea (Tabla. 3.2). El potencial hídrico no mostró diferencias significativas entre sitios, pero los valores indicaron que el sitio Baja AB tendió a tener menor potencial hídrico. Tampoco se observó una diferencia significativa entre los diferentes tratamientos, ni en la interacción sitio*tratamiento (Tabla 3.2).

Tabla 3.2. Valores medios (\pm EE) biomasa aérea (mg) y de la relación biomasa subterránea/aérea y del potencial hídrico (Mpa) de plántulas de ñire sobrevivientes (2020) en diferentes sitios (Baja, Media y Alta AB) y en diferentes tratamientos (con clausura dentro del arbusto [(+)C(+A)]; con clausura fuera del arbusto [(+)C(-)A]; sin clausura dentro del arbusto [(-)C(+A)] y sin clausura fuera del arbusto [(-)C(-)A]).

Factor		Biomasa Aérea	Biomasa subterránea/aérea	Potencial hídrico
Sitio	Baja AB	28,74 \pm 6,96	-1,94 \pm 0,14	1,23 \pm 0,15
	Media AB	34,09 \pm 4,89	-1,68 \pm 0,12	0,72 \pm 0,06
	Alta AB	21,30 \pm 3,90	-1,18 \pm 0,06	1,06 \pm 0,07
	Estadístico	3,04	3,68	5,66
	P	0,219	0,099	0,066
Tratamiento	+C+A	22,89 \pm 4,63	-1,44 \pm 0,13	1,07 \pm 0,14
	+C-A	33,75 \pm 6,72	-1,35 \pm 0,10	0,93 \pm 0,10
	-C+A	17,26 \pm 2,90	-1,72 \pm 0,14	0,95 \pm 0,09
	-C-A	28,55 \pm 4,69	-1,43 \pm 0,14	1,02 \pm 0,10
	Estadístico	3,91	1,73	0,49
	P	0,271	0,184	0,689
Sitio*	Estadístico	10,40	1,43	0,39
tratamiento	P	0,109	0,240	0,876

Valores de $p < 0,05$ indican diferencias significativas. Estadístico F o X^2 según corresponda. Letras diferentes en cada columna y para cada factor indican medias significativamente diferentes mediante test LSD.

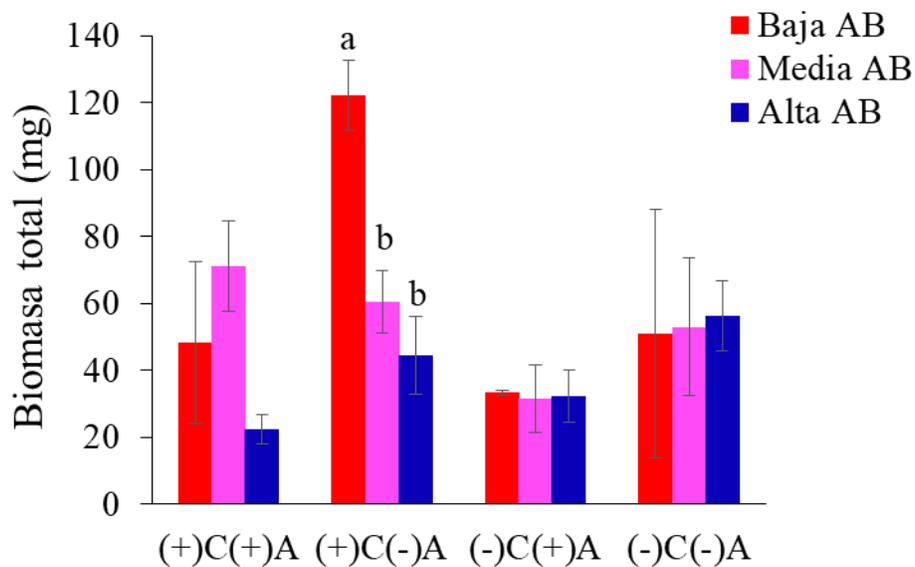


Figura 3.9. Valores medios (\pm EE) de biomasa total de las plántulas de ñire, en los distintos sitios (Baja, Media y Alta AB) y los tratamientos (con clausura dentro del arbusto [(+)C(+)A]; con clausura fuera del arbusto [(+)C(-)A]; sin clausura dentro del arbusto [(-)C(+)A] y sin clausura fuera del arbusto [(-)C(-)A]). Letras distintas indican diferencias significativas por el test LSD ($p < 0,05$).

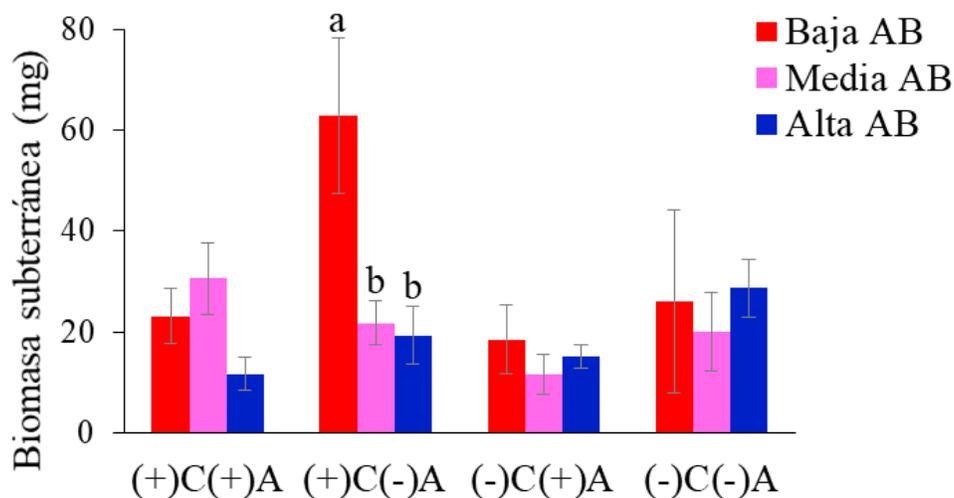


Figura 3.10. Valores medios (\pm EE) de la biomasa subterránea de las plántulas de ñire, en los distintos sitios (Baja, Media y Alta AB) y los tratamientos (con clausura dentro del arbusto [(+)C(+)A]; con clausura fuera del arbusto [(+)C(-)A]; sin clausura dentro del arbusto [(-)C(+)A] y sin clausura fuera del arbusto [(-)C(-)A]). Letras distintas indican diferencias significativas por el test de LSD ($p < 0,05$).

Análisis de componentes principales

Los dos primeros ejes del ACP explican el 70,6 % de la varianza de los datos (Fig. 3.11). El eje 1 (52,0% de la varianza explicada) se relacionó negativamente con la biomasa total (-0,93), la biomasa aérea (-0,93) y la biomasa subterránea (-0,88). El eje 2 (24,5% de la varianza explicada) se relacionó principal y negativamente con el índice de arbustización (-0,93) y, en menor medida se relacionó positivamente con la altura (-0,67) y con el área foliar (0,41). En el eje 1 se observó un gradiente en la biomasa: del lado izquierdo las plántulas que tuvieron mayor biomasa fueron las que estaban protegidas de los herbívoros [(+)C(-)A] (círculos naranjas a la izquierda de la figura) y del lado derecho de la figura se agruparon las plántulas con menor biomasa, que fueron las que estaban sin clausura y debajo del arbusto[(-)C(+A]. En el eje 2 se observó un gradiente según la morfología. El índice de arbustización se relacionó en la parte inferior con las plantas que estuvieron más expuestas [(-)C(-)A] (triángulos marrones) y en la parte superior se agruparon plantas con mayor altura y área foliar [(+)C(+A)].

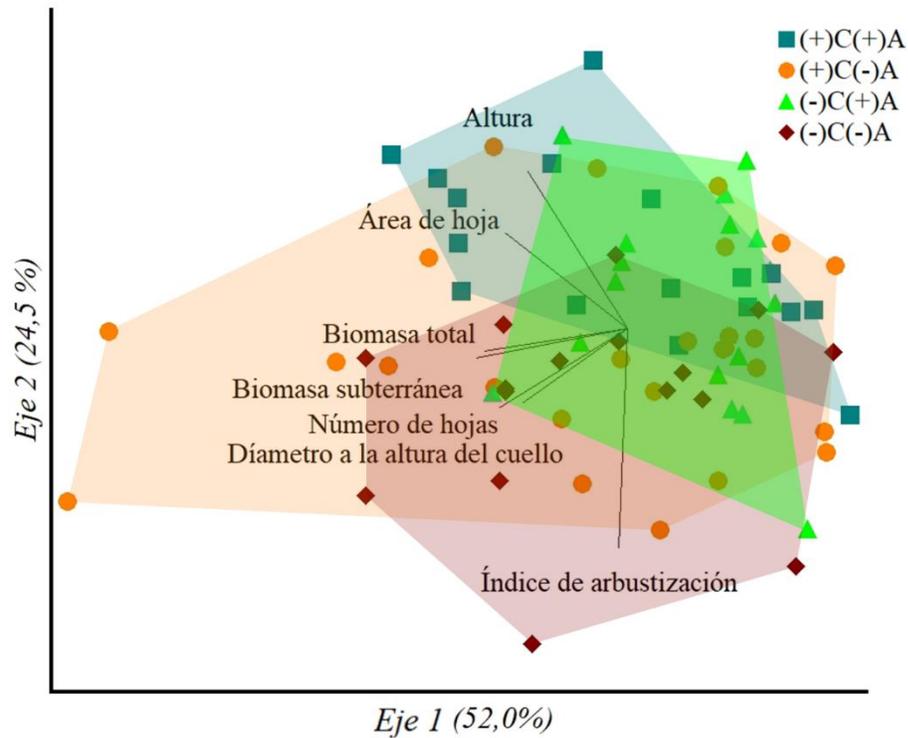


Figura 3.11. Análisis de componentes principales basado en las variables morfológicas del último año (diámetro a la altura del cuello, número de hojas, área de las hojas, índice de arbustización y la biomasa (total y subterránea) en los distintos tratamientos (con clausura dentro del arbusto [(+)C(+)A]=verde oscuro; con clausura fuera del arbusto [(+)C(-)A]=naranja; sin clausura dentro del arbusto [(-)C(+)A]= verde claro; sin clausura fuera del arbusto [(-)C(-)A]= marrón).

DISCUSIÓN

Importancia del remanente de área basal post-incendio en plántulas de ñire

Los resultados permitieron aceptar la hipótesis 1 ya que la disminución del área basal producida por los incendios forestales afectó negativamente a las plántulas de ñire. El análisis de Kaplan-Meier demostró que las plantas de ñire tuvieron menor supervivencia en el sitio más abierto. Además, las plántulas en este sitio tuvieron menor diámetro a la altura del cuello, número de hojas y mostraron una tendencia de menor potencial hídrico, indicando que las plántulas estaban más estresadas (Malavasi et al., 2016; Oliet et al., 2019). El estrés hídrico es una de las principales causas de mortalidad de las plantas y este fenómeno ocurre cuando la transpiración supera el agua absorbida por las raíces (Luna-Flores et al., 2012). En este sentido, el remanente de árboles en los bosques que fueron impactados por fuego es de gran importancia para la supervivencia de las plantas de ñire. Los antecedentes indican que grandes aperturas forestales (>60 %) aumentan la radiación solar en el suelo y generan un aumento de la evaporación, la cual reduce la humedad del suelo y afecta negativamente el éxito de la regeneración natural en especies de *Nothofagus* (Martínez Pastur et al., 2014, Peri et al., 2016b).

El crecimiento del diámetro a la altura del cuello y en altura no mostró diferencias significativas entre los distintos sitios, pero sí se observó un efecto en la biomasa. Cuando el ñire creció sin la presión de los herbívoros, tuvo mayor biomasa, específicamente mayor biomasa subterránea en el sitio de Baja AB. Esto coincide con el estudio realizado por Qi et al., (2019) donde se observó que en condiciones climáticas más estresantes y pobres las plantas tienden a asignar más biomasa al sistema radicular. Por otro lado, se observó una menor relación biomasa subterránea-área en el sitio Media AB. Esta respuesta pudo estar relacionada a que en general cuando las plantas están expuestas a situaciones de estrés hídrico destinan mayor biomasa a la parte subterránea ya que una mayor inversión en biomasa aérea implicaría una mayor área de transpiración (Haase, 2008; Falster et al., 2018). Tal es así que las plantas que crecieron en sitios de baja AB tuvieron menor área foliar en comparación con el sitio alta AB cuando estuvieron totalmente expuestas. Estos resultados son consistentes con Marschner (1995) quién determinó que las plantas asignan la biomasa a los órganos que participan en la adquisición de los recursos más escasos.

Importancia de los arbustos para la protección de plántulas de ñire

Los resultados demostraron que la supervivencia de las plántulas de ñire depende fundamentalmente de los tratamientos por lo que se acepta la hipótesis 2. La mayor supervivencia se observó en las plántulas que estaban clausuradas y fuera del arbusto (+)C(-)A. Este resultado coincide con estudios previos donde se informó que la exclusión del ganado facilita la regeneración de ñire (Peri et al., 2009b, Peri et al., 2016b; Martínez Pastur et al., 2016a; Salinas et al., 2017; Soler et al., 2020). Lo relevante de este estudio es que la supervivencia de las plántulas de ñire bajo la copa del arbusto fue similar a las plántulas que crecieron con la exclusión del ganado. Es decir que el calafate actúa como una clausura generando una barrera física que protege a las plántulas de ñire de los herbívoros.

La menor supervivencia observada en los tratamientos con exclusión y con arbusto (+)C(+)A o cuando faltan ambos (-)C(-)A es llamativa, ya que se trata de tratamientos directamente opuestos. Es probable que se deba a que dichos tratamientos representan los extremos de estrés: (-)C(-)A la máxima exposición (ambiental y herbivoría) y (+)C(+)A mayor grado de competencia árbol-arbusto (Falster et al., 2018) o árbol-herbácea considerando que la altura de la vegetación herbácea es mayor debajo de los arbustos de calafate (Capítulo II) y cuando hay clausura. Por ejemplo, Soler et al. (2019) observaron que, dentro de las exclusiones de ganado, la altura del estrato herbáceo superó la altura de la regeneración de ñire en los tres primeros años post-exclusión. Esto podría traer un efecto de competencia a largo plazo y afectar negativamente la instalación de plántulas.

Por otro lado, las plantas que crecieron bajo la sombra del arbusto tuvieron mayor altura. Esto puede ser una respuesta a la reducción de la luz, es decir, por algún grado de competencia árbol-arbusto (Falster et al., 2018) o árbol-herbácea. Incluso en el sitio de alta AB se observó que las plántulas tuvieron mayor área foliar, lo cual pudo ser una respuesta a la sombra producida por la cobertura del dosel y del arbusto. Esta modificación en el área foliar también se observó en *N. pumilio*, donde, en condiciones de poca luz, las plántulas produjeron hojas de mayor tamaño para aumentar la absorción de la misma (Lencinas et al., 2007, Ivancich et al., 2012). Esto es posible debido a la plasticidad fenotípica que posee el ñire (Donoso, 2006) lo cual le permite generar cambios morfológicos ante distintos ambientes o factores estresantes. Por otro lado, las plántulas que estaban totalmente expuestas (-)C(-)A,

presentaron mayor índice de arbustización, lo cual podría ser consecuencia del ganado (pisoteo o ramoneo) (Echeverría et al., 2014) o incluso por las condiciones climáticas rigurosas (seguía y radiación solar extrema) que secan el ápice e impide que las plantas crezcan en altura (Soler et al., 2018).

La tendencia de tener mayor crecimiento en los tratamientos con clausura fue previamente descrita por Soler et al. (2014) quienes determinaron que las exclusiones de ganado en bosque nativo favorecen la diferencia de crecimiento de las plántulas de ñire como se observó en el sitio de mayor frecuencia de uso ganadero de este estudio. Por otro lado se considera que el DAC no presentó diferencias significativas debido a que se trata de una especie de lento crecimiento. Vargas-Silva (2019) informó que la arquitectura de las plantas depende de los procesos endógenos de cada especie. Por otro lado, si bien la biomasa no mostró diferencias significativas, en coincidencia con el tratamiento de mayor supervivencia, el ACP demostró que las plantas que desarrollaron mayor biomasa fueron aquellas que crecieron con la clausura y fuera del arbusto (+)C(-)A, evidenciando que cuando se excluye a los animales, la principal limitante ocurre por las limitaciones climáticas ya que las plantas destinan su biomasa a la parte subterránea.

Soler et al. (2018) informaron que la supervivencia de las plántulas de ñire en el bosque con y sin manejo silvopastoril tiene baja probabilidad de supervivencia, principalmente si la regeneración proviene de semilla. Teniendo en cuenta que la supervivencia de ñire en bosques naturales es limitada y más aún en bosques degradados, es importante considerar el efecto de protección que generan los arbustos de calafate sobre las plantas de ñire ya que por lo general son considerados negativos en los sistemas ganaderos debido a que disminuyen la accesibilidad del ganado y reducen la cobertura de forraje (Olmedo y Echeverría, 2021). Los arbustos de calafate se pueden utilizar como una alternativa para favorecer la recuperación del bosque promoviendo una restauración activa de bajo costo en los bosques degradados de ñire. Dichas estrategias que utilizan arbustos como facilitadores de la regeneración de árboles han resultado exitosas en el suroeste de la Patagonia (Chile), donde *N. pumilio* tuvo más supervivencia bajo otras plantas nodrizas como pequeños árboles de *N. pumilio* o en arbustos de calafate (Valenzuela et al., 2016).

CONCLUSIÓN

En sitios donde el área basal del bosque de ñire fue reducida por los incendios forestales, y donde las plántulas de ñire están expuestas a condiciones ambientales más rigurosas y a los herbívoros, el calafate provee una protección que les permite obtener un porcentaje de supervivencia similar a las plántulas que crecen con clausuras. Además, las plántulas que crecen bajo la copa del arbusto evitan la morfología arbustizada de las plántulas que están totalmente expuestas. La fisiología y la plasticidad fenotípica de las plántulas de ñire permiten que las mismas generen cambios en su morfología como por ejemplo invertir en biomasa subterránea ante situaciones de estrés hídrico, o para aumentar su altura, y área foliar cuando necesitan interceptar más luz.

CAPÍTULO IV: *Mecanismos de competencia de calafate sobre plántulas de ñire a distinta densidad de plántulas y con distinta concentración de rizomas*

INTRODUCCIÓN

La interacción entre plantas es un factor importante en la organización y funcionamiento de las comunidades vegetales en el ecosistema (Roughgarden y Diamond, 1986; Callaway et al., 2002). Cuando las especies crecen juntas pueden generar un efecto de competencia o de facilitación. La facilitación sucede cuando una planta genera un efecto positivo en su planta vecina, ya sea por protegerla de agentes estresantes bióticos (animales herbívoros) o abióticos (radiación solar, temperatura). Se ha determinado que cuanto mayor es la exposición al estrés, mayor es la posibilidad de que la facilitación ocurra (Callaway, 1995; Callaway y Pugnaire, 1999), es decir que las co-ocurrencias positivas se hacen más frecuentes (Chillo et al., 2021). Sin embargo, dentro de estas interacciones, la competencia ha sido la interacción más estudiada asignándole el papel principal de la coexistencia de especies (Darwin, 1859) y basándose en la densidad-dependencia como el mecanismo de selección natural (Murray y Den Boer, 1986). Dicha visión ha ido cambiando con el tiempo y actualmente se considera que las interacciones de tipo positivo, también juegan un papel importante para la estructuración y el funcionamiento de los ecosistemas (Fernández, 2003; Lasso-Rivas, 2015).

Cuando una especie domina por sobre la otra sucede lo que se conoce como el principio de exclusión competitiva (Gause, 1934). Este principio afirma que dos especies que explotan el mismo recurso no pueden coexistir ya que el competidor superior se impondrá sobre el competidor inferior haciendo un uso más eficiente del recurso limitante hasta excluir al competidor totalmente de la zona. Sin embargo, esta competencia puede variar dependiendo de la escala biológica de análisis (individuos vs comunidad) o de la historia de vida de las especies que interactúan (es decir, la estrategia de uso de los recursos) (Maestre et al., 2009a; Holmgren y Schefer, 2010; Soliveres et al., 2011). Para poder coexistir las especies deben diferenciarse la una de la otra a través de la partición de recursos (Schoener, 1974), lo cual les permite ocupar nichos distintos, evitar la superposición de recursos y el desplazamiento total o parcial entre ellas.

Por otro lado, cuando los recursos son limitantes las plantas pueden utilizar distintas estrategias para subsistir, como por ejemplo generar cambios en su morfología o liberar compuestos químicos. Los cambios en la morfología de una planta están sujetos a la variedad fenotípica (Wang y Callaway, 2021), es decir a la capacidad de modificar rasgos morfológicos en respuesta a una señal ambiental, como por ejemplo generar ramas más largas y aumentar su altura, u hojas más grandes para incrementar el área foliar en condiciones limitantes de luz (Bebre et al., 2020). Si la planta no posee la capacidad de distribuir los recursos de manera distinta, puede ocurrir una exclusión competitiva, por ejemplo, cuando la competencia por recursos limitantes ocurre a nivel del suelo, el crecimiento en raíces de la planta más competitiva reducirá la inversión en raíces de la menos competitiva hasta desplazarla (Mommer et al., 2012). Asimismo, cuando algunas especies de plantas son sometidas a una mayor densidad de individuos, pueden sintetizar compuestos químicos para inhibir el crecimiento o el desarrollo de la planta vecina (Sepúlveda-Jiménez et al., 2003), lo que se conoce como alelopatía (Molisch, 1937). La alelopatía es el efecto perjudicial que ejerce la liberación de metabolitos secundarios de una planta por sobre otros individuos que se encuentren en su proximidad. Los metabolitos secundarios se agrupan en cuatro clases: los terpenos, los compuestos fenólicos, los glicósidos y los alcaloides (Camacho-Escobar, 2020).

Las especies del género *Berberis* presentan alcaloides llamados berberina, berbamina, oxiacantina, argemonina, norargemonina y calafatina (Van Der Molen, 2008). Los alcaloides son compuestos heterocíclicos nitrogenados derivados principalmente de aminoácidos (Sepúlveda-Jiménez et al., 2003). Desde la antigüedad se ha utilizado el calafate por sus propiedades astringentes, antipiréticas, analgésicas, antibacterianas y antivirales derivadas de estos alcaloides (Furrián et al., 2017a, b). Se ha determinado que la berberina es el principal compuesto en tallos, raíces y hojas en este arbusto (Manosalva et al., 2014). La berberina es un alcaloide isoquinoléico (Jiménez et al., 2003) que interactúa con el ADN, las proteínas y enzimas de la transcripción, contribuyendo a los efectos aleloquímicos y tóxicos contra bacterias, hongos, virus, insectos, vertebrados y otras plantas (Schmeller et al., 1997). Sin embargo, se desconoce si *B. microphylla* produce algún efecto inhibitorio de crecimiento en otras plantas creciendo en sus cercanías.

En particular, *B. microphylla* y *N. antarctica* coexisten en gran parte de sus rangos de distribución. Pero a micro-escala, se desconoce cómo interactúan ambas especies creciendo en un mismo espacio durante la etapa de regeneración e incluso a diferentes niveles de competencia (densidad de individuos). El objetivo de este Capítulo fue analizar la relación de competencia por densidad del calafate sobre plántulas de ñire, así como el posible efecto inhibitorio que podrían producir las raíces y rizomas de calafate sobre las plántulas de ñire. Para ello se plantearon las siguientes hipótesis:

- Hipótesis 1: La competencia intra específica en plántulas de ñire, al no haber diferenciación de nicho, afectan negativamente la supervivencia y la biomasa de plántulas.

Predicción a) Mayor supervivencia y biomasa total en plántulas de ñire creciendo solas en comparación a cuando crecen con otros individuos de su misma especie.

- Hipótesis 2: La competencia interespecifica entre el ñire y el calafate, al haber diferenciación de nicho entre ambas, permite la coexistencia de las dos especies.

Predicción: La supervivencia del ñire en altas densidades de calafate es similar a la supervivencia cuando el ñire crece solo.

- Hipótesis 3: Las raíces y rizomas de calafate, al tener berberina (alcaloide con efectos aleloquímicos) afecta la supervivencia y la biomasa de las plántulas de ñire en comparación a cuando crece sin la presencia de las mismas.

Predicción: Menor supervivencia y biomasa total en plántulas de ñire que crecen con raíces-rizomas de calafate en comparación a cuando crecen sin la presencia de las mismas.

MATERIALES Y MÉTODOS

Los ensayos se realizaron en el predio experimental del Centro Austral de Investigaciones Científicas en la ciudad de Ushuaia, Tierra del Fuego. La temperatura anual promedio fue de 6,4°C (mínima: -8,2°C y máxima: 28,4°C). La precipitación promedio anual de los tres años fue 1921,5 mm (lluvia y nieve) y la humedad relativa promedio fue de 74,4%. Los vientos predominantes en la zona son generalmente del S-O con una velocidad promedio de 7 km.h⁻¹ y ráfagas máximas con un promedio de 80 km.h⁻¹ durante el estudio (datos climáticos del periodo de estudio brindados por el Servicio de información Ambiental y Geográfica - SIAG-CADIC). Estas características están influenciadas por el clima oceánico y también por la cercanía de la cordillera de los Andes Fueguinos (Allué et al., 2010).

Ensayo intra e interespecífico

En la primavera 2018, se prepararon macetas de 3000 cm³ con partes iguales de arena, turba y tierra del bosque para establecer ensayos de competencia intra- e interespecíficas. En las macetas se trasplantaron individuos de ñire y calafate de 2-3 años cuyas características se encuentran en la Tabla 4.1 y se observan Fig. 4.2 a. El transplante se realizó con la técnica de repique directo a raíz desnuda. En el ensayo intraespecífico de ñire, la densidad varió de una plántula por maceta a cinco plántulas por maceta con quince repeticiones cada una (n=75) (Fig. 4.1a). El ensayo intraespecífico de calafate se realizó en las mismas densidades que el ensayo intraespecífico que el ñire (Fig. 4.1b) con el objetivo de comparar la respuesta del calafate en las mismas densidades de individuos de su misma especie. Para el ensayo interespecífico se trasplantó una plántula de ñire por maceta acompañada con distintas densidades de calafate. Por lo que el tratamiento interespecífico quedó conformado por: un ñire solo (1Ñ), un ñire y un calafate (1Ñ:1C), un ñire y dos calafates (1Ñ:2C), un ñire y tres calafates (1Ñ:3C) y un ñire con cuatro calafates (1Ñ:4C), con quince repeticiones cada una (n=90) (Fig. 4.1c). Para reducir el efecto que podría tener la disponibilidad de luz y viento en las macetas dentro del predio experimental, los tratamientos se agruparon de manera aleatoria en 5 bloques separados a 1 metro. Los bloques estaban conformados por 3 tratamientos (Fig. 4c).

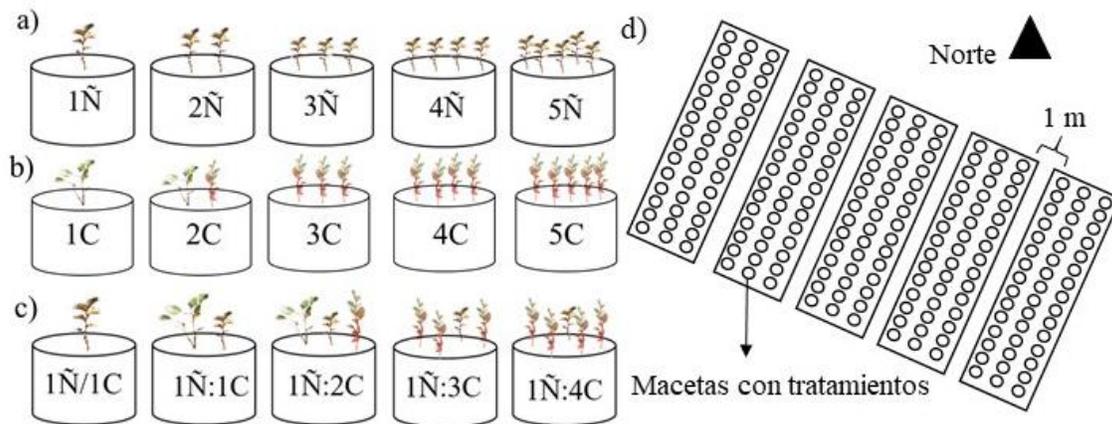


Figura 4.1. Ensayo a) intraespecífico con distintas densidades de plántulas de ñire desde una a cinco plántulas por maceta (1Ñ-5Ñ); b) Ensayo intraespecífico con distintas densidades de plántulas de calafate desde una a cinco plántulas por maceta (1C-5C); y c) Ensayo interespecífico con una plántula de ñire/calafate y distintas densidades de plántulas de calafate desde un ñire y un calafate (1Ñ:1C) a un ñire y cuatro calafates (1Ñ:4C) d) disposición de las macetas en el centro experimental.

Ensayo de raíces y rizomas de calafate

Para evaluar un posible efecto de alelopatía, se estableció un ensayo en el 2019 utilizando el mismo sustrato que en el ensayo descrito más arriba con la diferencia que se incorporaron trozos de rizomas y raíces de calafate de aproximadamente 1 cm (Fig. 4.2b) en distintas cantidades (0 g, 20 g, 47 g, 94 g y 188 g). Se realizaron 15 repeticiones (macetas) por tratamientos ($n=75$) y se colocaron en bloques de manera al azar con la misma orientación y distancia que el ensayo de competencia. Al año siguiente (2019) se midió el pH del suelo en tratamientos con rizomas y raíces y sin ellos. Para ello, se seleccionaron al azar 15 tratamientos testigos y 4 tratamientos con distintas concentraciones de rizomas y raíces ($n=20$). Finalmente, se transplantó una plántula de ñire por maceta con las características descritas en la Tabla 4.1.

Durante tres veranos consecutivos (2019, 2020 y 2021) se evaluó la supervivencia y la morfología de cada una de las plántulas de ñire. Se evaluó el diámetro a la altura del cuello (mm), se registró la altura (cm), se contabilizó el número de hojas, el número de ramas, y se

midió el ancho y largo de hojas (mm) y se determinó el área foliar mediante la fórmula de una elipse ($\pi \cdot \text{largo} / 2 \cdot \text{ancho} / 2$) (mm^2) para lo cual se midió el largo y ancho de la hoja. Para ello, se utilizó una regla milimétrica y un calibre de precisión. Además, durante el último año del ensayo se extrajeron las plántulas, luego fueron secadas en estufa a 60°C durante 48 horas y se separó la biomasa en los tres compartimentos: hoja, tallo y raíz. Luego se pesaron con una balanza de precisión ($\pm 0,0001$ g). Se calculó la relación biomasa subterránea/aérea como el cociente entre biomasa subterránea y aérea.

Tabla 4.1. Promedio (\pm EE) de variables morfológicas (largo de la raíz (cm), largo del tallo (cm), largo total (cm), número de hojas, diámetro a la altura del cuello (mm)) y la biomasa (subterránea (mg), total (mg), aérea (mg)) de plántulas de ñire y calafate al inicio de los ensayos.

Variables	Ñire	Calafate
Largo de la raíz	2,65 \pm 0,16	5,79 \pm 0,39
Largo del tallo	2,82 \pm 0,15	1,25 \pm 0,19
Largo total	5,47 \pm 0,23	7,04 \pm 0,50
Número de hojas	2,73 \pm 0,19	1,83 \pm 0,14
Diámetro a la altura del cuello	0,57 \pm 0,03	1,09 \pm 0,04
Biomasa subterránea	3,14 \pm 0,39	13,91 \pm 2,08
Biomasa total	9,42 \pm 0,77	25,05 \pm 3,35
Biomasa aérea	6,27 \pm 0,44	11,40 \pm 1,52



Figura 4.2. Plántulas de a) ñire y calafate al inicio del ensayo; b) raíces y rizomas de calafate trozados para mezclar con el sustrato.

Análisis estadístico

Ensayo intra e interespecífico

La supervivencia en los ensayos intraespecífico y en el ensayo interespecífico se evaluó mediante un modelo lineal generalizado mixto (MLGMS) utilizando la distribución binomial con función de enlace logit. Se utilizó como factor fijo la densidad de plantas en el ensayo intraespecífico de ñire, (de 1 a 5 ñires por maceta $n=40$ para cada uno de los niveles de densidad), y en el ensayo intraespecífico de calafate (de 1 a 5 calafates por maceta $n=40$ para cada uno de los niveles de densidad) y en el interespecífico de ñire con calafate (de 1 ñire a 1 ñires con 4 calafates por maceta $n=40$ para cada uno de los niveles de densidad). Se utilizó como factor aleatorio los bloques. Todas las comparaciones de a pares fueron realizadas con la diferencia mínima significativa de Fisher (LSD) (Zar, 2010). Cabe destacar que los tratamientos conservaron su identidad hasta final del ensayo aunque algunos presentaron mortalidad por lo que el n resultó variable.

Las variables morfológicas se consideraron como los valores promedios por maceta en los ensayos intraespecífico y en el ensayo interespecífico y fueron analizadas mediante MLGMS. Para analizar los cambios en el diámetro a la altura del cuello, la altura, el área foliar se utilizó la distribución gamma con función de enlace log considerando que los datos no presentaron una distribución normal según el test de Shapiro-Wilks (Mahibbur y Govindarajulu, 1997). Para analizar los cambios en el número de hojas y el número de ramas se utilizó la distribución binomial negativa con función de enlace log. En todos estos casos, se utilizó como factor fijo la densidad de plantas (intraespecífico de ñire : 1Ñ $n=35$, 2Ñ $n=29$, 3Ñ $n=36$, 4Ñ $n=32$ 5Ñ $n=36$; intraespecífico de calafate: 1C $n=15$, 2C $n=15$, 3C $n=15$, 4C $n=15$, 5C $n=15$) y en el ensayo interespecífico evaluando al ñire (1Ñ $n=35$, 1Ñ:1C $n=27$, 1Ñ:2C $n=20$, 1Ñ:3C $n=28$, 1Ñ:4C $n=35$) y al calafate (1C $n=26$, 1Ñ:1C $n=25$, 1Ñ:2C $n=31$, 1Ñ:3C, $n=40$, 1Ñ:4C $n=38$) y como factor aleatorio los bloques. Todas las comparaciones de a pares fueron realizadas con la diferencia mínima significativa de Fisher (LSD) (Zar, 2010).

Las variables de biomasa se consideraron como los valores promedios por maceta en los ensayos intraespecífico y en el ensayo interespecífico y fueron analizados mediante MLGMS. En el ensayo intraespecífico del ñire se utilizó la distribución gamma con función de enlace log para la biomasa total y aérea, y para la biomasa subterránea y la relación

biomasa subterránea/aérea se utilizó la distribución normal con función de enlace log. Para el ensayo intraespecífico del calafate se utilizó la distribución gamma para la biomasa total, aérea, subterránea y para la relación biomasa subterránea/aérea se utilizó la distribución normal con función de enlace identity. En el ensayo interespecífico para el ñire se utilizó la distribución normal con función de enlace identity para todas las biomasa (total, subterránea, aérea, relación subterránea/aérea) y para el calafate se utilizó la distribución gamma con función de enlace log para todas las biomasa (total, subterránea, aérea, relación subterránea/aérea). Para todos los análisis se utilizó la densidad de plantas intraespecífico de ñire : 1Ñ n=10, 2Ñ n=7, 3Ñ n=13, 4Ñ n=11 5Ñ n=13 intraespecífico de calafate: 1C n=8; 2C n=19; 3C n=24; 4C n=39 5C n=54 y el en el ensayo interespecífico evaluando al ñire (1Ñ n=11, 1Ñ:1C n=7, 1Ñ:2C n=4, 1Ñ:3C n=6, 1Ñ:4C n=10) y al calafate (1C n= 26, 1Ñ:1C n=25, 1Ñ:2C n=31 1Ñ:3C n=40, 1Ñ:4C n=38) como factor fijo. Como factor aleatorio se utilizaron los bloques. Todas las comparaciones de a pares fueron realizadas con la diferencia mínima significativa de Fisher (LSD) (Zar, 2010).

Ensayo raíces y rizomas

La supervivencia de plántulas se evaluó mediante un modelo lineal generalizado mixto (MLGMs) utilizando la distribución binomial con función de enlace logit. Se utilizó como factor fijo la cantidad de raíces y rizomas (testigo n=45, 20g n=45, 47g n=45, 94g n=45 y 188g n=45) y como factor aleatorio los bloques. Todas las comparaciones de a pares fueron realizadas con la diferencia mínima significativa de Fisher (LSD) (Zar, 2010).

La morfología de las plantas en las distintas concentraciones de raíces y rizomas se evaluó mediante MLGMs. Para el diámetro a la altura del cuello, la altura, el área foliar se utilizó la distribución gamma con función de enlace log. Para el número de hojas y el número de ramas se utilizó la distribución binomial negativa con función de enlace log. Se utilizó como factor fijo la cantidad de raíces y rizomas (testigo n=40, 20g n=29, 47g n=34, 94g n=26 y 188g n=33) y como factor aleatorio los bloques. Todas las comparaciones de a pares fueron realizadas con la diferencia mínima significativa de Fisher (LSD) (Zar, 2010).

La biomasa de las plantas en los distintos tratamientos se evaluó mediante MLGMs. Para la biomasa total y biomasa aérea se utilizó la función gamma con función de enlace log, en el ensayo, mientras que para la biomasa subterránea y para la relación biomasa

subterránea/aérea se utilizó la distribución normal con función de enlace identity. En el ensayo interespecífico la biomasa del ñire (total, aérea, subterránea, relación aérea subterránea) se utilizó la función normal con función de enlace identity y para el calafate se utilizó la distribución gamma con función de enlace log. Se utilizó como factor fijo la cantidad de raíces y rizomas (testigo n=11, 20g n=4, 47g n=10, 94g n=9 y 188g n=9) y como factor aleatorio el bloque. Todas las comparaciones de a pares fueron realizadas con la diferencia mínima significativa de Fisher (LSD) (Zar, 2010).

Para evaluar si las raíces-rizomas de calafate modificaron el pH del suelo se realizó un MLGM utilizando la distribución normal con función de enlace identity. Se utilizó como factor fijo el tratamiento la cantidad de rizomas (n=5 para cada tratamiento) y como factor aleatorio el bloque. Todas las comparaciones de a pares fueron realizadas con la diferencia mínima significativa de Fisher (LSD) (Zar, 2010).

Todos los análisis estadísticos se realizaron con el software estadístico InfoStat (Di Rienzo et al., 2018). Los MLGMs se ajustaron usando los paquetes del lenguaje de R nlme (Pinheiro et al., 2018) y lme4 (Bates et al., 2015) a través de la interface Infostat (R Core Team, 2020).

RESULTADOS

Supervivencia en ensayo intra e interespecífica

La supervivencia del ñire disminuyó de manera monotónica con la densidad de plántulas de su misma especie hasta llegar a los valores más bajos en densidades de 5 plántulas (Fig. 4.3a) ($X^2=31,33$; $p<0,001$). La supervivencia del calafate en el ensayo intraespecífico (Fig. 4.3b) no mostró diferencias significativas entre los distintos tratamientos ($X^2=6,72$; $p=0,151$). La supervivencia del ñire en el ensayo interespecífico (Fig. 4.3c) fue significativamente mayor en los tratamientos 1Ñ y 1Ñ:4C, le siguió el tratamiento 1Ñ:3C y por último 1Ñ:1C y 1Ñ:2C ($X^2=21,21$; $p<0,001$). El calafate no presentó diferencias significativas en el tratamiento interespecífico (Fig. 4.3c) ($X^2=5,54$; $p=0,236$).

Biomasa en ensayo intra e interespecífico

La biomasa total del ñire en el ensayo intraespecífico fue significativamente mayor en el tratamiento 1Ñ en comparación con el resto de los tratamientos ($X^2=29,81$; $p<0,001$) (Fig. 4.4a). La biomasa total del calafate en el ensayo intraespecífico tuvo una diferencia marginalmente significativa ($X^2=9,06$; $p=0,059$), donde se puede observar que el calafate tendió a tener mayor biomasa cuando estaba solo (1C) en comparación a cuando estaba acompañado con más plántulas (5C) (Fig. 4.4 b). En el ensayo interespecífico la biomasa total del ñire no mostró diferencias significativas ($X^2=1,41$; $p=0,252$), mientras que el calafate tuvo mayor biomasa total en 1C en comparación con 1Ñ:4C ($X^2=13,41$; $p=0,009$) (Fig. 4.4c).

La biomasa aérea del ñire en el ensayo intraespecífico fue significativamente mayor en el tratamiento 1Ñ al igual que la biomasa total ($X^2=34,30$; $p<0,001$) (Fig. 4.4 d). La biomasa aérea del calafate en el ensayo intraespecífico fue significativamente mayor cuando el calafate estaba solo (1C) en comparación con 5C ($X^2=11,03$; $p=0,026$) (Fig. 4.4 e). En el ensayo interespecífico las plántulas de ñire no mostraron diferencias significativas entre los distintos tratamientos ($X^2=1,82$; $p=0,148$) (Fig. 4.4 f), mientras que el calafate redujo significativamente su biomasa aérea en 1Ñ:4C en comparación con 1C (faltan $X^2=16,35$ y $p=0,002$) (Fig. 4.4 f).

La biomasa subterránea del ñire en el ensayo intraespecífico mostró el mismo patrón que la biomasa total y aérea ($X^2=10,10$; $p<0,001$) (Fig. 4.4 g). En cambio, el calafate no

mostró diferencias significativas en la biomasa subterránea en el ensayo intraespecífico ($X^2=7,54$; $p=0,110$) (Fig. 4.4 h). En el ensayo interespecífico el ñire no mostró diferencias significativas en la biomasa subterránea ($F=1,21$; $p=0,324$) (Fig. 4.4 i), mientras que el calafate redujo significativamente dicha biomasa en medida que aumentó la densidad de plántulas ($X^2=11,55$; $p=0,021$).

La relación biomasa subterránea/aérea del ñire en el ensayo intraespecífico no varió significativamente ($F=0,76$; $p=0,559$) (Fig. 4.4 j), al igual que el calafate en su ensayo intraespecífico ($F=1,51$; $p=0,203$) (Fig. 4.4 k). En el ensayo interespecífico el ñire tampoco modificó significativamente la relación biomasa subterránea/aérea ($F=1,23$; $p=0,317$) (Fig. 4.1), pero el calafate tuvo significativamente mayor relación de biomasa subterránea/aérea en 1Ñ:4C en comparación con 1C ($X^2=13,52$; $p=0,009$) (Fig. 4.1).

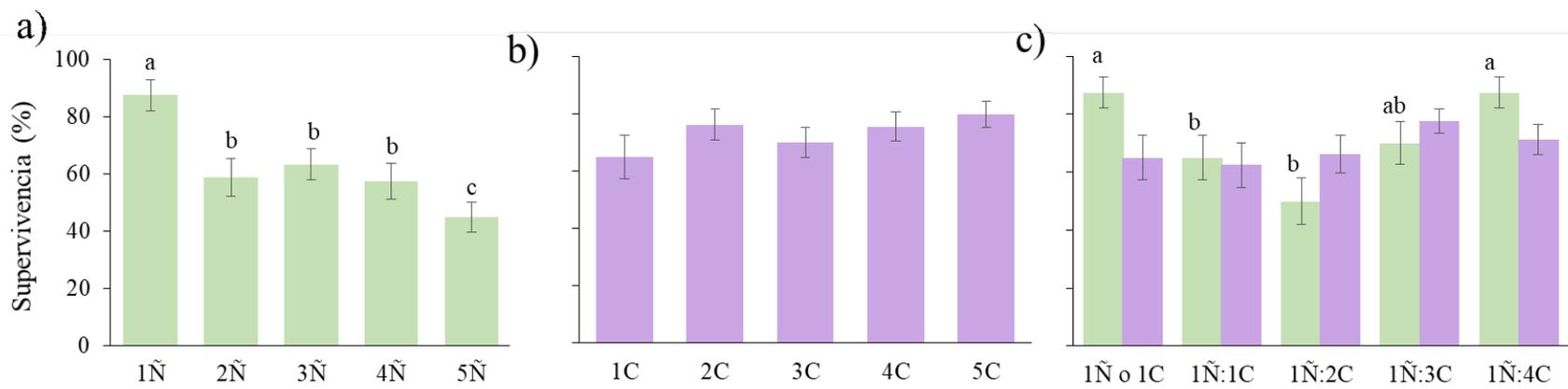


Figura 4.3. Valores medios de supervivencia (\pm EE) de a) plántulas de ñire en ensayo de competencia intraespecífica (1Ñ= 1 ñire a 5Ñ= 5 ñires por maceta), b) plántulas de calafate en ensayo de competencia intraespecífica (1C= 1 calafate a 5C= 5 calafate por maceta), y c) plántulas de ñire (verde) y calafate (violeta) en ensayo de competencia interespecífica (1Ñ=1 ñire a 1Ñ:4C=1 ñire cuatro calafates). Las barras indican error estándar (\pm EE) y las letras distintas indican diferencias significativas con el test de LSD ($p < 0,05$).

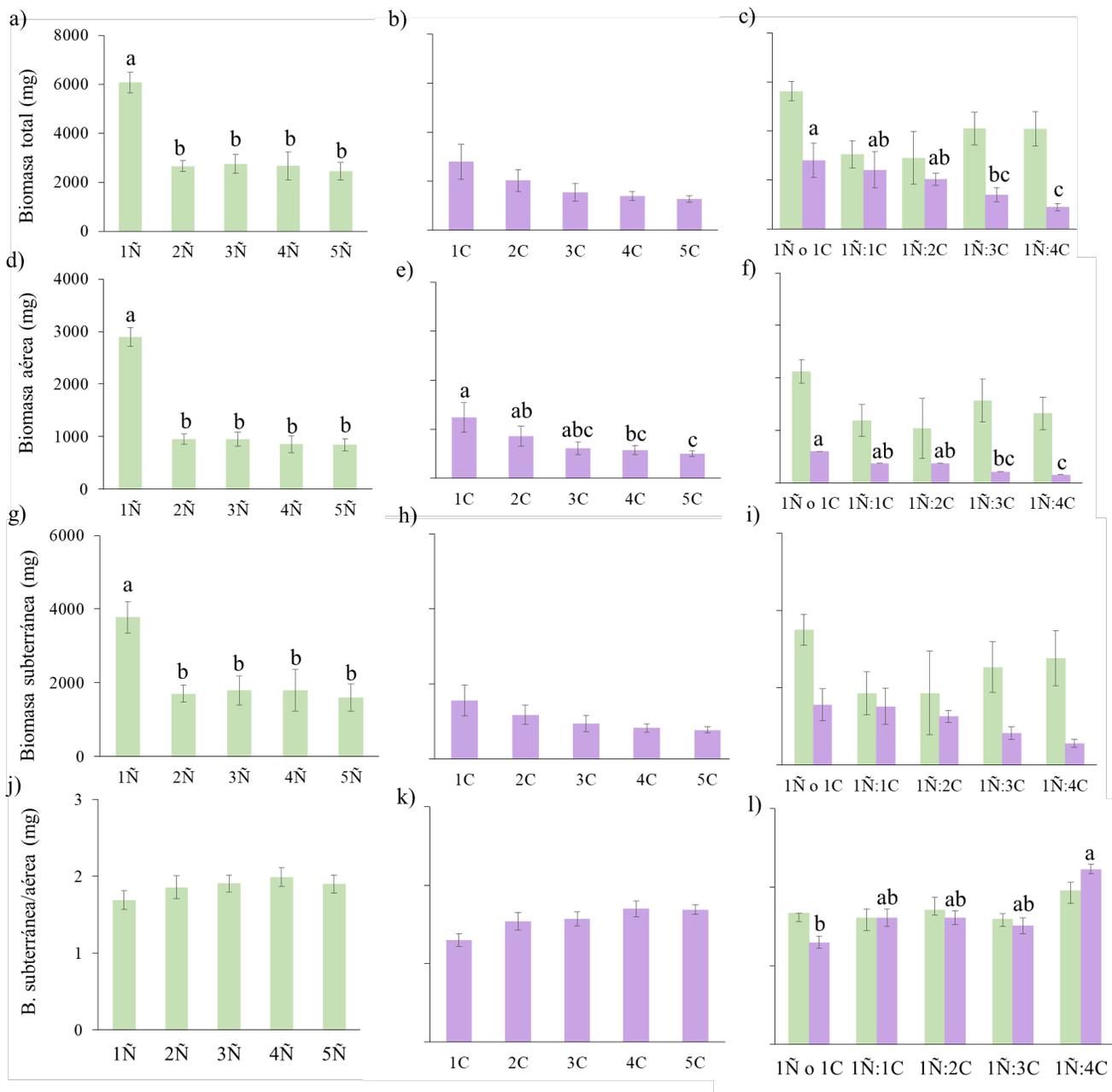


Figura 4.4. Valores medios de biomasa (\pm EE) aérea, subterránea, total y la relación subterránea/aérea en plántulas de ñire (barras verdes) y calafate (barras violetas) en los diferentes ensayos de competencia: intraespecífica de ñire (a, d, g, j), intraespecífica de calafate (b, e, h, k) e interespecífica (c, f, i, l). Las barras indican error estándar (\pm EE) y las letras distintas indican diferencias significativas de medias con el test LSD ($p < 0,05$).

Morfología en ensayo intra e interespecífico

En el ensayo intraespecífico las plántulas de ñire que crecieron solas tuvieron significativamente mayor número de hojas y número de ramas en comparación con el resto de los tratamientos (Tabla 4.2). El área foliar fue significativamente menor en el tratamiento 1Ñ y significativamente mayor en los tratamientos 2Ñ y 3Ñ. El diámetro a la altura del cuello y la altura de las plantas de ñire no presentaron diferencias significativas. Asimismo, en el ensayo intraespecífico del calafate, no se observaron diferencias significativas en ninguna de las variables morfológicas (Tabla 4.3).

En el ensayo interespecífico, las plántulas de ñire creciendo solas presentaron mayor número de ramas, número de hojas y menor área foliar (Tabla 4.4). El diámetro a la altura del cuello y la altura de las plántulas no mostraron diferencias significativas. Las plántulas de calafate en el ensayo interespecífico tuvieron significativamente menor número de hojas en 1Ñ:4C y el número de ramas fue significativamente mayor en 1Ñ:1C en comparación con los otros tratamientos. El diámetro a la altura del cuello, la altura y el área foliar de las plantas de calafate no presentaron diferencias significativas (Tabla 4.4).

Tabla 4.2. Valores medios de las variables morfológicas (\pm EE) de plántulas de ñire en competencia intraespecífica a distintas densidades (desde 1Ñ= 1 ñire a 5Ñ= 5 ñires por maceta). Diámetro a la altura del cuello (DAC) (mm), altura (H) (cm), número de hojas (NH), área foliar (AF) (mm²) y número de ramas (NR).

Tratamiento	DAC	H	NH	AF	NR
1Ñ	2,99 \pm 0,36	8,27 \pm 1,05	90,43 \pm 16,37 a	7,89 \pm 0,42 c	15,69 \pm 2,82 a
2Ñ	2,45 \pm 0,34	7,21 \pm 1,05	51,78 \pm 10,70 b	10,32 \pm 0,51a	7,34 \pm 1,59 b
3Ñ	2,65 \pm 0,30	6,76 \pm 0,74	45,70 \pm 6,35 b	10,13 \pm 0,45 a	6,90 \pm 0,97 b
4Ñ	2,33 \pm 0,26	6,66 \pm 0,95	41,93 \pm 7,71 b	9,62 \pm 0,35 ab	6,56 \pm 1,21 b
5Ñ	2,24 \pm 0,25	6,04 \pm 0,73	39,01 \pm 5,98 b	9,15 \pm 0,32 bc	6,34 \pm 1,12 b
X^2	3,65	5,12	16,12	18,18	23,43
p	0,456	0,275	0,002	0,001	<0,001

Diferentes letras en cada columna indican diferencias significativas con el test LSD ($p < 0,05$).

Tabla 4.3. Valores medios de las variables morfológicas (\pm EE) de plántulas de calafate en competencia intraespecífica a distintas densidades (1C=1 calafate a 5C= cinco calafates por maceta). Diámetro a la altura del cuello (DAC) (mm), altura (H) (cm), número de hojas (NH), área foliar (AF) (mm^2) y número de ramas (NR).

Tratamiento	DAC	H	NH	AF	NR
1C	1,54 \pm 0,31	4,86 \pm 0,84	41,65 \pm 12,58	47,41 \pm 8,85	2,65 \pm 0,47
2C	1,77 \pm 0,35	5,77 \pm 1,10	38,53 \pm 11,33	40,01 \pm 4,73	2,41 \pm 0,45
3C	1,39 \pm 0,13	4,27 \pm 0,26	25,34 \pm 3,89	48,67 \pm 4,27	1,80 \pm 0,18
4C	1,34 \pm 0,12	4,12 \pm 0,35	24,94 \pm 3,40	39,31 \pm 3,61	2,27 \pm 0,46
5C	1,44 \pm 0,13	4,62 \pm 0,33	23,07 \pm 2,74	45,16 \pm 2,88	2,50 \pm 0,82
X^2	1,99	3,85	2,80	3,18	2,27
p	0,737	0,427	0,591	0,528	0,685

Tabla 4.4. Valores medios (\pm EE) de variables morfológicas de plántulas de ñire en competencia interespecífica a distintas densidades (desde 1Ñ= 1 ñire a 1Ñ:4C= 1 ñire y 4 calafates por maceta). Diámetro a la altura del cuello (DAC) (mm), altura (H) (cm), número de hojas (NH), área de hoja (AF) (mm^2) y número de ramas (NR).

Tratamiento	DAC	H	NH	AF	NR
1Ñ	2,99 \pm 0,36	8,27 \pm 0,36	90,43 \pm 16,37 a	7,98 \pm 0,42 c	15,69 \pm 2,82a
1Ñ:1C	2,00 \pm 0,31	6,50 \pm 0,96	57,48 \pm 13,22 ab	9,01 \pm 0,46 bc	5,44 \pm 1,58b
1Ñ:2C	2,07 \pm 0,44	5,94 \pm 0,97	43,60 \pm 13,38 bc	10,52 \pm 0,48 a	4,10 \pm 1,43b
1Ñ:3C	1,89 \pm 0,32	5,67 \pm 0,72	30,64 \pm 8,18 c	10,33 \pm 0,51 a	4,04 \pm 1,15b
1Ñ:4C	2,38 \pm 0,31	6,17 \pm 0,71	40,37 \pm 8,66 bc	9,29 \pm 0,51 ab	6,34 \pm 1,54b
X^2	6,83	6,39	16,40	14,87	33,15
P	0,145	0,172	0,002	0,005	<0,001

Diferentes letras en cada columna indican diferencias significativas con el test LSD ($p < 0,05$).

Tabla 4.5. Valores medios (\pm EE) de variables morfológicas de plántulas de calafate en competencia interespecífica a distintas densidades (desde 1Ñ= 1 ñire a 1Ñ:4C= 1 ñire y 4 calafates por maceta). Diámetro a la altura del cuello (DAC) (mm), altura (H) (cm), número de hojas (NH), área foliar (AF) (mm^2) y número de ramas (NR).

Tratamiento	DAC	H	NH	AF	NR
1C	1,77 \pm 0,28	5,49 \pm 0,77	51,54 \pm 12,00 a	50,40 \pm 6,78	3,19 \pm 0,65 ab
1Ñ:1C	1,63 \pm 0,31	4,65 \pm 0,94	38,84 \pm 12,43 a	54,91 \pm 8,01	4,48 \pm 1,27 a
1Ñ:2C	1,68 \pm 0,18	5,44 \pm 0,68	37,08 \pm 6,92 a	54,37 \pm 5,32	2,16 \pm 0,28 b
1Ñ:3C	1,81 \pm 0,16	5,60 \pm 0,35	36,35 \pm 5,62 a	42,84 \pm 2,33	2,85 \pm 0,44 b
1Ñ:4C	1,44 \pm 0,13	4,02 \pm 0,36	18,57 \pm 2,31 b	42,84 \pm 2,33	2,26 \pm 0,37 b
χ^2	2,24	7,71	13,49	4,83	12,58
p	0,692	0,103	0,009	0,305	0,013

Diferentes letras en cada columna indican diferencias significativas con el test LSD ($p < 0,05$).

Respuestas de las plántulas de ñire a posibles efectos alelopáticos

El agregado de raíces y rizomas en el suelo afectaron negativamente la supervivencia del ñire ($\chi^2=13,32$; $p<0,009$). En ausencia de rizomas (testigo) la supervivencia fue significativamente mayor que en el resto de las macetas con diferentes concentrados (Fig. 4.5). Sin embargo, no hubo un efecto claro relacionado con la cantidad de raíces y rizomas en las macetas ya que las menores supervivencias se registraron en tratamientos intermedios.

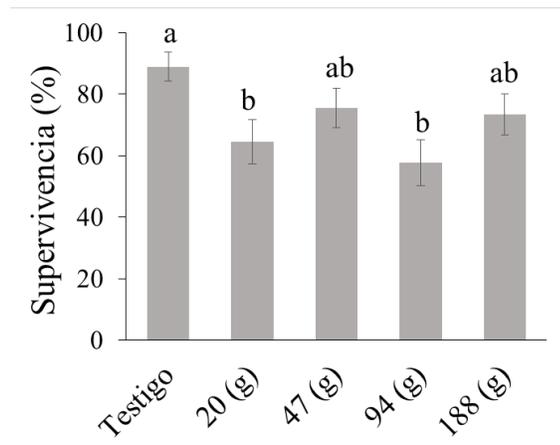


Figura 4.5. Valores medios de supervivencia (%) de plántulas de ñire en las distintas concentraciones de raíces+rizomas de calafate en el sustrato (testigo, 20 g, 47 g, 94 g y 188 g). Las barras indican error

estándar (\pm EE) y las letras distintas indican diferencias significativas de medias con el test de LSD ($p < 0,05$).

Los resultados demostraron que en ausencia de raíces y rizomas (testigo) las plántulas de ñire tuvieron significativamente mayor biomasa total ($X^2=49,54$; $p<0,001$) (Fig. 4.6). Al analizar por separado los distintos compartimentos, se observó que la biomasa aérea ($X^2=37,97$; $p<0,001$), la biomasa subterránea ($X^2=56,58$, $p<0,001$) y la relación biomasa subterránea/aérea ($X^2= 10,73$; $p<0,001$) también fueron significativamente mayores en el tratamiento testigo en comparación con el resto de los tratamientos (Fig. 4.6).

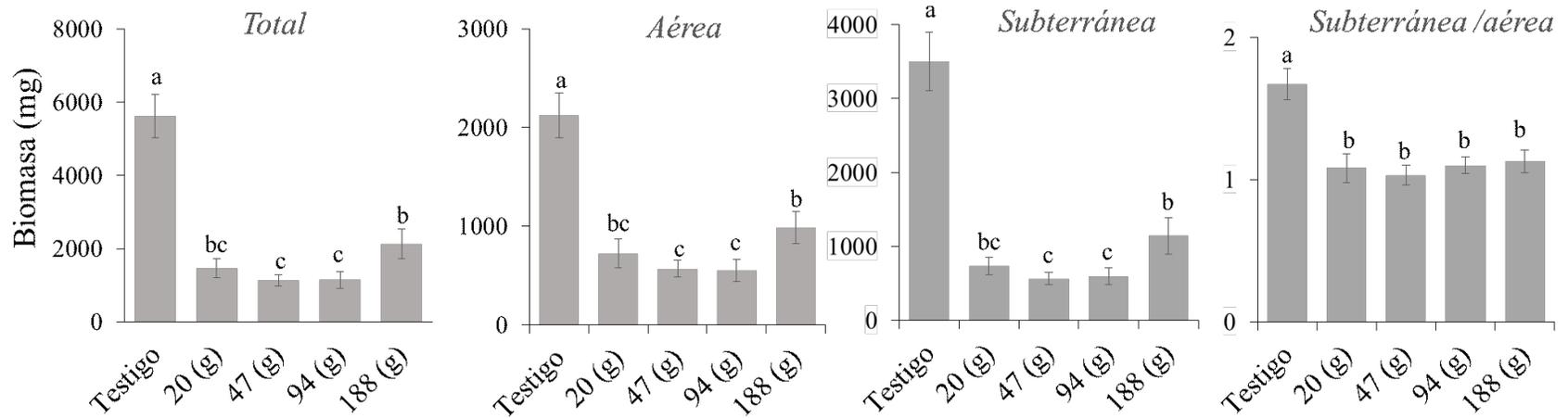


Figura 4.6. Valores medios de biomasa (%) total, aérea, subterránea y la relación biomasa subterránea/aérea de las plántulas de ñire creciendo con distintas concentraciones de raíces y rizomas de calafate en el sustrato (testigo, 20 g, 47 g, 94 g y 188 g). Las barras indican error estándar (\pm EE) y las letras distintas indican diferencias significativas según el test LSD ($p < 0,05$).

Con respecto a las variables morfológicas, el diámetro a la altura del cuello, la altura, el número de hojas y el número de ramas fueron significativamente mayores en el tratamiento testigo en comparación con el resto de los tratamientos (Tabla 4.6). El área foliar no presentó diferencias significativas (Tabla 4.6).

Tabla 4.6. Valores medios (\pm EE) de las variables morfológicas de las plántulas de ñire creciendo con distinta concentración de raíces y rizomas de calafate en el sustrato. Diámetro a la altura del cuello (DAC) (mm), altura (H) (cm), número de hojas (NH), área foliar (AF) (mm^2) y número de ramas (NR).

Tratamiento	DAC	H	AF	NH	NR
Testigo	2,66 \pm 0,34 a	7,52 \pm 0,97 a	40,59 \pm 3,75	79,73 \pm 15,00a	13,85 \pm 2,58 a
20 (g)	1,33 \pm 0,27 b	3,96 \pm 0,51 b	26,94 \pm 3,92	29,62 \pm 6,28b	6,66 \pm 1,25 b
47 (g)	1,48 \pm 0,27 b	4,59 \pm 0,68 b	30,14 \pm 3,98	35,56 \pm 6,11b	5,47 \pm 0,78 b
94 (g)	1,85 \pm 0,37 ab	4,35 \pm 0,86 b	28,00 \pm 4,56	23,62 \pm 4,95b	4,00 \pm 0,76 b
188 (g)	1,52 \pm 0,27 b	4,66 \pm 0,84 b	31,30 \pm 4,97	43,45 \pm 9,41b	6,64 \pm 1,22 b
χ^2	12,13	17,49	6,29	20,00	26,26
p	0,016	0,001	0,178	<0,001	<0,001

Diferentes letras en cada columna indican diferencias significativas con el test LSD ($p < 0,05$).

El agregado de rizomas y raíces en el suelo afectaron significativamente el pH del suelo ($F=26,46$; $p<0,001$). Los resultados de mostraron un gradiente de aumento de pH siendo menor el tratamiento testigo y mayor las macetas que presentaron 188g (Fig. 4.7).

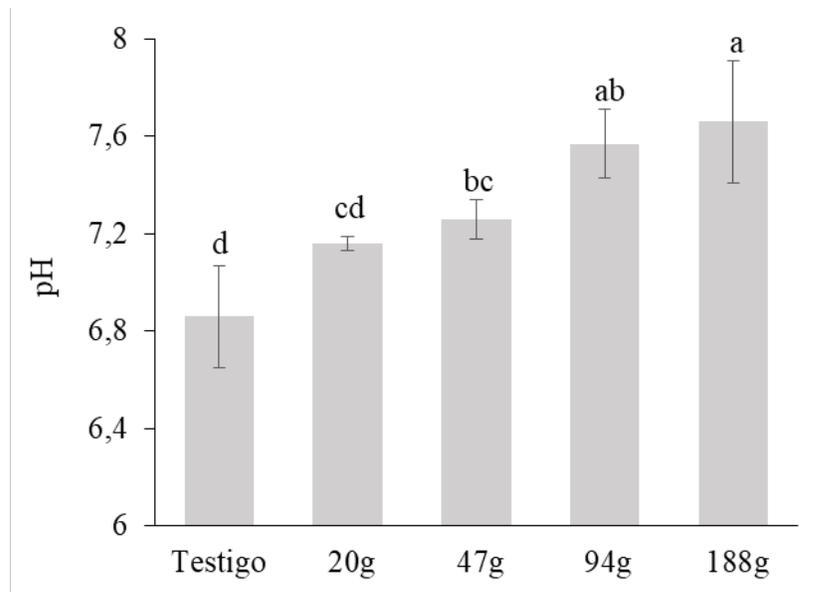


Figura. 4.7. Valores medios (\pm EE) del pH del suelo a distintas concentraciones de raíces y rizomas de calafate en el sustrato (testigo, 20 g, 47 g, 94 g y 188 g). Las barras indican error estándar (\pm EE) y las letras distintas indican diferencias significativas según el test LSD ($p < 0,05$).

DISCUSIÓN

Ensayo intraespecífico

Los resultados permitieron aceptar la hipótesis 1 considerando que en el ensayo intraespecífico las plántulas de ñire tuvieron mayor supervivencia y biomasa cuando estaban solas. Cuando el ñire está acompañado con otras plantas de su misma especie genera menor biomasa total reduciendo la altura y el número de ramas y la biomasa subterránea. Estos resultados confirman la idea de que al no existir una diferenciación de nichos la competencia entre individuos se vuelve mucho más intensa y aumenta la mortalidad de las plántulas, como indica el principio de exclusión competitiva (Darwin, 1859; Gause, 1934; Horlent et al., 2003). En el ensayo intraespecífico del calafate, también se observó que la biomasa del calafate tendió a disminuir a mayor densidad. Las plántulas de calafate redujeron significativamente su biomasa aérea; sin embargo, estos cambios fueron menos drásticos que en las plántulas de ñire ya que la morfología y la supervivencia del calafate no se vieron significativamente afectadas a medida que aumentó la densidad de individuos de su misma especie. Las distintas respuestas entre ñire y calafate a la competencia entre congéneres, puede deberse a la naturaleza de sus formas de vida (árbol y arbusto, respectivamente). Por ejemplo, los arbustos requieren menor inversión en madera (i.e., menor densidad de xilema) y por lo tanto pueden invertir más en el crecimiento (Götmark et al., 2016). Ante una mayor competencia por los recursos, este comportamiento resulta estratégico ya que permite que las plantas sobrevivan a un menor costo de mantenimiento (Götmark et al., 2016).

Ensayo interespecífico

En el ensayo interespecífico la supervivencia del ñire en altas densidades de calafate fue similar a cuando el ñire creció solo, por lo que se acepta la hipótesis 2. A menor densidad de plántulas, la supervivencia y la biomasa del ñire se vio afectada negativamente. Sin embargo, a medida que aumentó la densidad de plántulas de calafate, la supervivencia y la biomasa del ñire volvieron a aumentar generando una curva en U. Esto podría interpretarse como un punto de coexistencia entre ambas especies, es decir que a medida que la densidad aumenta (y por lo tanto la competencia por los recursos es más fuerte), las especies reflejan diferentes estrategias en la asignación de biomasa y su morfología lo cual les permitiría

coexistir. El calafate redujo su biomasa total, y específicamente su biomasa aérea, generando menor número de ramas y menor número de hojas. Esto permitió que el ñire a altas densidades tienda a aumentar su biomasa total y pueda tener una supervivencia similar a cuando crece solo. Por otro lado, el calafate aumentó la relación biomasa subterránea/aérea a una mayor densidad de plantas. Una mayor inversión en biomasa radicular puede ser una estrategia de las plantas para lograr un buen establecimiento y aumentar la capacidad de absorción de nutrientes (Weiner, 1990). En este ensayo, esto fue evidente para calafate en situaciones de alta densidad de individuos por maceta y por lo tanto mayor competencia. Además, estudios anteriores determinaron que la diferenciación de nicho ocurre frecuentemente a través de la separación espacial de las raíces de las plantas que crecen juntas (Berendse, 1981; Bolte y Villanueva, 2006; Von Felten y Schmid, 2008). Esto permite a las especies ocupar diferentes estratos del suelo, disminuyendo la competencia subterránea y promoviendo la coexistencia entre ellas (Casper y Jackson, 1997; Nippert y Holdo, 2015; Schiffers et al., 2011). La coexistencia de las plántulas de ñire-calafate podría utilizarse para realizar una restauración activa mediante una plantación en núcleo. La plantación en núcleo consiste en colocar en el centro la especie arbórea de lento crecimiento (en este caso el ñire) y alrededor se coloca la especie colonizadora característica de la sucesión temprana post-disturbio (en este caso calafate) (Huertas Herrera et al., 2021).

Efecto alelopático de raíces-rizomas de calafate sobre las plántulas de ñire

Los resultados permitieron aceptar la hipótesis 3 ya que la presencia de raíces y rizomas de calafate en el sustrato afectó negativamente la supervivencia y la biomasa de las plántulas de ñire. Sin embargo, la supervivencia del ñire no mostró un patrón definido en las distintas concentraciones de raíces y rizomas (ej, mayor concentración de raíces y rizomas, mayor mortalidad de plántulas). Inderjit y Keating (1999) informaron que el potencial alelopático de la mayoría de los ensayos usando lixiviados o extractos, no necesariamente demuestran fenómenos alelopáticos de manera concluyente. Leicach et al. (2009) determinaron que las concentraciones de compuestos en condiciones naturales son por lo general inferiores a las que presentan actividad en bioensayos en laboratorio y además la mayoría de estos compuestos en los ecosistemas son rápidamente degradados en la matriz del suelo (Tharayil, 2009). Si bien los estudios a campos para evaluar los efectos alelopáticos en el ecosistemas

son escasos debido a la dificultad de aislar los efectos indirectos (Inderjit y Weston, 2000, Gómez-Aparicio y Canham, 2008), se considera que este tema merece desarrollar más estudios para evaluar las concentraciones y la forma de liberación de la berberina del calafate en la naturaleza (ej. lixiviación, exudados radiculares, descomposición de residuos vegetales).

El efecto negativo pudo ser respuesta al aumento de pH que generaron las raíces y rizomas en el suelo tal como observó Elgersma (2010) en otra especie del género *Berberis* (*B. thunbergii*); o por la supresión en el desarrollo de las micorrizas asociadas a las especies de árboles nativas (Callaway et al., 2008) considerando que los bosques de *Nothofagus* se asocian con una gran cantidad de micorrizas (Barroetaveña et al., 2019) y esta asociación es clave en la absorción y transporte de nutrientes a través de la red de hifas en el suelo (Godoy y Palfner, 1997). Sin embargo, este aspecto del efecto inhibitorio del crecimiento debido a los compuestos alelopáticos del calafate merece más estudio ya que no quedan claros los mecanismos y la magnitud de sus efectos sobre la flora nativa.

Los resultados de este capítulo son consistentes con Silvertown y Charlesworth (2001) quienes afirman que la competencia intraespecífica es más fuerte que la competencia interespecífica. Además, los resultados obtenidos coinciden con la hipótesis del estrés ambiental (Bertness y Callaway, 1994; Pugnaire y Luque, 2001; Fugère et al., 2012; Bakker et al., 2013), la cual predice que las interacciones competitivas son más comunes en entornos productivos, pero a medida que aumenta el estrés por competencia de recursos (ej., disponibilidad reducida de nutrientes o agua) predomina la coexistencia entre especies (Bertness y Callaway, 1994; Brooker y Callaghan, 1998; He et al., 2013). Por otro lado, el ñire y el calafate generan cambios en su morfología para coexistir. Conocer las interacciones entre ñire-calafate es necesario para conservar la estructura y funcionalidad de los ecosistemas forestales y proponer acciones de manejo frente a disturbios drásticos inesperados (ej, fuegos) o cambios ambientales (ej, sequías).

CONCLUSIÓN

Se concluye que la competencia intraespecífica entre plántulas de ñire afecta negativamente la supervivencia y biomasa de los individuos. Contrariamente, en la competencia interespecífica entre ñire y calafate, se observó que la supervivencia y biomasa siguieron un patrón en U, donde a bajas densidades las especies compiten, pero a mayor densidad las especies logran generar cambios en la morfología y biomasa lo cual les permite coexistir. Se observó cierto efecto de inhibición del crecimiento en sustratos con raíces+rizomas de calafate, pero no quedan claros los mecanismos ni el efecto de las diferentes concentraciones por lo que se sugieren realizar más estudios en este aspecto.

CAPÍTULO V: *Productividad de los arbustos de calafate en bosques de ñire afectados por fuego y con ganadería.*

INTRODUCCIÓN

La incorporación de arbustos frutales nativos en sistemas forestales, además de estimular la diversificación de la producción, promueve el uso de productos locales y permite desarrollar una agricultura más sostenible (Shelef et al., 2017). La valorización de los arbustos mediante el uso de los frutos conocidos como “frutos del bosque, frutas finas o berries nativas” favorece la conservación y estimula la incorporación de los mismos a los sistemas silvopastoriles. Muchas veces los arbustos nativos son no deseados por los productores ya que son especies que crecen en sistemas degradados o en sitios que sufrieron perturbaciones antrópicas (Kitzberger et al., 2005b; Mermoz et al., 2005). Sin embargo, los arbustos poseen la ventaja de que, al ser una especie nativa, están adaptados a la variabilidad ambiental local por lo que pueden crecer y reproducirse sin mucha inversión (Mostacero et al., 2017). Es decir que la diversificación de la producción a través de sus frutas no resultaría costosa. Aun así es de esperar que la producción de la fruta varíe con las diferentes condiciones sitio (ej. radiación fotosintéticamente activa, humedad en el suelo, temperatura del aire). La variabilidad en la producción generada por las distintas condiciones ambientales es más estudiada en los frutales exóticos que poseen fines comerciales (Vega González, 2013), como por ejemplo las especies del género *Vaccinium* (arándano).

En cultivos de arándanos se ha determinado que la variabilidad en la cobertura de nubes puede producir inestabilidad en el rendimiento debido a que el número de botones florales tiene una relación directa con la condición de luz (Yañez et al., 2009; Petridis et al., 2018). Por otro lado, las altas temperaturas en la fase de floración afectan el crecimiento del tubo polínico y provocan la degeneración del óvulo, lo que conduce a una reducción en la formación de la fruta (Yang et al., 2019). Las características del suelo no son menos importantes ya que suelos con alto contenido de materia orgánica promueven un fruto de buena calidad (Jiafeng et al., 2019). Dentro de la valoración de la calidad de la fruta los sólidos solubles son especialmente importantes para el consumo de berries ya que incluyen carbohidratos, ácidos orgánicos, proteínas, lípidos y varios minerales, siendo el azúcar el

principal componente en la mayoría de las frutas (Wills et al., 1981). Es decir que el rendimiento y las características organolépticas están relacionadas con las variables ambientales las cuales a su vez están estrechamente relacionadas entre sí. Por ejemplo, el contenido de materia orgánica en el suelo se ve afectado por las condiciones de temperatura, humedad del suelo, y pH, entre otros (Strahm y Harrison, 2008). En este sentido, el desafío es determinar cómo las distintas características ambientales afectan la producción de los frutos y generar medidas de manejo que maximicen la calidad de los mismos.

En la Patagonia, existe creciente interés por las bayas nativas de calafate como alimento comercial local. Este es un arbusto característico de los ecosistemas terrestres de la Patagonia incluyendo bosques, pastizales y otras áreas degradadas (Silva, 2013). El calafate ha sido reconocido localmente por su fruta con aspecto físico similar al arándano (Fig. 6.1). La pigmentación de estas frutas se debe al gran contenido de antocianinas que poseen. Además de tratarse de especies arbustivas, el arándano y el calafate se encuentran agrupados dentro de las “frutas finas” o “berries” con capacidad antioxidante. La baya del calafate tiene un gran contenido de azúcar (14,6 %) comparado a otras frutas como la cereza (9,9 %), fresa (5,5 %), arándanos (6 %), frambuesa (4,8 %) y grosella negra (5 %) (Arena et al., 2013). Además tiene una capacidad antioxidante 10 veces mayor que la fruta de manzana, naranja y pera, y supera 4 veces la capacidad antioxidante del arándano (Rodoni et al., 2014). Actualmente, se recomiendan los huertos comerciales de frutos rojos debido a su potencial económico relacionado con el sabor y las propiedades nutraceuticas de la fruta (Giordani et al., 2017). En el Capítulo I se observó que los calafates son más frecuentes en los bosques de ñire que se encuentran en el centro de Tierra del Fuego. El servicio ecosistémico más reconocido en estos bosques es la utilización de forraje natural para la producción de carne y la extracción de madera para leña y postes (Reque et al., 2007; Peri et al., 2016a). Sin embargo, en estos sitios también existen otros productos forestales no madereros en los que se destaca el grupo de especies frutales autóctonas denominado “frutos subutilizados” (Tacon Clavaín, 2004). Estos frutos son relevantes para diversificar la producción y generar pautas de manejo que estimulen la conservación y valorización de los ambientes donde crecen.

El objetivo de este Capítulo fue evaluar la producción de frutos de calafate en términos de cantidad (número de frutos, peso del fruto por arbusto y porcentaje de fruto sano) y calidad (peso del fruto individual, número de semillas, porcentaje de agua en el fruto, porcentaje de pulpa, porcentaje de semilla, y contenido de sólidos solubles) en bosques de ñire afectados por fuego y con ganadería. Para ello, se propuso la siguiente hipótesis:

- Hipótesis: La producción de frutos de calafate, al depender de las condiciones edafoclimáticas del sitio, es afectada por la apertura del dosel arbóreo y la degradación del suelo en bosques quemados de ñire con ganadería.

Predicción: Menor cantidad y calidad de frutos de calafate en bosques de ñire con mayor degradación (menor área basal, mayor porcentaje de suelo desnudo, mayor compactación) en comparación con sitios menos degradados.



Figura 5.1. Rama de calafate con abundantes frutos. En la foto Dra. Miriam Arena (directora de la Tesis).

MATERIALES Y MÉTODOS

Este estudio se realizó en los mismos calafates seleccionados en el Capítulo II en los sitios Baja, Media y Alta AB (con 3 replicas cada uno) (n=90) (ver metodología capítulo dos). En primer lugar los arbustos fueron caracterizados morfológicamente. Se midió la altura promedio (m), el diámetro máximo y diámetro mínimo de cada arbusto con una regla de madera. Con estos valores se calculó el volumen del arbusto para evaluar la productividad considerando el tamaño del arbusto mediante la fórmula de volumen de un elipsoide $(2/3 \times \pi \times \text{altura} \times (\text{diámetro menor})/2 \times (\text{diámetro mayor})/2)$. Además, alrededor de cada calafate se realizó una parcela circular 6 m de radio (capítulo II) para relevar la densidad de arbusto por sitio y estimar la productividad por hectárea en sitios afectados por fuego y con ganadería.

Para los análisis de suelo se utilizaron las mismas muestras que se extrajeron en el capítulo II para medir la densidad aparente. Para analizar la textura de suelo se realizó un promedio por arbusto y se utilizó un analizador de tamaño de partículas Mastersizer 2000E Malvern para diferencia el porcentaje de arena, arcilla y limo. Para el contenido de nutrientes, carbono, materia orgánica, la relación C/N y el pH del suelo, las muestras se tamizaron primero con una malla de 2 mm y luego se unieron las muestras pertenecientes a cada subsitio. De este total se seleccionaron al azar 2 muestras por subsitio obteniendo un total de 6 muestras por sitio. Para el pH se mezclaron 10 g de suelo con 25 ml de agua durante 10 min (Gutián y Carballas, 1976) y se utilizó un medidor de pH (GLP 21 Crison). El contenido de nitrógeno y fósforo se determinaron con un AA3 AutoAnalyzer después de realizar una microdigestión Kjeldahl (Castro et al., 1990). El potasio y el magnesio fueron obtenidos por VARIAN espectrofotómetro de absorción atómica FS. El carbono total se obtuvo por oxidación con dicromato de potasio en un medio ácido y Mohr'ssal, siguiendo el método de Saverlandt (Gutián y Carballas, 1976). La materia orgánica se obtuvo multiplicando el carbono por el factor de 1,724 de Van Bemmelen (1890). Los análisis químicos del suelo fueron realizados en la Universidad de Santiago de Compostela.

La producción de frutos de los arbustos se evaluó en tres veranos sucesivos (Febrero de 2018, 2019 y 2020). Para ello, se cosechó y se pesó la totalidad de los frutos producidos por cada arbusto. Luego se separaron, cuantificaron y pesaron aquellos frutos que no estaban

sanos, es decir que presentaban daños por insectos, aves u hongos. Todas las variables se ponderaron por el volumen de arbusto. Para estimar la producción de frutos en términos de calidad en 2018 y 2019 se seleccionaron al azar 12 frutos de cada subsitio (n=36) y se pesaron individualmente con una balanza de precisión ($\pm 0,0001$ g). Luego se llevaron a estufa a 60 °C durante 48 hs para obtener el peso seco. La diferencia entre el peso fresco y el peso seco permitió obtener el contenido de agua. Luego se separaron las semillas, se contabilizaron y se pesaron. Para determinar los sólidos solubles de cada sitio, los frutos de todas las plantas de cada subsitio se juntaron (Fig. 5.2). Luego, los frutos se maceraron para extraer su jugo y medir el contenido de azúcares con un refractómetro alfa Atago N1 (rango de medición de 0–32 Brix).

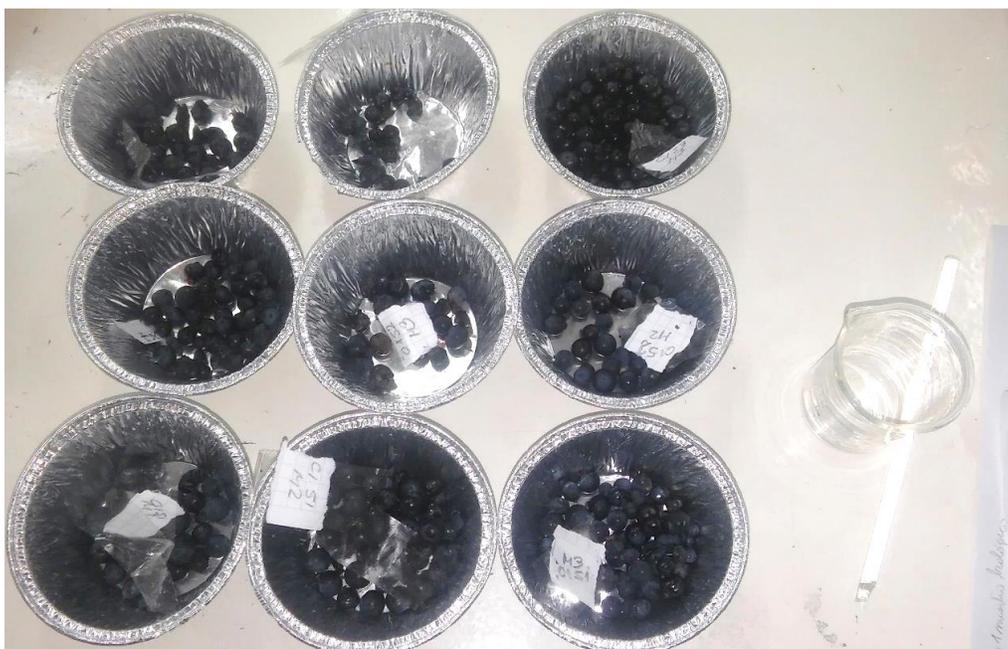


Figura 5.2. Muestras de frutos de calafate provenientes de uno de los sitios, para obtener los análisis de sólidos solubles.

Análisis estadístico

La morfología y la densidad de arbustos se analizaron mediante MLGMs. Para la altura, el diámetro máximo y el diámetro mínimo se utilizó la distribución normal con función de enlace identidad mientras que para el volumen se utilizó la función gamma con función de

enlace log. La densidad de arbustos de calafate se analizó utilizando distribución binomial negativa con función de enlace log. Se utilizó como factor fijo el sitio (Baja AB n=30, Media AB n=30 y Alta AB n=30) y como factor aleatorio se utilizaron los subitios.

La textura del suelo se analizó mediante MLGMs. Para el porcentaje de arena, limo y arcilla se utilizó la distribución beta con función de enlace logit. Se utilizó como factor fijo los sitios (Baja AB n=90; Media AB n=90; Alta AB n=90). Como factor aleatorio se utilizaron los subitios.

El contenido de nutrientes en el suelo (nitrógeno, fósforo, potasio, calcio, magnesio, hierro, cobre, manganeso, zinc, sodio, carbono), la materia orgánica, la relación C/N y el pH fueron analizados con MLGMs utilizando como factor fijo los sitios (Baja AB n=18, Media AB n=18, Alta AB n=18) y como factor aleatorio los subitios. Para el porcentaje nitrógeno, fósforo, potasio, calcio, magnesio, hierro, carbono y materia orgánica se utilizó la distribución beta con función de enlace logit. Para el resto de las variables se utilizó la distribución normal con función de enlace identity.

La productividad de los arbustos fue analizada con MLGMs. Para evaluar las plantas que produjeron o no frutos se utilizó la distribución Bernoulli con función de enlace logit. Para analizar el número de frutos totales y el número de frutos sanos por arbusto se utilizó la distribución binomial negativa con función de enlace log considerando que los datos no presentaron una distribución normal según el test de Shapiro-Wilks (Mahibbur y Govindarajulu, 1997). Como factor fijo se utilizó el año (2018 n= 90, 2019 n=90 2020 n=90), el sitio (Baja AB n=90, Media AB, n=90, Alta AB n=90) y la clausura (con clausura n=135, sin clausura n=135) y como factor aleatorio se utilizó el subsitio. Se evaluaron todas las interacciones posibles entre los factores fijos. Para evaluar el peso de frutos por arbusto se utilizó la distribución gamma con función de enlace log. Como factor fijo se utilizó el año (2018 n= 68, 2019 n=80, 2020 n=49), el sitio (Baja AB n=58, Media AB n=77, alta AB n=62) y la clausura (con clausura n=94, sin clausura n=103) y como factor aleatorio se utilizó el subsitio. Se evaluaron todas las interacciones posibles entre los factores fijos.

Para entender cuáles son las combinaciones de factores que mejor explican la calidad de frutos en función de los distintos sitios (Baja AB, Media AB y Alta AB), se realizó un análisis de componentes principales (ACP) usando la distancia Euclideana. Para ello se

utilizó una matriz de correlación basada en las variables cualitativas de los frutos (porcentaje de agua, porcentaje de pulpa, porcentaje de semillas, peso seco del fruto, peso seco de las semillas, peso fresco del fruto y sólidos solubles).

Todos los análisis, excepto los porcentajes, se realizaron con el software estadístico InfoStat (Di Rienzo et al., 2018). Los análisis de MLGMs se ajustaron usando los paquetes del lenguaje de R nlme (Pinheiro et al., 2018) y lme4 (Bates et al., 2015) a través de la interface Infostat (R Core Team, 2020). Para analizar los porcentajes se utilizó el programa Rstudio (R Core Team, 2020) y el paquete glmmTMB (Magnusson et al., 2017). El ACP se realizó con el software PC-ORD 5.0 (McCune y Mefford, 2011).

RESULTADOS

Características del suelo

Con respecto a la textura del suelo, S1 tuvo significativamente mayor porcentaje de arena y menor porcentaje de limo en comparación con el resto de los sitios (Tabla 5.1). El contenido de nitrógeno, fósforo, potasio (Tabla 5.2), calcio, magnesio (Tabla 5.3) y sodio (Tabla 5.4), fueron significativamente mayores en el sitio Alta AB. El cobre fue significativamente mayor en Baja AB (Tabla 5.5) y el manganeso fue mayor en el sitio Media AB (Tabla 5.5). El carbono y la materia orgánica fueron menores en Baja AB (Tabla 5.6), mientras que el pH fue significativamente mayor en Baja AB (Tabla 5.7).

Tabla 5.1. Valores medios (\pm EE) de las distintas fracciones de la textura edáfica analizadas (arena, limo y arcilla, %) en los distintos sitios (Baja AB, Media AB, Alta AB).

	Factor	Arena	Limo	Arcilla
Sitio	Baja	66,48 \pm 1,30a	28,21 \pm 1,22b	5,30 \pm 0,34
	Media	55,70 \pm 1,13b	39,30 \pm 0,88a	5,00 \pm 0,35
	Alta	54,61 \pm 1,05b	39,70 \pm 0,83a	5,68 \pm 0,37
	X ²	44,13	64,64	1,59
	p	<0,001	<0,001	0,433

Valores de $p < 0,05$ indican diferencias significativas. Diferentes letras en cada columna y para cada factor indican medias significativamente distintas con el test de LSD.

Tabla 5.2. Valores medios (\pm EE) de nitrógeno (N, %), fósforo (P, %) y potasio (K, %) en el suelo y para los distintos sitios (Baja AB, Media AB, Alta AB).

	Factor	N	P	K
Sitio	Baja AB	0,24 \pm 0,04b	0,05 \pm 0,01b	0,63 \pm 0,04b
	Media AB	0,31 \pm 0,02b	0,07 \pm 0,01b	0,60 \pm 0,05b
	Alta AB	0,53 \pm 0,04a	0,12 \pm 0,01a	0,83 \pm 0,01a
	X ²	38,82	26,14	49,85
	p	<0,001	<0,001	<0,001

Valores de $p < 0,05$ indica diferencias significativas. Diferentes letras en cada columna y para cada factor indican medias significativamente distintas con el test LSD.

Tabla 5.3. Valores medios (\pm EE) de mesonutrientes calcio (Ca, %) y magnesio (Mg, %) en el suelo y para los distintos sitios (Baja AB, Media AB, Alta AB).

	Factor	Ca	Mg
Sitio	Baja AB	0,26 \pm 0,03 b	0,59 \pm 0,08 c
	Media AB	0,31 \pm 0,05 ab	1,22 \pm 0,23 b
	Alta AB	0,45 \pm 0,06 a	1,88 \pm 0,05 a
	X ²	8,09	53,23
	p	<0,05	<0,001

Valores de $p < 0,05$ indica diferencias significativas. Diferentes letras en cada columna y para cada factor indican medias significativamente distintas con el test LSD.

Tabla 5.4. Valores medios (\pm EE) de micronutrientes hierro (Fe, %), y sodio (Na, %) en el suelo y para los distintos sitios (Baja AB, Media AB, Alta AB).

		Fe	Na
Sitio	Baja AB	1,22 \pm 0,08	0,50 \pm 0,03 b
	Media AB	1,14 \pm 0,13	0,60 \pm 0,04 ab
	Alta AB	1,22 \pm 0,11	0,67 \pm 0,04 a
	X ²	0,19	4,91
	p	0,833	0,026

Valores de $p < 0,05$ indica diferencias significativas. Diferentes letras en cada columna y para cada factor indican medias significativamente distintas con el test LSD.

Tabla 5.5. Valores medios (\pm EE) de micronutrientes hierro cobre (Cu, ppm), manganeso (Mn, ppm) y zinc (Zn, ppm) en el suelo y para los distintos sitios (Baja AB, Media AB, Alta AB).

		Cu	Mn	Zn
Sitio	Baja AB	16,11 \pm 0,61 a	6,37 \pm 0,67 b	45,24 \pm 1,70
	Media AB	14,03 \pm 0,46 b	10,44 \pm 0,86 a	40,00 \pm 1,60
	Alta AB	13,31 \pm 0,63 b	8,08 \pm 0,51 b	42,90 \pm 1,47
	F	8,99	7,28	8,65
	p	0,003	0,02	0,003

Valores de $p < 0,05$ indica diferencias significativas. Diferentes letras en cada columna y para cada factor indican medias significativamente distintas con el test LSD.

Tabla 5.6. Valores medios (\pm EE) de carbono (C, %), materia orgánica (MO, %) en los distintos los sitios (Baja AB, Media AB, Alta AB).

	Factor	C	MO
Sitio	Baja AB	2,96 \pm 0,14 b	5,11 \pm 0,25 b
	Media AB	5,16 \pm 0,20 a	8,90 \pm 0,34 a
	Alta AB	6,27 \pm 0,84 a	10,80 \pm 1,45 a
	X ²	11,65	11,63
	p	0,001	0,001

Valores de $p < 0,05$ indica diferencias significativas. Diferentes letras en cada columna y para cada factor indican medias significativamente distintas con el test LSD.

Tabla 5.7. Valores medios (\pm EE) de la relación carbono/nitrógeno (C/N) y el pH del suelo en los distintos los sitios (Baja AB, Media AB, Alta AB).

	Factor	C/N	pH
Sitio	Baja AB	14,63 \pm 2,79	5,38 \pm 0,04 a
	Media AB	17,45 \pm 1,51	5,18 \pm 0,04 b
	Alta AB	11,91 \pm 1,39	5,13 \pm 0,09 b
	F	1,92	4,96
	p	0,181	0,025

Valores de $p < 0,05$ indica diferencias significativas. Diferentes letras en cada columna y para cada factor indican medias significativamente distintas con el test LSD.

La morfología de los arbustos de calafate únicamente presentó diferencias significativas en el diámetro mínimo siendo los calafates de baja AB más angostos que el resto de los arbustos (Tabla 5.8). Por otro lado la densidad de arbustos de calafates fue significativamente mayor en Baja AB y menor en Alta AB (Tabla 5.8).

Tabla 5.8. Valores medios (\pm EE) de la altura (m), el diámetro máximo (m), el diámetro mínimo (m), el volumen (m^3) y la densidad de calafate (individuos. ha⁻¹) de los arbustos de calafate en los distintos sitios.

Sitio	Altura	Diámetro máximo	Diámetro mínimo	Volumen	Densidad de calafate
Baja AB	0,88 \pm 0,04	1,37 \pm 0,08	1,04 \pm 0,06 b	0,77 \pm 0,11	2263 \pm 133,56 a
Media AB	0,80 \pm 0,04	1,61 \pm 0,09	1,30 \pm 0,07 a	0,94 \pm 0,12	1090 \pm 79,57 b
Alta AB	0,82 \pm 0,03	1,43 \pm 0,09	1,17 \pm 0,08 ab	0,86 \pm 0,16	645 \pm 64,03 c
Estadístico	1,13	2,09	3,55	1,31	128,35
P	0,326	0,130	0,033	0,520	<0,001

Valores de $p < 0,05$ indica diferencias significativas. Diferentes letras en cada columna y para cada factor indican medias significativamente distintas con el test de LSD.

Todas las variables (número de frutos, peso de frutos, el número de frutos sanos y el porcentaje de plantas que fructificaron) mostraron una interacción en el año*sitio (Tabla 5.9 y 5.10). En el 2018 el número de frutos fue significativamente más alto en media AB mientras que alta y baja AB no se diferenciaron entre sí. En el 2019 y 2020 los mayores valores se observaron en el sitio media AB, seguido del sitio alta AB y por último el sitio baja AB (Fig. 5.3a). El peso de frutos sanos por arbusto presentó la misma tendencia que en número de frutos (Fig.5.3 b). El número de frutos sanos en 2018 en el sitio Baja AB y Alta B fue similar, mientras que en 2019 y 2020 el sitio baja tuvo significativamente menor número de frutos sanos en comparación con los otros sitios. El porcentaje de arbustos que fructificaron únicamente presentó diferencias significativas en el año 2020. En la Figura 5.4 b se puede

observar que el sitio baja AB tuvo significativamente menor porcentaje de arbustos fructificados, mientras que el sitio de media AB presentó el mayor número de arbustos fructificados. La clausura presentó un efecto significativo en el número y peso de frutos por arbusto (Tabla 5.9). El número y el peso de los frutos sin la clausura en el sitio de Alta AB y Media AB fueron similares mientras que con la clausura el número y el peso de los frutos en el sitio de Alta AB fue significativamente menor en el sitio de Media AB (Figura 5.5).

Tabla 5.9. Valores medios (\pm EE) del número de frutos por volumen de arbusto (NF.A), peso de fruto por volumen ($\text{g}\cdot\text{m}^{-3}$) (PF.VA), número frutos sanos (FS) (%) y plantas con frutos (PF) (%).

Tratamiento		NF.A	PF.A
Año*sitio	X^2	23,87	20,43
	P	<0,001	<0,005
Sitio*clausura	X^2	6,53	2,25
	P	0,038	0,009
Año*clausura	X^2	4,18	2,22
	p	0,124	0,329

Valores de $p < 0,05$ indica diferencias significativas. Diferentes letras en cada columna y para cada factor indican medias significativamente distintas en el test LSD.

Tabla 5.10. Valores medios (\pm EE) del número de frutos por volumen de arbusto (NF.A), peso de fruto por volumen ($\text{g}\cdot\text{m}^{-3}$) (PF.VA), número frutos sanos (FS) (%) y plantas con frutos (PF) (%).

Tratamiento		FS	PF
Clausura	Con	74,0 \pm 3,18	69,6 \pm 5,05
	Sin	71,8 \pm 2,67	76,3 \pm 4,28
	X^2	0,01	1,79
	P	0,908	0,180
Año*sitio	X^2	30,85	11,29
	P	<0,001	0,023
Sitio*clausura	X^2	1,53	2,44
	P	0,465	0,296
Año*clausura	X^2	2,73	0,36
	p	0,256	0,835

Valores de $p < 0,05$ indica diferencias significativas. Diferentes letras en cada columna y para cada factor indican medias significativamente distintas en el test LSD.

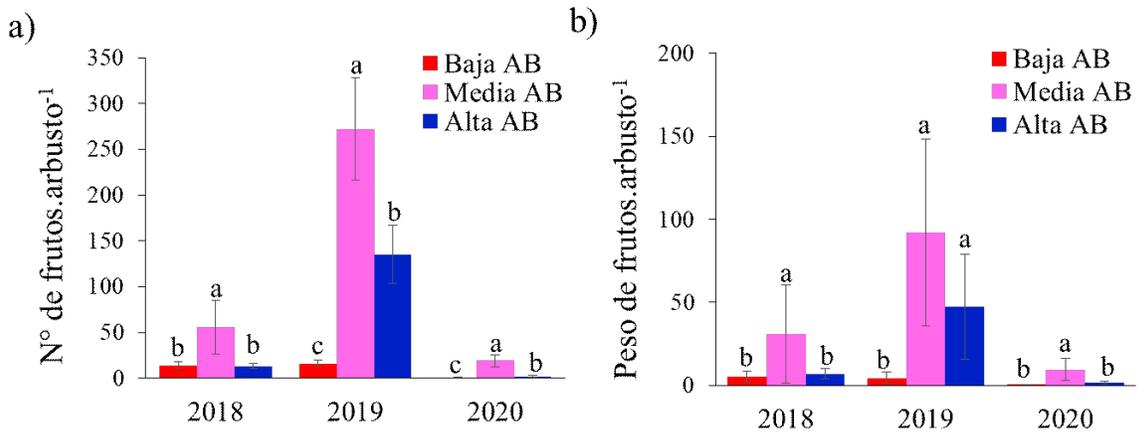


Fig 5.3. Valores medios de a) el número de frutos por arbusto por volumen de arbusto (N° de frutos/vol.arbusto) y b) el peso de los frutos en los distintos años (2018, 2019, 2020) y sitios (Baja AB= barras rojas, Media AB= barras magentas, Alta AB= barras azul). Las líneas negras indican error estándar (\pm EE) y las letras distintas indican diferencias significativas de medias con el test LSD($p < 0,05$).

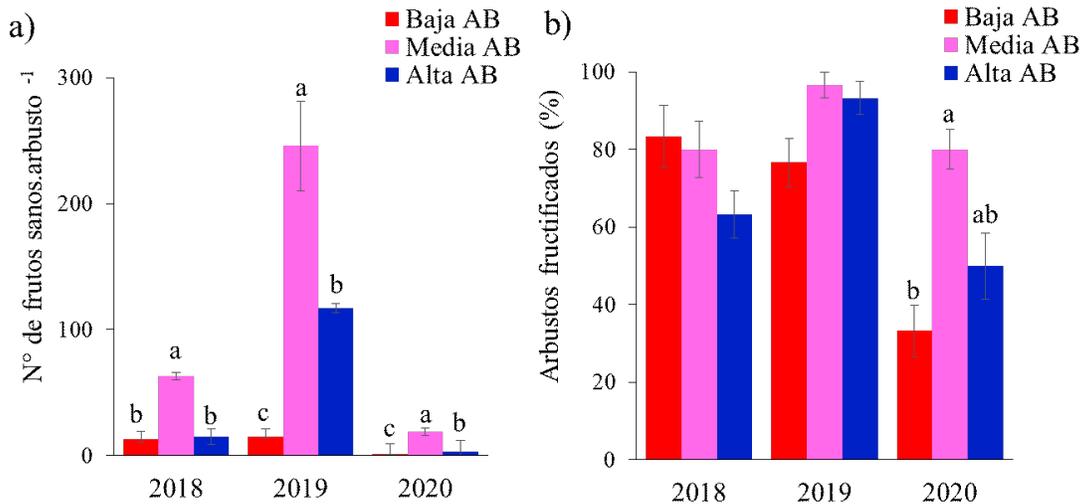


Fig 5.4. Valores medios de a) el número de frutos sanos b) el porcentaje de arbustos fructificados (%) en los distintos años (2018, 2019, 2020) y sitios (Baja AB= barras rojas, Media AB= barras magentas, Alta AB= barras azul). Las líneas negras indican error estándar (\pm EE) y las letras distintas indican diferencias significativas de medias con el test LSD($p < 0,05$).

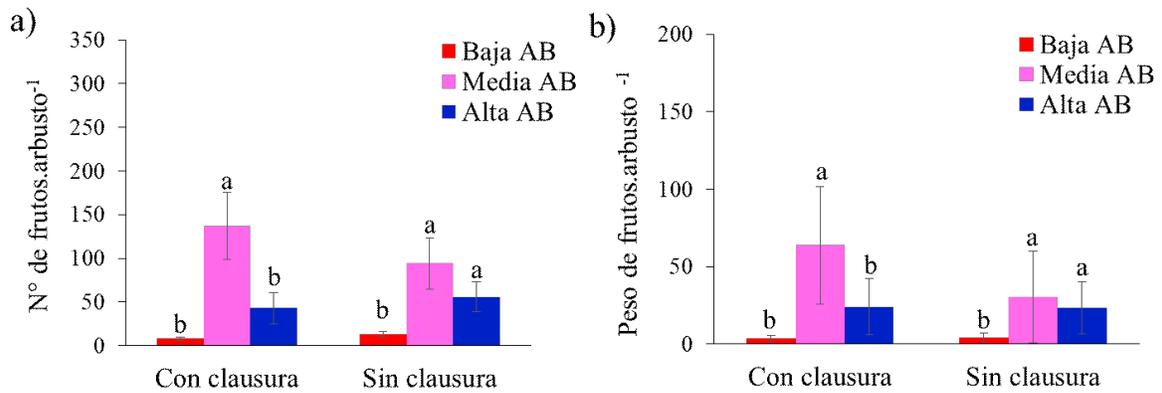


Fig 5.5. Valores medios de a) el número de frutos sanos b) el porcentaje de arbustos fructificados (%) en los distintos años (2018, 2019, 2020) y sitios (Baja AB= barras rojas, Media AB= barras magentas, Alta AB= barras azul). Las líneas negras indican error estándar (\pm EE) y las letras distintas indican diferencias significativas de medias con el test LSD ($p < 0,05$).

Los dos primeros ejes del PCA explican el 72,1 % de la varianza de los datos (Fig. 5.5). El eje 1 (44,1 % de la varianza explicada) se relacionó negativamente con el peso seco de la semilla (-0,96), peso seco del fruto (-0,95). El eje 2 (28,0 % de la varianza explicada) se relacionó principalmente y negativamente con el porcentaje de agua en el fruto (-0,94), y el porcentaje de pulpa (-0,84). El ordenamiento demostró una clara agrupación de los distintos sitios. En el eje1 se observa un gradiente del peso de la semilla y el peso seco del fruto donde el sitio media AB se ubica a la izquierda del gráfico y en el lado derecho los sitios de alta y baja AB. Por otro lado el eje 2 genera un gradiente del porcentaje de agua y pulpa donde en la parte inferior del gráfico se agrupan los calafates del sitio Baja AB y en la parte superior el sitio alta AB.

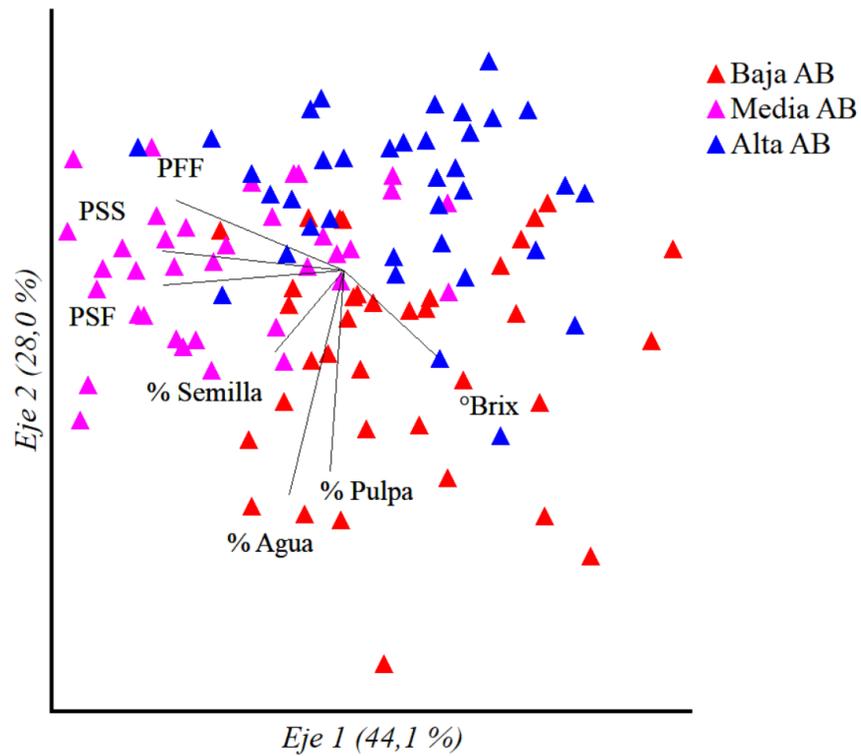


Fig.5.5. Análisis de componentes principales basado en las variables relacionadas a la calidad del fruto: porcentaje de agua (% agua), porcentaje de pulpa (%), porcentaje de semillas (% semilla), peso seco del fruto (PSF), peso seco de las semillas (PSS), peso fresco del fruto (PFF) y sólidos solubles (°brix) en los distintos sitios (Baja AB: triángulos rojos, Media AB: triángulos magentas, Alta AB: triángulos azules).

DISCUSIÓN

La hipótesis 1 fue parcialmente aceptada ya que la cantidad de frutos de calafate se vio significativamente afectada por la degradación del sitio, aunque, sin embargo la calidad de frutos tuvo un comportamiento distinto. El sitio Baja AB fue el sitio con menor producción, y esto pudo ser consecuencia de varios factores. En primer lugar, el sitio Baja AB fue el sitio con mayor uso ganadero y con mayor degradación del suelo. El pisoteo de los animales afecta los primeros centímetros del suelo, ocasionando una severa disminución en el movimiento interno del agua y un aumento en la densidad aparente (Medina, 2016). Es decir que la mayor compactación y el menor contenido de agua en el suelo observada en el sitio baja AB (capítulo II), podría estar impidiendo el desarrollo de raíces y la disponibilidad de nutrientes en el suelo. Una disminución en la porosidad y cambios desfavorables en la relación suelo-agua-aire afecta además el desarrollo de raíces y por ende su productividad (Medina, 2016). En general la baja producción de frutos por arbusto en todos los sitios evidencia el alto nivel de degradación de estos suelos ya que los sitios produjeron menos de la mitad de las áreas no perturbadas (200g por arbusto, según Arena et al., 2018a). Por otro lado, la menor producción en el sitio baja AB pudo estar relacionada al menor contenido de nutrientes y la menor concentración de carbono en el suelo (3 % en sitio baja y 6 % en el sitio alta) en comparación con otros sitios donde crece calafate (8 %, según Arena et al., 2003). Este hecho pudo ser consecuencia del efecto del fuego (ej, capa orgánica quemada, falta de entrada de hojarasca de árboles) (Mansilla et al., 2014), dado que las copas de los árboles modifican las propiedades y los ciclos del suelo (Finzi et al., 1998; Falcón, 2002). Bahamonde et al. (2013b) demostraron que el contenido de nutrientes en el suelo de bosques de ñire en Patagonia sur está directamente relacionado con la hojarasca y residuos forestales.

El sitio con mayor número y peso de frutos fue el sitio Media AB, el cual presentó la mayor humedad relativa y la mayor radiación PAR. En general, la luz y la humedad son factores claves para la formación de frutos, pero además la humedad relativa juega un papel importante en el proceso de polinización al favorecer la germinación del grano de polen y el crecimiento del tubo polínico (Faegri y Van Der Pijl, 2013), y por tanto en la eficiencia reproductiva. La luz es un factor ambiental clave para el calafate ya que puede modular la producción de fruta través de los nutrientes y pigmentos foliares (Arena, 2016; Arena et al., 2020). Además, una humedad relativa del aire por encima del 50 % podría beneficiar la

eficiencia reproductiva (Arena et al., 2018b) y por lo tanto la producción de fruta. Con respecto a la calidad de los frutos el peso individual de los mismos no se vio afectado por los distintos sitios. Sin embargo, se observó que el sitio Alta AB se relacionó con un menor contenido de agua en el fruto y menor porcentaje de pulpa. Esto pudo haber sido consecuencia de la alta cobertura del dosel arbóreo que impide la llegada del agua y de la radiación la cual afecta las características de la fruta (Arena et al., 2017). El sitio Baja AB se relacionó con un mayor contenido de sólidos solubles, el cual representa la condición ambiental más seca, menor contenido de nutrientes en suelo y mayor temperatura ambiente. Es decir que los sólidos solubles de la fruta del calafate podrían estar más relacionados con factores ambientales (ej, disponibilidad de agua y luz, temperatura del aire) durante el proceso de formación del fruto. Este resultado coincide con Bisson (2001) quien reportó una alta concentración de sólidos solubles en bayas de vid en sitios con bajo contenido de agua. En general los valores de las características de la calidad de la fruta fueron similares a los registrados previamente para esta especie de arbusto (Arena y Curvetto, 2008; Guastavino et al., 2017; McLeod et al., 2017; Pino et al., 2018, 2019). Esto indica que incluso en sitios perturbados la calidad de la fruta (a diferencia de la cantidad) es similar a la de los sitios no degradados.

Los resultados evidencian que los arbustos de calafate tienen el potencial de proveer frutos en sitios que presentan un alto estado de degradación. Sin embargo es importante tener en cuenta la gran variabilidad interanual que se observó en el estudio y previamente reportada en otro estudio (Arena et al., 2003). Esta variabilidad fue muy marcada en el estudio donde en el año 2019 el sitio más productivo produjo 75 ± 24 g/vol.arbusto y sitios menos productivos $6 \pm 0,7$ g/vol.arbustos, mientras que en el 2020 la productividad de los respectivos sitios bajó a $2 \pm 0,6$ g y $0,4 \pm 0,10$ respectivamente. Los sitios de Alta AB y Media AB tuvieron un rendimiento similar en el 2019, mientras que en el 2020 el rendimiento del sitio Alta AB fue significativamente menor que el sitio de Media AB. La drástica reducción de frutos en sitios más degradados pudo estar relacionada a que el porcentaje de arbustos que fructificaron disminuyó considerablemente. Este resultado evidencia que una mayor densidad de arbustos no necesariamente indica una mayor productividad. Por otro lado en los años menos productivos el porcentaje de frutos sanos se reduce y aumenta el porcentaje de frutos afectados por insectos, aves y hongos, indicando que cuando el recurso no es escaso hay una

saturación de los consumidores. El mayor peso de frutos observados en la clausura indica que los frutos de calafate también son consumidos por otros animales además de las aves (Amico y Aizen 2005). En estos sitios, durante el verano es común encontrar heces de zorro (*Lycalopex griseus*) con coloración violácea y además la bibliografía sostiene el consumo de frutos por parte de esta especie es elevado (González del Solar et al. 1997; Núñez Bozzolo 2006, Muñoz pedreros et al., 2018). Es decir que el calafate es un importante componente del sistema ya que provee de alimento para los animales en zonas degradadas.

Los arbustales post-fuego o la matorralización son considerados ecosistemas con menor valor biológico y en consecuencia se considera que poseen menos beneficios para la sociedad (Carbone et al., 2020). Sin embargo los resultados demuestran que los arbustos de calafate son capaces de generar frutos de calidad en sitios disturbados. En este sentido las estancias ganaderas podrían diversificar su producción, e implementar medidas de manejo para mantener el recurso a largo plazo. Por otro lado se podría trabajar en la selección de genotipos para reducir la variación interanual de la especie (Arena et al., 2021) y aumentar el rendimiento considerando que las berries nativas generalmente se relacionan con manufacturas de alto valor (Birgi, 2018).

CONCLUSIÓN

Los arbustos de calafate son capaces de producir frutos en bosques degradados (fuego y ganadería) de ñire. Si bien la producción en cantidad se ve reducida por la degradación de los sitios, la calidad de la fruta (ej. peso individual del fruto, número de semillas, sólidos solubles) mantiene su característica. Los frutos de calafate proveen de alimento para el zorro gris durante el verano y además puede ser utilizado como producto forestal no maderero. Los planes de manejo deberían considerar a los arbustos de calafate e implementar medidas de manejo para maximizar la producción y para conservar el recurso en el tiempo. Además se podría trabajar en la selección de individuos para reducir la variabilidad interanual y determinar las variables ambientales que maximizan la calidad de la fruta (ej la mayor apertura de dosel genera frutos más dulces). Finalmente se considera que el establecimiento ganadero podría diversificar su producción a través de los frutos de calafate revalorizando las áreas alteradas y ocupadas por calafate.

CONCLUSIONES GENERALES

Calafate:

- ❖ Crece con mayor densidad en bosques de ñire disturbados por fuego y con ganadería, lo cuál resulta ventajoso para la regeneración de ñire que crece en su cercanía. La baja palatabilidad del calafate permite disuadir a los herbívoros y reducir el daño generado por el ramoneo. Por lo tanto, los arbustos de calafate evidencian un papel importante en la conformación de la futura estructura de la comunidad leñosa en los bosques de ñire disturbados.
- ❖ Genera un microclima bajo su dosel disminuyendo la temperatura máxima del aire y del suelo durante el verano, y aumentando la temperatura mínima del suelo durante el invierno. Por otro lado, la copa de los arbustos disminuye la radiación fotosintéticamente activa y proporciona mayor humedad relativa. El microclima generado por los arbustos podría resultar ventajoso para proteger a la regeneración arborea de las condiciones rigurosas de los sitios (altas temperaturas, radiación solar directa).
- ❖ Evita la erosión del suelo mediante el aumento de la cobertura vegetal bajo su copa, reduciendo la compactación del suelo y mediante el aporte de hojarasca reduciendo el impacto generado por el pisoteo de los animales. Estas condiciones edáficas podrían favorecer la instalación de la regeneración en sitios disturbados.
- ❖ Actúa como una barrera natural que brinda protección biótica (animales) abiótica (ambientes) a las plántulas de ñire que se encuentran en bosques disturbados. Esto es de gran relevancia para la recuperación de los bosques quemados que se encuentran bajo sistema silvopastoril considerando que las plántulas de ñire son negativamente afectadas por el uso ganadero.
- ❖ En estado de plántula el calafate tiene una supervivencia similar creciendo solo o con otras plántulas de su misma especie. Para poder coexistir en altas densidades, el calafate aumenta la relación de biomasa subterránea/aérea.
- ❖ Tiene la capacidad de producir frutos en ambientes degradados lo cual resulta ventajoso para los animales. Si bien el rendimiento se ve reducido, la calidad del fruto se ve favorecida en ambientes con menor AB (ej. mayor concentración de sólidos solubles).

Ñire:

- ❖ La altura del ramoneo en la regeneración de ñire (>10 cm) es menor cuando los árboles se encuentran solos. Cuando están en asociación con calafate la altura de ramoneo se correlaciona positivamente con la altura del calafate evidenciando un efecto de protección.
- ❖ La regeneración de ñire en bosques disturbados depende del área basal remanente ya que la producción de semillas es mayor en sitios con mayor área basal. Por otro lado, la copa del calafate no impide la llegada de semillas de ñire al suelo.
- ❖ Las plántulas de ñire poseen la capacidad de cambiar su morfología para capturar de manera más eficiente los recursos disponibles debajo del arbusto. Esto demuestra la plasticidad fenotípica previamente descrita para la especie, pero desconocida bajo la influencia de los arbustos de calafate.
- ❖ Las plántulas de ñires se ven negativamente afectada por la competencia intraespecífica ya que su supervivencia se reduce y su morfología cambia a medida que aumenta la densidad de plántulas de su misma especie.
- ❖ Pueden crecer con plántulas de calafate ya que la supervivencia del ñire cuando crece rodeado de plántulas de calafate es similar a cuando el ñire crece solo. Esto demuestra que las especies ñire y calafate tienen la capacidad de coexistir desde el estado de plántula lo cual resulta ventajoso para la recuperación del ecosistema.
- ❖ Se observó cierto efecto de inhibición (menor supervivencia, y biomasa) en sustratos con raíces+rizomas de calafate, pero no quedan claros los mecanismos ni el efecto de las diferentes concentraciones por lo que se sugieren realizar más estudios en este aspecto.

CONSIDERACIONES A FUTURO

- Realizar estudios de la coexistencia de ñire-calafate en sitios con menor intensidad de degradación (sin fuego o con menor carga ganadera) para estudiar la asociación en situaciones con menos estrés biótico y abiótico.
- Implementar ensayos de germinación de semillas de ñire bajo y fuera de la copa de los arbustos de calafate en sitios con distinta intensidad de disturbio.
- Diseñar nuevos ensayos de alelopatía en laboratorio y en condiciones naturales para determinar cómo afectan los alcaloides del calafate al suelo y/o a las plantas.
- Incluir estudios de largo plazo que permitan evaluar el crecimiento, desarrollo, morfología y fisiología de las plántulas de ñire establecidas bajo la copa del arbusto de calafate.
- Incrementar sitios de muestreos para analizar la coexistencia del ñire y el calafate a escala de paisaje.
- Incluir al calafate en los planes de manejo silvopastoril y los servicios ecosistémicos que de éste derivan como la conservación del suelo, la protección de la especie arbórea y la provisión de frutos, con la finalidad de mantener el recurso a largo plazo y para acelerar la recuperación del bosque.

BIBLIOGRAFÍA

- Allué, C., Arranz, J.A., Bava, J.O., Beneitez, J.M., Collado, L., López, J.G. 2010. Caracterización y cartografía fitoclimáticas del bosque nativo subantártico en la Isla Grande de Tierra del Fuego (Patagonia, Argentina). *Forest systems*, 19(2), 189-207.
- Al-Namazi, A.A., Bonser, S.P. 2020. Plant strategies in extremely stressful environments: are the effects of nurse plants positive on all understory species? *Journal of Plant Interactions*, 15(1), 233-240.
- Amico G.C., Aizen M.A. 2005. Dispersión de semillas por aves en un bosque templado de Sudamérica austral: ¿quién dispersa a quién? *Ecología Austral*, 15(1), 89-100.
- Arana, M.V., Gonzalez-Polo, M., Martinez-Meier, A., Gallo, L.A., Benech-Arnold, R. L., Sánchez, R. A., Batlla, D. 2015. Seed dormancy responses to temperature relate to *Nothofagus* species distribution and determine temporal patterns of germination across altitudes in Patagonia. *New Phytologist*, 209(2), 507-520.
- Arena, M.E., Martínez Pastur, G. 1994. Seed propagation in *Berberis buxifolia* Lam. *Pyton. Revista Internacional de Botánica Experimental*, 56, 59-63.
- Arena, M.E., Martínez Pastur, G.J. 1995. El calafate. Propagación de frutales menores nativos de los bosques andino-patagónicos. *Presencia*, 10, (37).
- Arena, M.E., Vater, G., Peri, P. 2003. Fruit production of *Berberis buxifolia* Lam in Tierra del Fuego. *Horticulturae Scientia*, 38(2), 200-202.
- Arena, M.E., Curvetto, N. 2008. *Berberis buxifolia* fruiting: Kinetic growth behavior and evolution of chemical properties during the fruiting period and different growing seasons. *Scientia Horticulturae*, 118 (2), 120-127.
- Arena, M.E., Zuleta, A., Dyner, L., Constenla, D., Ceci M., Curvetto, N.R. 2013. *Berberis buxifolia* fruit growth and ripening: evolution in carbohydrate and organic acid contents. *Scientia Horticulturae*, 158, 52-58.
- Arena, M.E. 2016. Estudio de algunos fenómenos morfofisiológicos y cambios bioquímicos en *Berberis microphylla* G. Forst. (Sinónimo *B. buxifolia*) asociados a la formación y

maduración de frutos en Tierra del Fuego y su relación con la producción de metabolitos útiles. Tesis de Doctorado. Universidad Nacional del Sur, Bahía Blanca.

Arena, M.E., Postemsky, P.D., Curvetto, N.R. 2017. Changes in the phenolic compounds and antioxidant capacity of *Berberis microphylla* G. Forst. berries in relation to light intensity and fertilization. *Scientia Horticulturae*, 218, 63-71.

Arena, M., Sanmartino, L., Cabana, J., Vicente, A., Curvetto, N., Radice, S. 2018a. *Berberis microphylla* G. Forst. Procisur. Instituto Interamericano de Cooperación para la Agricultura (IICA).

Arena, M.E., Lencinas, M.V., Radice, S. 2018b. Variability in floral traits and reproductive success among and within populations of *Berberis microphylla* G. Forst., an underutilized fruit species. *Scientia Horticulturae*, 241, 65-73.

Arena, M.E., Martínez Pastur, G.M., Lencinas, M.V., Soler, R., Bustamante, G. 2020. Changes in the leaf nutrient and pigment contents of *Berberis microphylla* G. Forst. in relation to irradiance and fertilization. *Heliyon*, 6(1), e03264.

Arena, M.E., Giordani, E., Bustamante, G., Radice, S. 2021. Variability in fruit traits and anthocyanin content among and within populations of underutilized Patagonian species *Berberis microphylla* G. Forst. *Journal of Berry Research*, 11(1), 33-50.

Arias, N., Feijóo, S., Quinteros, P., Bava, J. 2015. Composición botánica de la dieta del guanaco (*Lama guanicoe*) en la Reserva Corazón de la Isla, Tierra del Fuego (Argentina): utilización estacional de *Nothofagus* spp. *Bosque*, 36, 71-79.

Arroyo, A.I., Pueyo, Y., Saiz, H., Alados, C.L. 2021. Plant–plant interactions and local patterns of diversity from semi-arid to subalpine Mediterranean plant communities. *Biodiversity Conservation*, 30(12), 3481-3508.

Azpilicueta, M., Marchelli, P., Aparicio, A.G., Pastorino, M.J. 2021. Identificación del origen genético de un rodal semillero implantado de *Nothofagus obliqua* a través del análisis de dos regiones intergénicas de ADN de cloroplasto. *RIA. Revista de Investigaciones Agropecuarias*, 47(1), 116-122.

- Bahamonde, H.A., Peri, P.L., Monelos, L.H., Martínez Pastur, G. 2011. Aspectos ecológicos de la regeneración por semillas en bosques nativos de *Nothofagus antarctica* en Patagonia Sur, Argentina. *Bosque*, 32(1), 20-29
- Bahamonde, H.A., Peri, P.L., Monelos, L.H., Martínez Pastur, G. 2013a. Regeneración por semillas en bosques nativos de *Nothofagus antarctica* bajo uso silvopastoril en Patagonia Sur, Argentina. *Bosque*, 34(1), 89-101.
- Bahamonde, H., Peri, P.L., Alvarez, M.R., Barneix, A., Moretto, A., Martínez Pastur, G. 2013b. Silvopastoral use of *Nothofagus antarctica* in Southern Patagonian forests, influence over net nitrogen soil mineralization. *Agroforestry Systems*, 87, 259–271.
- Bahamonde, H.A., Lencinas, M.V., Martínez Pastur, G., Monelos, L., Soler, R., Peri, P. L. 2018. Ten years of seed production and establishment of regeneration measurements in *Nothofagus antarctica* forests under different crown cover and quality sites, in Southern Patagonia. *Agroforestry Systems*, 92(3), 623-635.
- Bakker, E.S., Dobrescu, I., Straile, D., Holmgren, M. 2013. Testing the stress gradient hypothesis in herbivore communities: Facilitation peaks at intermediate nutrient levels. *Ecology*, 94, 1776–1784.
- Bannister, J.R., Travieso, G., Galindo, N., Acevedo, M., Puettmann, K., Salas-Eljatib, C. 2020. Shrub influences on seedling performance when restoring the slow-growing conifer *Pilgerodendron uviferum* in southern bog forests. *Restoration Ecology*, 28(2), 396-407.
- Baraza, E., Zamora R., Hódar, J. 2006. Conditional outcomes in plant–herbivore interactions: neighbours matter. *Oikos*, 113, 148-156.
- Barrios Garcia, M.N. 2005. Patrones de daño, uso actual y tendencia histórica de la abundancia de ciervos introducidos en bosques nativos de Isla Victoria, Patagonia, Argentina. Tesis de Grado. Universidad Nacional del Comahue, San Carlos de Bariloche.
- Barroetaveña, C., Salomón, M.E.S., Bassani, V. 2019. Rescuing the ectomycorrhizal biodiversity associated with South American Nothofagaceae forest, from the 19th century naturalists up to molecular biogeography. *Forestry*, 92(5), 500-511.

- Bates, D., Maechler, M., Bolker, B., Walker, S. 2015. Fitting linear mixed-effects models using lme4. *Journal of Statistical Software*, 67, 1–48.
- Bebre, I., Annighöfer, P., Ammer, C., Seidel, D. 2020. Growth, morphology, and biomass allocation of recently planted seedlings of seven European tree species along a light gradient. *iForest-Biogeosciences and Forestry*, 13(4), 261
- Berendse, F. 1981. Competition between plant populations with different rooting depths. II. Pot experiments. *Oecologia*, 48, 334–341
- Bertness, M.D., Callaway, R. 1994. Positive interactions in communities. *Trends in Ecology and Evolution*, 9, 187–191.
- Bhark, E. W., Small, E.E. 2003. Association between plant canopies and the spatial patterns of infiltration in shrubland and grassland of the Chihuahuan Desert, New Mexico. *Ecosystems*, 6(2), 0185-0196.
- Birgi, J.A. 2018. La agricultura familiar en Santa Cruz y las frutas finas como alternativa productiva. Tesis de Doctorado, Universidad Nacional de Santiago del Estero, Santiago del Estero.
- Bisson, L., 2001. In search of optimal grape maturity. Department of Enology & Viticulture, UC Davis.
- Blackhall, M., Raffaele, E., Veblen, T.T. 2008. Cattle affect early post-fire regeneration in a *Nothofagus dombeyi*–*Austrocedrus chilensis* mixed forest in northern Patagonia, Argentina. *Biological Conservation*, 141, 2251-2261.
- Blackhall, M., Raffaele, E., Veblen, T.T. 2015. Efectos combinados del fuego y el ganado en matorrales y bosques del noroeste patagónico. *Ecología Austral*, 25(1), 1-10.
- Blackhall, M., Cavallero, L., Franzese, J., Raffaele, E. 2017. Regeneración post-fuego de once especies rebrotantes del noroeste patagónico: relaciones entre germinación, rebrote e ignitabilidad foliar. En: Romero, A., Roche, A., Firstater, F. (Eds.). V Congreso Nacional de Conservación de la Biodiversidad, Las Grutas, Rio Negro.

- Bolte, A., Villanueva, I. 2006. Interspecific competition impacts on the morphology and distribution of fine roots in European beech (*Fagus sylvatica* L.) and Norway spruce (*Picea abies* (L.) Karst.). *European Journal of Forest Research*, 125, 15–26.
- Bonanomi, G., G. Incerti, M. Stefano. 2011. Assessing occurrence, specificity, and mechanisms of plant facilitation in terrestrial ecosystems. *Plant Ecology*, 212, 1777–1790.
- Bonanomi, G., Mogavero, V., Rita, A., Zotti, M., Saulino, L., Tesei, G., ... Allevato, E. 2021. Shrub facilitation promotes advancing of the *Fagus sylvatica* treeline across the Apennines (Italy). *Journal of Vegetation Science*, 32(4), e13054.
- Bonino, N., Fernández, E. 1994. Distribución general y abundancia relativa de guanacos (*Lama guanicoe*) en diferentes ambientes de Tierra del Fuego, Argentina. *Ecología Austral* 4, 79-85.
- Brancaleoni, L., Strelin, J., Gerdol, R., 2003. Relationships between geomorphology and vegetation patterns in subantarctic Andean tundra of Tierra del Fuego. *Polar Biology*. 26, 404–410.
- Brooker, R.W., Callaghan, T.V. 1998. The balance between positive and negative plant interactions and its relationship to environmental gradients: A model. *Oikos*, 81, 196–207.
- Brooker, R.W. 2006. Plant–plant interactions and environmental change. *New Phytologist*, 171(2), 271-284.
- Brooker, R.W., Maestre, F.T., Callaway, R.M., Lortie, C.L., Cavieres, L.A., Kunstler, G., ... Michalet, R. 2008. Facilitation in plant communities: the past, the present, and the future. *Journal of Ecology*, 96, 18–34
- Bruno, J.F., Stachowicz, J.J., Bertness, M.D. 2003. Inclusion of facilitation into ecological theory. *Trends in Ecology and Evolution*, 18(3), 119–125.
- Bullock, J.M, Moy, I. L. 2004. Plants as seed traps: inter-specific interference with dispersal. *Acta Oecologica* 25, 35-41.

Bustamante, G.N., Soler, R., Blazina, A.P., Arena, M.E., 2020. Fruit provision from *Berberis microphylla* shrubs as ecosystem service in *Nothofagus* forest of Tierra del Fuego. *Heliyon*, 6(10).

Bustamante, G.N., Soler, R.M., Blazina, A.P., Arena, M.E. 2021. Association between native tree sapling and spiny shrub mitigates browsing damage produced by large herbivores in fire-degraded forests. *Flora*, 285, 151938.

Bustamante G.N., Arena, M. E., Mosquera-Losada, M. R., Soler, R. 2023. *Nothofagus antarctica* Seedling Performance under the Influence of *Berberis microphylla* Shrubs with Different Grazing Intensities in Burned Forests of Tierra Del Fuego. *Forest Ecology and Management* 529, 120655

Callaway, R.M. 1995. Positive interactions among plants. *The Botanical Review*, 61, 306-349.

Callaway, R.M. 1997. Positive interactions in plant communities and the individualistic-continuum concept. *Oecologia*, 112(2), 143-149.

Callaway, R.M. Walker, L.R., 1997. Competition and facilitation: a synthetic approach to interactions in plant communities. *Ecology*, 78, 1958–1965.

Callaway, R.M., Pugnaire, F.I. 1999. Facilitation in plant communities. En: Pugnaire F.I., Valladares F. (eds) *Handbook of Functional Plant Ecology*, pp 623-648. Marcel Dekker Inc., New York.

Callaway, R.M., Kikvidze, Z., Kikodze, D. 2000. Facilitation by unpalatable weeds may conserve plant diversity in overgrazed meadows in the Caucasus Mountains. *Oikos*, 89, 275–282.

Callaway, R.M., Brooker, R.W., Choler, P., Kikvidze, Z., Lortie, C.J., Michalet, R., Paolini, L., Pugnaire, F.I., Newingham, B., Aschehoug, E.T., Armas, C., Kikodze, D., Cook, B.J. 2002. Positive interactions among alpine plants increase with stress. *Nature*, 417, 844-848.

Callaway, R.M. 2007. *Positive interactions and interdependence in plant communities*. Springer, Dordrecht, The Netherlands.

Callaway, R.M., Cipollini, D., Barto, K., Thelen, G.C., Hallett, S.G., Prati, D., Stinson, K., Klironomos, J. 2008. Novel weapons: invasive plant suppresses fungal mutualists in America but not in its native Europe. *Ecology* 89(4):1043-1055.

Camacho, C.A., Arranz, J.A., Bava, J.O., Beneitez, J.M., Collado, L., López, J.G. 2010. Caracterización y cartografía fitoclimáticas del bosque nativo subantártico en la Isla Grande de Tierra del Fuego (Patagonia, Argentina). *Forest Systems*, 19(2), 189-207.

Camacho-Escobar, M.A., Ramos-Ramos, D.A., Ávila-Serrano, N.Y., Sánchez-Bernal, E. I., López-Garrido, S.J. 2020. Las defensas físico-químicas de las plantas y su efecto en la alimentación de los rumiantes. *Terra Latinoamericana*, 38(2), 443-453.

Carbone, L.M., Tavella, J., Naval, C., Bianchi, M.M., Rodriguez, J.M., Marcora, P., ... Blackhall, M. 2020. El fuego en los Ecosistemas Argentinos. *Folium*, 3, 28-47.

Carpenter, S.R., Mooney, H.A., Agard, J., Capistrano, D., de Fries, R.S., Díaz, S., ... Whyte, A. 2009. Science for managing ecosystem services: beyond the Millennium Ecosystem Assessment. *PNAS*, 106(5), 1305–1312

Casper, B.B., Jackson, R.B. 1997. Plant competition underground. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 28, 545–570.

Castro, P., González-Quintela, A., Prada-Rodríguez, D. 1990. Determinación simultánea de nitrógeno y fósforo en muestras de pradera. *Actas de la XXX Reunión Científica de la SEEP*, 200-207.

Castro, J., Zamora, R., Hódar, J.A., Gómez, J.M. 2002. Use of shrubs as nurse plants: a new technique for reforestation in Mediterranean mountains. *Restoration Ecology*, 10(2), 297-305.

Castro, J., Zamora, R., Hódar, J.A., Gómez, J.M., Gómez Aparicio, L. 2004. Benefits of using shrubs as nurse plants for reforestation in Mediterranean mountains: a 4-year study. *Restoration Ecology*, 12, 352-358.

Cavallero, L., López, D.R., Raffaele, E., Aizen, M.A. 2015. Structural–functional approach to identify post-disturbance recovery indicators in forests from northwestern Patagonia: a tool to prevent state transitions. *Ecological Indicators*, 52, 85-95.

- Cazelles, K., Araújo, M.B., Mouquet N., Gravel, D. 2016. A theory for species co-occurrence in interaction networks. *Theoretical Ecology*, 9, 39-48.
- Chantal, M., Granström. A. 2007. Aggregations of dead wood after wildfire act as browsing refugia for seedlings of *Populus tremula* and *Salix caprea*. *Forest Ecology and Management*, 250, 3-8.
- Cellini, J. M. 2010. Estructura y regeneración bajo distintas propuestas de manejo de bosques de *Nothofagus pumilio* (Poepp et. Endl) Krasser en Tierra del Fuego, Argentina. Tesis Doctoral , Universidad Nacional de La Plata.
- Cheng, G., He, Y.N., Yue, T.X., Wang, J., Zhang, Z.W. 2014. Effects of climatic conditions and soil properties on Cabernet Sauvignon berry growth and anthocyanin profiles. *Molecules*, 19(9), 13683-13703.
- Chillo, V., Vázquez, D.P., Tavella, J., Cagnolo, L. 2021. Plant–plant co-occurrences under a complex land-use gradient in a temperate forest. *Oecologia* 196, 815–824.
- Chillo, V., Amoroso, M., Arpigiani, D., Rezzano, C. 2022. Forest active restoration for silvopastoral use in Northwestern Patagonia: relative importance of the nurse effect. *New Forests*, 1-15.
- Clark, J.S., Beckage, B., Camill, P., Cleveland, B., HilleRisLambers, J., Lichter, J., McLachlan, J., Mohan, J. and Wyckoff, P. 1999. Interpreting recruitment limitation in forests. *American Journal of Botany*, 86: 1-16.
- Collado L. 2001. Los bosques de Tierra del Fuego. Análisis de su estratificación mediante imágenes satelitales para el inventario forestal de la provincia. *Multequina* 10: 1-16.
- Cortina, J., Amat, B., Castillo, V., Fuentes, D., Maestre, F.T., Padilla, F.M., Rojo, L. 2011. The restoration of vegetation cover in the semi-arid Iberian southeast. *Journal of Arid Environments*. 75, 1377–1384.
- Crockett, J.L., Hurteau, M.D. 2022. Post-fire early successional vegetation buffers surface microclimate and increases survival of planted conifer seedlings in the southwestern United States. *Canadian Journal of Forest Research*, 52(3), 416-425.

Cuesta, B., Villar-Salvador, P., Puértolas, J., Benayas, J.M.R., Michalet, R. 2010. Facilitation of *Quercus ilex* in Mediterranean shrubland is explained by both direct and indirect interactions mediated by herbs. *Journal of Ecology*. 98, 687-696.

Cuevas J. 2000. Tree recruitment at the *Nothofagus pumilio* alpine timberline in Tierra del Fuego, Chile. *Ecology* 88: 840-855.

Cuevas-Reyes, P. 2010. Importancia de la resiliencia biológica como posible indicador del estado de conservación de los ecosistemas: implicaciones en los planes de manejo y conservación de la biodiversidad. *Biológicas*, 12(1), 1-7.

Darwin, C.R. 1859. Sobre el origen de las especies por medio de la selección natural, o la preservación de las razas favorecidas en la lucha por la vida.

Davidson, K.E., Fowler, M.S., Skov, M.W., Doerr, S.H., Beaumont, N., Griffin, J.N. 2017. Livestock grazing alters multiple ecosystem properties and services in salt marshes: A meta-analysis. *Journal of Applied Ecology*, 54(5), 1395-1405.

De Dios, V.R.; Karavani, A.; Boer, M.M.; Baudena, M.; Colinas, C.; Díaz-Sierra, R., De Salamanca, Á. E. 2018. Deforestación inducida por el fuego en bosques mediterráneos sometidos a sequía. *Foresta*: 70: 56-65.

De Paz, M., Raffaele, E., Gobbi, M., 2021. Outcomes of facilitative plant interactions in shrublands of NW Patagonia, Argentina. *Journal of Vegetation Science*. 32(3).

Di Rienzo, J.A., Casanoves, F., Balzarini, M.G., González, L., Tablada, M., Robledo, C.W. 2018. InfoStat software. Grupo InfoStat, FCA, Universidad Nacional de Córdoba, Argentina [Downloaded 2018 Mar 22]. Available from: <http://www.infostat.com.ar>.

Donoso, C. 2006. Las Especies arbóreas de los Bosques Templados de Chile y Argentina. *Autoecología*. Marisa Cúneo Ediciones, Valdivia, Chile.

Duboscq-Carra, V. G., Letourneau, F. J., Pastorino, M. J. 2018. Looking at the forest from below: the role of seedling root traits in the adaptation to climate change of two *Nothofagus* species in Argentina. *New Forests*, 49(5), 613-635.

Dunne T., Western D., Dietrich W.E., 2011. Effects of cattle trampling on vegetation, infiltration, and erosion in a tropical rangeland. *Journal of Arid Environments*, 75(1), 58-69.

Echevarría, D.C., von Mueller, A.R., Hansen, N.E., Bava, J. O. 2014. Cattle browsing on *Nothofagus antarctica* saplings in Chubut province, Argentina, related to stocking rate and plant height. *Bosque*, 35(3), 357-368.

Eldridge, D.J., Bowker, M.A., Maestre, F.T., Roger, E., Reynolds, J.F., Whitford, W.G. 2011. Impacts of shrub encroachment on ecosystem structure and functioning: towards a global synthesis. *Ecology letters*, 14(7), 709-722.

Elgersma, K.J. 2010. The community-level and ecosystem-level consequences of feedbacks between the soil ecosystem and the plant community during forest understory invasion. Rutgers The State University of New Jersey-New Brunswick.

Faegri, K., Van Der Pijl, L. 2013. *Principles of pollination ecology*. Elsevier.

Fajardo Morales, V., Manosalva, L., Araya, M. 2021. *Berberis microphylla* G. Forst. In: Máthé, Á., Bandoni, A. (eds) *Medicinal and Aromatic Plants of South America Vol. 2. Medicinal and Aromatic Plants of the World*, vol 7. Springer, Cham.

Fajardo, A., Gundale, M.J. 2015. Combined effects of anthropogenic fires and land-use change on soil properties and processes in Patagonia, Chile. *Forest Ecology and Management*, 357, 60–67.

Falcón L.R. 2002. *Degradación del suelo causas, procesos, evaluación e investigación*. Centro interamericano de desarrollo e investigación ambiental y territorial Universidad de Los Andes. Mérida, Venezuela.

Falster, D.S., Duursma, R.A., FitzJohn, R.G. 2018. How functional traits influence plant growth and shade tolerance across the life cycle. *Proceedings of the National Academy of Sci.*, 115(29), E6789-E6798.

Fernández, R.T. 2003. Interacciones positivas entre plantas: Mecanismos y consecuencias. *Ecosistemas*, 12(2).

- Finzi A.C., Van Breemen N., Canham, C.D. 1998. Canopy tree–soil interactions within temperate forests: species effects on soil carbon and nitrogen. *Ecological applications*, 8(2), 440-446.
- Frangi, J.L., Barrera, M.D., Puig De Fábregas, J., Yapura, P.F., Arambarri, A.M., Richter, L. 2004. Ecología de los bosques de Tierra del Fuego. In: Goya. J.F., Frangi, J.L., Arturi, M.F. eds. *Investigación en bosques nativos de Argentina*. Universidad Nacional de La Plata, Buenos Aires.
- Frazer, G.W., Fournier, R.A., Trofymow, J.A., Hall, R.J. 2001. A comparison of digital and film fisheye photography for analysis of forest canopy structure and gap light transmission. *Agricultural and forest meteorology*. 109, 249-263.
- Fugère, V., Andino, P., Espinosa, R., Anthelme, F., Jacobsen, D., Dangles, O. 2012. Testing the stress-gradient hypothesis with aquatic detritivorous invertebrates: Insights for biodiversity-ecosystem functioning research. *Journal of Animal Ecology*, 81, 1259–1267.
- Fuhlendorf, S.D., Engle, D.M., Kerby, J., Hamilton, R. 2009. Pyric Herbivory: Rewilding Landscapes through the Recoupling of Fire and Grazing. *Conservation Biology*., 23(3), 588–598. <http://www.jstor.org/stable/29738775>
- Furriánca, M., Alvear, M., Zambrano, T., Fajardo, V., Salazar, L. 2017a. Hypoglycemic effect of *Berberis microphylla* G. Forst root extract. *Tropical Journal of Pharmaceutical Research*, 16(9), 2179–2184.
- Furriánca, M., Alvear, M., Zambrano, T., Fajardo, V., Salazar, L. 2017b. Phytochemical constituents of the root of *Berberis microphylla*. *Asian Journal of Pharmaceutical and Clinical Research*, 10(6), 225–227.
- Galindo, V., Calle, Z., Chará, J., Armbrrecht, I. 2017. Facilitation by pioneer shrubs for the ecological restoration of riparian forests in the Central Andes of Colombia. *Restoration Ecology*. 25(5), 731-737.
- García-Cervigón, A.I., Gazol, A., Sanz, V., Camarero, J.J., Olano, J.M., 2013. Intraspecific competition replaces interspecific facilitation as abiotic stress decreases: The shifting nature

of plant–plant interactions. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*. 15, 226–236.

Gause G.F. 1934. *The struggle for existence*. Baltimore, MD: Williams & Wilkins.

Giordani E., Muller M., Gambineri F., Paffetti P., Arena M., Radice M. 2017. Genetic and morphological analysis of *Berberis microphylla* G. Forst. accessions insouthern Tierra del Fuego. *Plant Biosystems-An International Journal Dealing with all Aspects of Plant Biology*.151 (4), 715-728.

Godoy, R., Palfner, G. 1997. Ectomicorrizas en *Nothofagus alpina* (P. et E.) Oerst y *N. dombeyi* (Mirb.) Oerst. del Sur de Chile. *Boletín Micológico*, 12, 55-61.

Golluscio, R.A., Cavagnaro, F.P., Valenta, M.D., 2011. Arbustos de la estepa patagónica:¿ adaptados a tolerar la sequía o el pastoreo?. *Ecología Austral* 21(1), 61-70.

Gómez, P., Espinoza, S., Garrido, P., Martín, J.S., Ormazábal, Y. 2022. Post-fire tree regeneration from seed of the endangered *Nothofagus alessandrii* Espinosa in the Maule region of central Chile. *Southern Forests: a Journal of Forest Science*, 1-8.

Gómez-Aparicio, L., Zamora, R., Gómez, J.M., Hódar, J.A., Castro, J., Baraza, E., 2004. Applying plant facilitation to forest restoration in Mediterranean ecosystems: a metaanalysis of the use of shrubs as nurse plants. *Ecological Applications* 14, 1128–1138.

Gómez-Aparicio, L., Zamora, R., Castro, J., Hódar, J.A. 2008. Facilitation of tree saplings by nurse plants: Microhabitat amelioration or protection against herbivores?. *Journal of Vegetation Science*, 19(2), 161-172.

Gómez-Aparicio, L., Canham, C.D. 2008. Neighborhood analyses of the allelopathic effects of the invasive tree *Ailanthus altissima* in temperate forests. *Journal of Ecology* 96:447-458.

González del Solar R., Puig S., Videla F.M., Roig V. 1997. Diet composition of the South American grey fox *Pseudalopex griseus* Gray 1837 in Northeastern Mendoza Argentina. *Journal of Mammalogy* 61, 617–21.

- González, M., Donoso, C., Ovalle, P. y Martínez-Pastur, G. 2006. *Nothofagus pumilio*. Krasser. En: Donoso, C. (eds.). Autoecología de los árboles de nativos de Chile y Argentina. Marisa Cuneo Ediciones, Valdivia, Chile. 486-500.
- González, S.B., Gastaldi, B., Mattenet F., Peri P., Van Baren, Di Leo Lira, Retta, Bandoni A. 2016. Aceites esenciales en partes aéreas de *Nothofagus antarctica* (G. Forst.) oerst. de diferentes sitios de la Patagonia. *Dominguezia* Vol. 32(2) – 2016.
- Götmark, F., Götmark, E., Jensen, A. M. 2016. Why be a shrub? A basic model and hypotheses for the adaptive values of a common growth form. *Frontiers in Plant Science*, 7, 1095.
- Gowda, J., Raffaele, E., 2004. Spine production is induced by fire: a natural experiment with three *Berberis* species. *Acta Oecol.* 26(3), 239-245.
- Gowda, J.H. 2020. Comunidades vegetales y ecosistemas terrestres. Informe final. Actualización de los Planes de Manejo del Parque Nacional Lanín y Parque Nacional Nahuel Huapi. Programa de mejora de la competitividad del sector turismo. CRÉDITO BID 1648/OC-AR
- Guastavino N., Arena M., Radice S., 2017. Variabilidad en las características físicas de los frutos de calafate (*Berberis microphylla*) cosechados en diferentes poblaciones de Tierra del Fuego. I Congreso Argentino de Biología y Tecnología Poscosecha: IX Jornadas Argentinas de Biología y Tecnología Poscosecha, Concordia, Entre Ríos.
- Guitián, F., Carballas, T., 1976. Técnicas de Análisis de Suelos. Ed. Pico Sacro. Santiago de Compostela, Spain. p. 288.
- Haase, D.L. 2008. Understanding forest seedling quality: measurements and interpretation. *Tree Plant. Notes* 52(2), 24-30.
- Hanley, M.E., Lamont, B.B., Fairbanks, M.M., Rafferty, C.M. 2007. Plant structural traits and their role in anti-herbivore defence. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 8(4), 157-178.

- Hansen, N., Fertig, M., Escalona, M., Tejera, L., Opazo, W., 2008. Ramoneo en regeneración de ñire y disponibilidad forrajera. Actas de la Segunda Reunión sobre *Nothofagus* en la Patagonia–EcoNothofagus, pp. 137-142.
- He, Q., Bertness, M.D., Altieri, A.H. 2013. Global shifts towards positive species interactions with increasing environmental stress. *Ecology Letters*, 16, 695–706.
- Heinemann, K., Kitzberger, T. 2006. Effects of position, understorey vegetation and coarse woody debris on tree regeneration in two environmentally contrasting forests of north-western Patagonia: a manipulative approach. *Journal of Biogeography*, 33, 1357–1367.
- Holmgren M, Schefer M. 2010. Strong facilitation in mild environments: the stress gradient hypothesis revisited. *Journal of Ecology*, 98:1269–1275.
- Horlent, M., Arturi, M., Cellini, J.M., Casal, D.P., Buus, J.M., Goya, J.F. 2003. Crecimiento y competencia intraespecífica en *Celtis tala* en el este de Buenos Aires (Argentina). *Agriscientia*, 20, 79-84.
- Huertas Herrera, A., Promis, Á., Río, M., Toro Manríquez, M., Lencinas, M. V., Martínez Pastur, G. 2021. Propuesta teórica de rehabilitación de bosques de *Nothofagus pumilio* degradados por incendios basada en plantaciones en núcleo con *Embothrium coccineum*. *Bosque (Valdivia)*, 42(3), 285-293.
- Inderjit, Keating K.I. 1999. Allelopathy: principles, procedures, processes, and promises for biological control. *Advances in agronomy*. 67:141–231.
- Inderjit, L.A. Weston. 2000. Are laboratory bioassays suitable for prediction of field responses? *Journal of Chemical Ecology*.26:2111–2118
- Ivancich, H. S., Lencinas, M. V., Pastur, G. J. M., Esteban, R. M. S., Hernández, L., Lindstrom, I. 2012. Foliar anatomical and morphological variation in *Nothofagus pumilio* seedlings under controlled irradiance and soil moisture levels. *Tree physiology*, 32(5), 554-564.
- Jensen, A.M., Götmark, F., Löf, M., 2012. Shrubs protect oak seedlings against ungulate browsing in temperate broadleaved forests of conservation interest: a field experiment. *Forest Ecology and Management*, 266, 187-193.

Jiafeng, J., Jiguang, W., Hong, Y., Shan'an, H. 2019. The Developing Blueberry Industry in China. In Modern Fruit Industry. IntechOpen.

Jiménez, G.S., Ducoing, H.P., Sosa, M.R. 2003. La participación de los metabolitos secundarios en la defensa de las plantas. *Revista mexicana de fitopatología*, 21(3), 355-363.

Karlin, M. S., Coirini, R., Ringuélet, A., Salazar, J. B., Cora, A., Contreras, A., ... Buffa, E. 2021. Biophysical evaluation of fertility islands in the Arid Chaco (Argentina). *Agriscientia*, 38(1), 1-13.

Kazda, M., Salzer, J., Schmid, I., Von Wrangell, P. 2004. Importance of mineral nutrition for photosynthesis and growth of *Quercus petraea*, *Fagus sylvatica* and *Acer pseudoplatanus* planted under Norway spruce canopy. *Plant and Soil*, 264(1), 25-34.

Kim, D., Ohr, S. 2020. Coexistence of plant species under harsh environmental conditions: an evaluation of niche differentiation and stochasticity along salt marsh creeks. *Journal of ecology and environment*, 44(1), 1-16.

Kitzberger, T., E. Raffaele, K. Heinemann, and M. J. Mazzarino. 2005a. Effects of fire severity in a north Patagonian subalpine forest. *Journal of Vegetation Science*, 16:5-12.

Kitzberger, T., Raffaele, E., Veblen, T. 2005b. Variable community responses to herbivory in fire-altered landscapes of northern Patagonia, Argentina. *African Journal of Range and Forage Science*, 22(2), 85-91.

Kitzberger, T., Perry, G.L.W., Paritsis, J., Gowda, J.H., Tepley, A.J., Holz, A., Veblen, T.T. 2016. Fire-vegetation feedbacks and alternative states: common mechanisms of temperate forest vulnerability to fire in southern South America and New Zealand. *Journal of Botany*, 54(2), 247-272.

Landesmann, J., Gowda, J., Kitzberger, T., 2016. Temporal shifts in the interaction between woody resprouters and an obligate seeder tree during a post-fire succession in Patagonia. *Journal of Vegetation Science*. 27 (6), 1198–1208.

Landesmann, J.B., Morales, J.M. 2018. The importance of fire refugia in the recolonization of a fire-sensitive conifer in northern Patagonia. *Plant Ecology*, 219(4), 455-466.

- Landesmann, J.B., Tiribelli, F., Paritsis, J., Veblen, T.T., Kitzberger, T. 2021. Increased fire severity triggers positive feedbacks of greater vegetation flammability and favors plant community-type conversions. *Journal of Vegetation Science*. 32 (1), e12936.
- Landrum, L.R., 1999. Revision of *Berberis* (*Berberidaceae*) in Chile and adjacent Southern Argentina. *Ann Missouri Bot Gard* 86 (4), 793–834.
- Lasso-Rivas, N.L. 2015. La facilitación como un mecanismo que incrementa la diversidad vegetal en ambientes extremos. *Intropica*, 93–99.
- Leicach, S. R., Sampietro, D. A., & Narwal, S. S. 2009. Allelochemicals: role in plant-environment interactions. Studium Press LLC.
- Lemoine, M.L., Fontana, U., Hurtado, J.B., Pintos, F.M., Arena, M.E., Vicente, A. R., Rodoni, L.M. 2021. Wild barberry fruit (*Berberis microphylla* G. Forst.) as a natural ingredient for beer brewing. *Chilean journal of agricultural & animal sciences*, 37(3), 313-324.
- Lencinas, M., Martínez Pastur, G., Moretto, A., Gallo, E., Busso, C. 2007. Producción diferencial de biomasa en plántulas de *Nothofagus pumilio* bajo gradientes de luz y humedad del suelo. *Bosque* 28(3), 241-248.
- Liu, N., Zhu, W., Sun, Z., Yang, L., Yuan, S., Ren, H. 2014. Canopy size dependent facilitations from the native shrub *Rhodomyrtus tomentosa* to the early establishment of native trees *Castanopsis fissa* and *Syzygium hancei* in Tropical China. *Restoration ecology*, 22(4), 509-516.
- López, D.R., Cavallero, L. 2017. The role of nurse functional types in seedling recruitment dynamics of alternative states in rangelands. *Acta Oecol.* 79, 70-80.
- Luebert F., Pliscoff P. 2006. Sinopsis bioclimática y vegetacional de Chile. Editorial Universitaria, Santiago.
- Luna-Flores, W., Estrada-Medina, H., Jiménez-Osornio, J.J.M., Pinzón-López, L.L. 2012. Efecto del estrés hídrico sobre el crecimiento y eficiencia del uso del agua en plántulas de tres especies arbóreas caducifolias. *Terra Latinoamericana* 30(4), 343-353

- Macek P., Schöb C., Núñez-Ávila M., Gentina I. R. H., Pugnaire F. I., Armesto J.J. 2018. Shrub facilitation drives tree establishment in a semiarid fog-dependent ecosystem. *Applied Vegetation Science*, 21, 113–20.
- Maciel-Mata, C.A., Manríquez-Morán, N., Octavio-Aguilar, P., Sánchez-Rojas, G. 2015. El área de distribución de las especies: revisión del concepto, *Acta universitaria*, 25(2), 03-19.
- Maestre, F.M., Callaway, R.M., Valladares, F. Lortie, C.J. 2009a. Refining the stress-gradient hypothesis for competition and facilitation in plant communities. *Journal of Ecology*. 97, 199– 205.
- Maestre, F.T., Bowker, M.A., Puche, M.D., Hinojosa, B.M., Martínez, I., García-Palacios P,... Carreira, J.A. 2009b. Shrub encroachment can reverse desertification in semi-arid Mediterranean grasslands. *Ecology letters*, 12, 930-941.
- Magnusson, A., Skaug, H., Nielsen, A., Berg, C., Kristensen, K., Maechler, M., ... Brooks, M. M. 2017. Package ‘glmmtmb’. R Package Version 0.2. 0.
- Mahibbur, R.M., Govindarajulu, Z. 1997. A modification of the test of Shapiro and Wilks for normality. *Journal of Applied Statistics*, 24(2): 219-235.
- Malavasi, U.C., Davis, A.S., Malavasi, M.D.M. 2016. Estimating water in living woody stems-a review. *Cerne* 22(4), 415-422.
- Manosalva L., Mutis A., Díaz J., Urzúa A, Fajardo V., Quiroz A. 2014. Identification of isoquinoline alkaloids from *Berberis microphylla* by HPLC ESI-MS/MS. *Boletín latinoamericano y del Caribe de plantas medicinales y aromáticas*, 13(4), 324-335.
- Mansilla P. R., Moretto A., Oro N., Escobar J., Selzer L., Diodato, S. 2014. Cambios inmediatos en el suelo de los bosques de Bahía Torito por un incendio forestal en Tierra del Fuego Argentina. III Reunión Argentina de Geoquímica de la Superficie, Mar del plata.
- Marone, L., Cueto, V.R., Milesi, F.A., Casenave, J.L.D. 2004. Soil seed bank composition over desert microhabitats: patterns and plausible mechanisms. *Canadian Journal of Botany*, 82(12), 1809-1816.
- Marschner, H. 1986. Mineral nutrition of higher plants, Horst Marschner.

Martínez Pastur, G. J., Lencinas, M. V., Soler Esteban, R., Ivancich, H., Peri, P. L., Moretto, A., ... Lindstrom, I. 2011. Plasticidad ecofisiológica de plántulas de *Nothofagus pumilio* frente a combinaciones de niveles de luz y humedad en el suelo. *Ecología austral*, 21(3), 301-315.

Martínez Pastur, G., Esteban, R. S., Cellini, J. M., Lencinas, M. V., Peri, P. L., y Neyland, M. G. 2014. Survival and growth of *Nothofagus pumilio* seedlings under several microenvironments after variable retention harvesting in southern Patagonian forests. *Annals of forest science*, 71(3), 349-362.

Martinez Pastur, G.M., Soler, R., Ivancich, H., Lencinas, M.V., Bahamonde, H., Peri, P.L. 2016a. Effectiveness of fencing and hunting to control *Lama guanicoe* browsing damage: Implications for *Nothofagus pumilio* regeneration in harvested forests. *Journal of Environmental Management*, 168, 165-174.

Martínez Pastur, G., Peri, P. L., Soler, R. M., Schindler, S., Lencinas, M.V. 2016b. Biodiversity potential of *Nothofagus* forests in Tierra del Fuego (Argentina): tool proposal for regional conservation planning. *Biodiversity and conservation*, 25(10), 1843-1862.

McLeod C., Pino M.T., Ojeda A., Aguila K., Saavedra J., Zamora O., Díaz A., 2017. Avances en recuperación y explotación del calafate en la región de Magallanes. Informativo n°62. Ministerio de Agricultura, Instituto de Investigaciones Agropecuarias - INIA Kampenaike.

McCune, B., Mefford, M., 2011. PC-ORD: Multivariate Analysis of Ecological Data. Version 4. MjM Software, Gleneden Beach, Oregon, U.S.A.

Medina C., 2016. Effects of soil compaction by trampling of animals in soil productivity. Remediations. *Revista Colombiana de Ciencia Animal-RECIA*, 88-93.

Meloni, F., Nakamura, G., Grammaticos, B., Martinez, A.S., Badoual, M., 2021. Modeling cooperation and competition in biological communities. arXiv preprint arXiv:2107.07938.

Mermoz M., Kitzberger T., Veblen T.T. 2005. Landscape influences on occurrence and spread of wildfires in Patagonian forest and shrublands. *Ecology* 86: 2705–2715.

- Milchunas, D.G., Noy-Meir, I. 2002. Grazing refuges, external avoidance of herbivory and plant diversity. *Oikos* 99, 113-130.
- Molisch, H. 1937. Einfluss einer pflanze auf die andere, allelopathie.
- Mommer, L., van Ruijven, J., Jansen, C., Van de Steeg, H.M., de Kroon, H. 2012. Interactive effects of nutrient heterogeneity and competition: Implications for root foraging theory? *Functional Ecology*. 26 (1), 66–73.
- Moncayo-Riascos, M.C., Gálvez-Cerón, A. 2018. Islas de fertilidad: una revisión sistemática de su estructura y operación. *Idesia (Arica)*, 36(1), 115-122.
- Muñoz-Pedrerros, A., Yáñez, J., Norambuena, H. V., Zúñiga, A. 2018. Diet, dietary selectivity and density of South American grey fox, *Lycalopex griseus*, in Central Chile. *Integrative Zoology*, 13(1), 46-57.
- Moore D.M. 1983. Flora of Tierra del Fuego. Anthony Nelson, Missouri Botanical Garden, Oswestry, England, 396 pp.
- Moore D.M. 1986. Manual de ensayos al tetrazolio. Comité de tetrazolio de la Asociación Internacional de ensayos de semillas. Madrid, 92.
- Moser, S., Greet, J., 2018. Unpalatable neighbors reduce browsing on woody seedlings. *Forest Ecology and Management*. 414, 41-46.
- Mosquera-Losada, M.R., Moreno, G., Santiago-Freijanes, J.J., Ferreiro-Domínguez, N., Rigueiro-Rodríguez, A. 2015. Sistemas agroforestales y PAC. *Ambienta*, 112, 110-124.
- Mostacero L., Mejía C., Gastañadui R., Cruz C. 2017 Taxonomic, phytogeographic, and ethnobotanical inventory of native fruit trees of northern Peru. *Scientia Agropecuaria*, 8(3), 215-221.
- Murray, J. Den Boer, P.J. 1986. El estado actual del principio de exclusión competitiva. *Tendencias. Ecología Evolutiva*, 1, 25–28.
- Navarro-Cano, J.A., Goberna, M., Verdu, M., 2019. La facilitación entre plantas como herramienta de restauración de diversidad y funciones ecosistémicas. *Ecosistemas* 28(2), 20-31.

- Nippert, J.B., Holdo, R.M. 2015. Challenging the maximum rooting depth paradigm in grasslands and savannas. *Functional Ecology*, 29, 739–745.
- Newton, A.C. 2007. *Forest Ecology and Conservation: a handbook of techniques*. Oxford University Press Inc., New York, USA.
- Núñez M.B., Bozzolo L. 2006. Descripción de la dieta del zorro gris, *Pseudalopex griseus* (Canidae) (Gray, 1869), en el Parque Nacional Sierra de las Quijadas, San Luis, Argentina. *Gayana* 70, 163–7.
- Oosterheld, M., Oyarzábal, M., 2004. Grass-to-grass protection from grazing in a semi-arid steppe. Facilitation, competition, and mass effect. *Oikos* 107, 576-582.
- Oliet, J.A., Jacobs, D.F. 2007. Microclimatic conditions and plant morpho-physiological development within a tree shelter environment during establishment of *Quercus ilex* seedlings. *Agricultural and Forest Meteorology*. 144, 58–72.
- Oliet, J. A., Ortiz de Urbina, E., Sánchez-Pinillos, M., Tardío-Cerrillo, G. 2019. Matching seedling size to planting conditions: interactive response with soil moisture. *iForest-Biogeosciences and Forestry*, 12(2), 220.
- Olmedo, G.A., Echevarria, D.C. 2021. Estimación de la arbustización mediante drones e Índice de Vegetación de Sentinel-2 en el monte oriental rionegrino. 44° Congreso argentino de producción animal “El futuro desafía a la producción animal”.
- Ormaechea, S., 2012. Strategic grazing of environments to improve sheep production in fields of the forest-steppe ecotone in Southern Patagonia. Doctoral thesis.
- Orsi M.C. 1984. Berberidaceae. En: Correa M.N. (ed). *Flora Patagónica Sección 4ª*, pp 325-348, INTA, Buenos Aires.
- Padilla, F.M., Pugnaire, F.I., 2006. The role of nurse plants in the restoration of degraded environments. *Frontiers in Ecology and the Environment*. 4, 196-202.
- Parajuli, R., O'Brien, M.J., Timilsina, B., Pugnaire, F.I., Schöb, C., Ghimire, S.K. 2021. Facilitation by a dwarf shrub enhances plant diversity of human-valued species at high elevations in the Himalayas of Nepal. *Basic and Applied Ecology*, 54, 23-36.

Paul K.I., Polglase P.J., Smethurst P.J., O'Connell A.M., Carlyle C.J., Khanna, P.K., 2004. Soil temperature under forests: a simple model for predicting soil temperature under a range of forest types. *Agricultural and Forest Meteorology*, 121(3-4), 167-182.

Peebles-Spencer, J.R., Gorchov, D.L., 2017. Are native tree seedlings facilitated by an invasive shrub where white-tailed deer are abundant?. *Natural Areas Journal*. 37(4), 540-548.

Perea, R., Gil, L., 2014. Shrubs facilitating seedling performance in ungulate-dominated systems: biotic versus abiotic mechanisms of plant facilitation. *European Journal of Forest Research*. 133(3), 525-534.

Peri, P.L., Collado, L. 2009. Relevamiento de los bosques nativos de ñire (*Nothofagus antarctica*) de Tierra del Fuego (Argentina) como herramienta para el manejo sustentable.

Peri, P.L., Martínez Pastur, G., Lencinas, M.V. 2009a. Photosynthetic and stomatal conductance responses to different light intensities and water status of two main *Nothofagus* species of south Patagonian forest. *Journal of Forest Science*, 55:101-111.

Peri, P.L., Ormaechea, S., Huertas, L. 2009b. Protección de renovales de ñire. *Carpeta Técnica EEA INTA Santa Cruz, Sección 4. Producción Forestal*, 4: 15-16.

Peri P.L., Ormaechea S. 2013. Relevamiento de los bosques nativos de ñire (*Nothofagus antarctica*) en Santa Cruz: base para su conservación y manejo.

Peri, P., Ormaechea, S., Huertas, L., 2013. Relevamiento de los bosques nativos de ñire (*Nothofagus antarctica*) en Santa Cruz: base para su conservación y manejo. INTA, Buenos Aires (Ed.) pp. 88.

Peri, P.L., Bahamonde, H.A., Lencinas, M.V., Gargaglione, V., Soler, R., Ormaechea, S., Martínez Pastur, G. 2016a. A review of silvopastoral systems in native forests of *Nothofagus antarctica* in southern Patagonia, Argentina. *Agroforestry Systems*, 90, 933-960.

Peri, P., Hansen, N.E., Bahamonde H.A., Lencinas, M.V., Von Müller A.R., Ormaechea S., Martínez Pastur, G. 2016b. Silvopastoral systems under native forest in Patagonia Argentina. In *Silvopastoral Systems in Southern South America*. Springer pp. 117-168.

- Petridis A., Van der Kaay J., Chrysanthou E., Mc Callum S., Graham J., Hancock R.D., 2018. Photosynthetic limitation as a factor influencing yield in highbush blueberries (*Vaccinium corymbosum*) grown in a northern European environment. *Journal of experimental botany*, 69(12), 3069-3080.
- Pfeffer, S.E., Singh, N.J., Cromsigt, J.P., Widemo, F., 2021. Summer and winter browsing affect conifer growth differently: an experimental study in a multi-species ungulate community. *Forest Ecology and Management*. 494, 119314
- Pinheiro, J., Bates, D., DebRoy, S., Sarkar, D., R Core Team. nlme: linear and nonlinear mixed effects models. 2018. R package version 3.1–137. [software]. [Downloaded 2018 Mar 22]. Available from: <https://CRAN.R-project.org/package=nlme>.
- Pino M.T., Zamora O., McLeod C., Águila K., Ojeda A., Vergara C. 2018. Calafate: propiedades del fruto y su potencial como ingrediente. Informativo n° 78. Ministerio de Agricultura, Instituto de Investigaciones Agropecuarias - INIA Kampenaike.
- Pino M.T., Pérez R., Vergara C., Domínguez E., Zamora O. 2019. Michay: berry nativo de amplia distribución con metabolitos de interés para la industria de alimentos. Informativo N°38. Instituto de Investigaciones Agropecuarias Ministerio de Agricultura, INIA Kampenaike.
- Premoli A. 1991. Morfología y capacidad germinativa en poblaciones de *Nothofagus antarctica* (Forster) Oerst del noroeste andino patagónico. *Bosque* 12(2):53–59.
- Pugnaire, F.I., P. Haas, J. Puig de Fàbregas. 1996. Facilitation between higher plant species in a semiarid environment. *Ecology* 77:1420-1426.
- Pugnaire, F.I., Luque, M.T. 2001. Changes in plant interactions along a gradient of environmental stress. *Oikos*, 93, 42–49.
- Pugnaire, F.I., Armas, C., Valladares, F., Lepš, J. 2004. Soil as a mediator in plant-plant interactions in a semi-arid community. *Journal of Vegetation Science*. 15, 85–92.
- Pulido, F.J., Díaz, B., Martínez Pastur, G. 2000. Incidencia del ramoneo del guanaco (*Lama guanicoe* Müller) sobre la regeneración temprana en bosques de lenga (*Nothofagus pumilio* (Poepp et Endl) Krasser) de Tierra del Fuego, Argentina. *Forest Systems*, 9, 381–394.

- Qi, Y., Wei, W., Chen, C., Chen, L. 2019. Plant root-shoot biomass allocation over diverse biomes: A global synthesis. *Global Ecology and Conservation*, 18, e00606.
- Quinteros, C. P., Bava, J. O., Gobbi, M. E., Defossé, G. E. 2017. Guanaco's diet and forage preferences in *Nothofagus* forest environments of Tierra del Fuego, Argentina. *Forest Systems*, 26 (1).
- Quinteros, C.P., López Bernal, P.M., Gobbi, M.E., Bava J.O. 2012. Distance to flood meadows as a predictor of use of *Nothofagus pumilio* forest by livestock and resulting impact, in Patagonia, Argentina. *Agroforestry systems*, 84, 261-272.
- R Core Team, 2020. RStudio: integrated development for R: a Language and Environment for Statistical Computing. R Studio Inc, Boston MA. <https://www.R-project.org>.
- Radice, S., Arena, M.E. 2015. Environmental effect on the leaf morphology and anatomy of *Berberis microphylla* G. Forst. *International J. of Plant Biol.*, 6(1), 5677.
- Raffaele, E., Veblen, T.T. 1998. Facilitation by nurse shrubs of resprouting behavior in a post-fire shrubland in northern Patagonia, Argentina. *Journal of Vegetation Science*, 9(5), 693-698.
- Raffaele, E., Veblen, T.T., Blackhall, M., Tercero-Bucardo, N., 2011. Synergistic influences of introduced herbivores and fire on vegetation change in northern Patagonia, Argentina. *J. Veg. Sci.* 22, 59-71.
- Raffaele, E., de Torres, Curth, M., Morales, C.L., Kitzberger, T. 2014. *Ecología e Historia Natural de la Patagonia Andina: Un cuarto de siglo de investigación en biogeografía, ecología y conservación*. Fundación de Historia Natural Félix de Azara. Laboratorio Ecotono, Universidad Nacional del Comahue.
- Rebollo, S., Milchunas, D.G., Noy Meir, I., Chapman, P.L., 2002. The role of a spiny plant refuge in structuring grazed shortgrass steppe plant communities. *Oikos* 98, 53–64.
- Relva, M.A., Sanguinetti, J. 2016. Ecología, impacto y manejo del ciervo colorado (*Cervus elaphus*) en el noroeste de la Patagonia, Argentina. *Mastozoología neotropical*, 23(2), 221-238.

Ren, H., Yang, L. y Liu, N. 2008. Nurse plant theory and its application in ecological restoration in lower subtropics of China. *Progress in Natural Science* 18:137–142.

Reque J.A., Sarasola M., Gyenge J., Fernández M.E. 2007. Caracterización silvícola de ñirantales del norte de la Patagonia para la gestión forestal sostenible. *Bosque (Valdivia)*, 28(1), 33-45.

Rodoni L.M., Feuring V., Zaro M.J., Sozzi G.O., Vicente A.R., Arena M.E. 2014 Ethylene responses and quality of antioxidant-rich stored barberry fruit (*Berberis microphylla*). *Scientia Horticulturae*, 179, 233-238.

Rosas, Y. M., Peri, P. L., Lencinas, M. V., Pastur, G.M. 2019. Potential biodiversity map of understory plants for *Nothofagus* forests in Southern Patagonia: analyses of landscape, ecological niche and conservation values. *Science of the Total Environment*, 682, 301-309.

Roughgarden, J., Diamond, J. 1986. Overview: the role of species interactions in community ecology. *Community ecology*, 333, 43.

Rovere, A., Gobbi, M., Relva, A. 2005., Regeneración de *Austrocedrus chilensis*. *Ecología y manejo de bosques de la Argentina*. Editorial de la Universidad Nacional de La Plata, La Plata, Argentina, 1-15.

Ruíz J., Boucher D.H., Ruiz-Moreno D., Ingram-Flóres C. 2009. Recruitment dynamics of the tropical rainforest tree *Dipteryx oleifera* (Fabaceae) in eastern Nicaragua. *Rev Biol Trop*. 57(1-2):321-338.

Ruggirello M.J., Soler R., Bustamante G.N, Lencinas M.V. 2022. Setting restoration priorities for burned *Nothofagus* forests In Tierra Del Fuego, Argentina: Impact of distance from fire boundary and remnant live trees on seedling and sapling regeneration. 64th Annual International Association for Vegetation Science Symposium.

Ruggirello, M. J., Soler, R., Bustamante, G., Lencinas, M. V. 2023. Understory plant dynamics following a wildfire in southern Patagonia. *Forest Ecology and Management*, 527, 120606.

Rusch, V.E., López, D.R., Cavallero, L., Rusch, G. M., Garibaldi, L.A., Grosfeld, J., Peri, P. 2017. Modelo de estados y transiciones de los ñirantales del NO de la Patagonia como herramienta para el uso silvopastoril sustentable. *Ecología austral*, 27(2), 266-278.

Saixiyala Yang, D., Zhang S., Liu, G., Yang, X., Huang, Z., Ye, X. 2017. Facilitation by a spiny shrub on a rhizomatous clonal herbaceous in Thicketization-Grassland in Northern China: Increased Soil Resources or Shelter from Herbivores. *Front Plant Sci* 8:809.

Sales Lucas, D., Pereira de Oliveira, D.M., Soares, A.A., Churka Blum, S., Sgobaro Zanette, L.R., Boscaini Zandavalli, R. 2022. Microsite abiotic conditions and juvenile response under three early successional shrub/tree species in a SEMI-ARID region. *Austral Ecol.* 47, 841-851.

Salinas, J., Peri, P.L., Hepp, C., Acuña, B. 2017. Sistemas silvopastorales en bosques de ñirre (*Nothofagus antarctica* (G.Forst.) Oerst.) de la Región de Aysén. *InFor* 43, 1-60.

Salinas, S.J., Uribe, M.A., 2021. Productos forestales no madereros presentes en los bosques de ñirre (*Nothofagus antarctica*) de la zona sur austral de Chile. *Ciencia e Investigación Forestal*, CIFOR, v.27:n1.87-100. <https://bibliotecadigital.infor.cl/handle/20.500.12220/21344>

Santelices-Moya, R. E., González Ortega, M., Acevedo Tapia, M., Cartes Rodríguez, E., Cabrera-Ariza, A. M. 2022. Effect of Temperature on the Germination of Five Coastal Provenances of *Nothofagus glauca* (Phil.) Krasser, the Most Representative Species of the Mediterranean Forests of South America. *Plants*, 11(3), 297.

Santos Biloni J. 1990. Árboles autóctonos Argentinos. Tipográfica Editora Argentina. 335 p.

Schiffers, K., Tielboerger, K., Tietjen, B., Jeltsch, F. 2011. Root plasticity buffers competition among plants: Theory meets experimental data. *Ecology*, 92, 610–620.

Schmeller, T., Latz-Brüning, B., Wink, M. 1997. Biochemical activities of berberine, palmatine and sanguinarine mediating chemical defence against microorganisms and herbivores. *Phytochemistry* 44, 257-266.

Schoener, T.W. 1974. Resource Partitioning in Ecological Communities. *Science*, 185(4145), 27–39.

- Schulze, E.D., Beck, E., Buchmann, N., Clemens, S., Müller-Hohenstein, K., Scherer-Lorenzen, M. 2019. Interactions between plants, plant communities and the abiotic and biotic environment. In *Plant ecology* (pp. 689-741). Springer, Berlin, Heidelberg.
- Sepúlveda-Jiménez, G., H. Porta y M. Rocha. 2003. La participación de los metabolitos secundarios en la defensa de las plantas. *Rev. Mex. Fitopatol.* 2: 355-363.
- Shelef O., Weisberg P.J., Provenza F.D., 2017. The Value of Native Plants and Local Production in an Era of Global Agriculture. *Frontiers in Plant Science* 8 (2069), pp. 15.
- Shen, X., Liu, Y., Liu, B., Zhang, J., Wang, L., Lu, X., Jiang, M. 2022. Effect of shrub encroachment on land surface temperature in semi-arid areas of temperate regions of the Northern Hemisphere. *Agricultural and Forest Meteorology*, 320, 108943.
- Silva, F. 2013. Flora Agropecuaria de Aysén. Servicio Agrícola y Ganadero. Ed. Museo Nacional de Historia Natural. Coyhaique, Chile. 506 p.
- Silvertown J., Charlesworth D., 2001. *Introduction to plant population biology*. 4th ed., Blackwell Science, Oxford.
- Smit, C., Vandenberghe, C., Den Ouden, J., Müller-Schärer, H., 2007. Nurse plants, tree saplings and grazing pressure: changes in facilitation along a biotic environmental gradient. *Oecologia* 152, 265-273.
- Soler R, G. Martínez Pastur, M.V. Lencinas, P.L. Peri. 2010. Flowering and seeding patterns in primary, secondary and silvopastoral managed *Nothofagus antarctica* forests in South Patagonia. *New Zealand Journal of Botany* 48(2): 63-73.
- Soler, R. 2012. Regeneración natural de *Nothofagus antarctica* en bosques primarios, secundarios y bajo uso silvopastoril. Tesis de Doctorado, Universidad Nacional de Córdoba, Córdoba.
- Soler, R., Pastur G. M., Lencinas M.V., Borrelli L. 2012. Differential forage use between large native and domestic herbivores in Southern Patagonian *Nothofagus* forests. *Agroforestry Systems*, 85(3), 397-409.

Soler, R., Martínez Pastur, G., Peri, P., Lencinas, M.V., Pulido, F., 2013. Seasonal diet of *Lama guanicoe* (Camelidae: Artiodactyla) in a heterogeneous landscape of South Patagonia. *Bosque* 34, 129-141.

Soler R., Peri P.L. 2018. Línea de base para el monitoreo de manejo silvopastoril con separación de ambientes. IV Congreso Nacional de Sistemas Silvopastoriles, Villa La Angostura, Neuquén.

Soler, R., Lencinas, M.V., Bustamante, G., Pastur, G.M. 2018. Atributos de la regeneración natural de ñire (*Nothofagus antarctica*) en Tierra del Fuego: beneficios y perjuicios que genera el uso silvopastoril. *Ecosistemas*, 27(3), 41-47.

Soler R., Bustamante G.N., Blazina A.P., Lencinas M.V., Martínez Pastur, G.J. 2019. Manipulación de la herbivoría en bosques de ñire: efectos sobre la regeneración natural y la composición de la vegetación. Jornadas Forestales de Patagonia Sur y IV Congreso Agroforestal Patagónico, Ushuaia, Tierra del Fuego.

Soler, R.M., Bustamante, G.N., Blazina, A.P., 2020. Manipulating mammal herbivory in South Patagonia forests: effects on plant species assemblage, survival and short-term growth response of *Nothofagus antarctica* seedlings. 1st International Electronic Conference on Forests (IECF). Noviembre, 2020. Online. ISSN: 1999-4907.

Soliveres S., Eldridge D.J., Maestre FT, Bowker MA, Tighe M, Escudero A. 2011. Microhabitat amelioration and reduced competition among understorey plants as drivers of facilitation across environmental gradients: towards a unifying framework. *Perspect Plant Ecol Evol Syst* 13:247.

Soliveres, S., Maestre, F. T. 2014. Plant–plant interactions, environmental gradients and plant diversity: a global synthesis of community-level studies. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 16(4), 154-163.

Steinke LR, Premoli AC, Souto CP, Hedrén M. 2008. Adaptive and neutral variation of the resprouter *Nothofagus antarctica* growing in distinct habitats in northwestern Patagonia. *Silva Fenn* 42:177–188

- Strahm B.D., Harrison R.B. 2008. Controls on the sorption, desorption and mineralization of low-molecular-weight organic acids in variable-charge soils. *Soil Science Society of America Journal*, 72(6), 1653-1664.
- Swanson, G., Campbell, D., Armstrong, H. 2008. Estimating deer abundance in woodlands: the combination plot technique. Forestry Commission, UK.
- Szwagrzyk, J., Gazda, A., Muter, E., Pielech, R., Szewczyk, J., Zięba, A., Zwijacz-Kozic, T., Wiertelorz, A., Pachowicz, T., Bodziarczyk, J., 2020. Effects of species and environmental factors on browsing frequency of young trees in mountain forests affected by natural disturbances. *For. Ecol. Manag.* 474 (2020), 118364.
- Tacón Clavaín A. 2004. Manual de productos forestales no madereros. Manual of non-timber forest products. Valdivia: CIPMA, pp. 22.
- Tilman, D. 1988. Plant strategies and the dynamics and structure of plant communities. Princeton University Press.
- Torres, O.; Calvo, L.; Valbuena, L. y Lui, E. 2001. Respuesta al fuego de las semillas presentes en el suelo de un pinar de *Pinus pinaster* incendiado. III Congreso Forestal Español. Sociedad española de Ciencias Forestales. España, Granada.
- Torres, A. D., Martínez Pastur, G. J., Cellini, J. M., Lencinas, M. V., Barrera, M. D., Soler, R., Díaz Delgado, R. 2014. Producción de semillas e instalación de plántulas en bosques primarios y aprovechados de *Nothofagus pumilio* (Poepp. Et endl.) Krasser después de los primeros años desde la cosecha. In XVI Jornadas Técnicas Forestales y Ambientales (Misiones, 15 al 17 de mayo de 2014).
- Turner, M.G., Romme, W.H., Tinker, D.B. 2003. Surprises and lessons from the 1988 Yellowstone fires. *Front Ecol. Environ* 1, 351-358.
- Urretavizcaya, M. F., Peri, P.L., Monelos, L., Arriola, H., Oyharçabal, M.F., Contardi, L.T., ... Defossé, G. E. 2018. Condiciones de suelo y vegetación en tres bosques quemados de *Nothofagus pumilio* en Argentina y experiencias para su restauración activa. *Ecología austral*, 28(2), 383-399.

- Valenzuela, P., Arellano, E.C., Burger, J.A., Becerra, P. 2016. Using facilitation microsites as a restoration tool for conversion of degraded grasslands to *Nothofagus* forests in Southern Patagonia. *Ecological Engineering*, 95, 580-587.
- Van Bemmelen, J.M. 1890. Über die Bestimmung des Wassers, des Humus, des Schwefels, der in den colloïdalen Silikaten gebundenen Kieselsäure, des Mangans u.s.w. im Ackerboden. *Die Landwirthschaftlichen Versuchs-Stationen* 37, 279-290.
- Van Der Molen, K. I. M. 2008. Química y actividad biológica de *Berberis rotundifolia*. Facultad de Ciencias Escuela de Química y Farmacia. Universidad Austral de Chile, Valdivia, 89.
- Van Uytvanck, J., Maes, D., Vandehaute, D., Hoffmann, M. 2008. Restoration of woodpasture on former agricultural land: the importance of safe sites and time gaps before grazing for tree seedlings. *Biol. Conserv.* 141, 78-88.
- Vargas-Silva, G. 2019. Biomecánica de los árboles: crecimiento, anatomía y morfología. *Madera y bosques*, 25(3).
- Vásquez-Grandón, A., Donoso, P.J., Gerding, V. 2018. Forest Degradation: When Is a Forest Degraded? *Forests* 9(11), 726.
- Veblen T.T., Hill R.S., Read J. 1996. Ecology of Southern Chilean and Argentinean *Nothofagus* forest. In: *The Ecology and Biogeography of Nothofagus Forests*. Chapter 10, pp. 293 - 353. Yale University Press, New Haven and London.
- Veblen, T.T., Kitzberger, T., Villalba, R. 2004. Nuevos paradigmas en ecología y su influencia sobre el conocimiento de la dinámica de los bosques del sur de Argentina y Chile. In: Arturi, M.F., Frangi, J.L., Goya, J.F. (Eds.), *Ecología y manejo de bosques de Argentina*: 1–48. Editorial de la Universidad Nacional de La Plata, La Plata, Argentina.
- Vega González M.E., 2013. Chirimoya (*Annona cherimola* Miller), frutal tropical y subtropical de valores promisorios. *Cultivos Tropicales*, 34(3), 52-63.
- Vila, A.R., Borrelli, L. 2011. Cattle in the Patagonian forests: Feeding ecology in Los Alerces National Reserve. *Forest Ecology and Management*, 261(7), 1306-1314.

- Von Felten, S., Schmid, B. 2008. Complementarity among species in horizontal versus vertical rooting space. *Journal of Plant Ecology*, 1, 33–41.
- Walters, M.B., Farinosi, E. J., Willis, J. L., Gottschalk, K. W. 2016. Managing for diversity: harvest gap size drives complex light, vegetation, and deer herbivory impacts on tree seedlings. *Ecosphere*, 7(8), e01397.
- Walters, M.B., Farinosi, E.J., Willis, J.L. 2020. Deer browsing and shrub competition set sapling recruitment height and interact with light to shape recruitment niches for temperate forest tree species. *For. Ecol. Manage.* 467, 118134.
- Wang, S., Callaway, R. M. 2021. Plasticity in response to plant–plant interactions and water availability. *Ecology*, e03361.
- Wang, S., Li, L., Zhou, D.W. 2021a. Root morphological responses to population density vary with soil conditions and growth stages: The complexity of density effects. *Ecol. Evol.* 11(15), 10590-10599.
- Wang, X., Jiang, C., Chi, Y., Tai, Y., Liang, C., Yonghong Li, F., Hou, Y. 2021b. Facilitation in plants shifts along a recovery gradient induced by long-term overgrazing in a temperate steppe community. *J. Veg. Sci.* 32(2), e13019.
- Weiner, J. 1990. Asymmetric competition in plant population. *Trends in Ecology and Evolution*, 5: 360-364.
- Williams, B. K., R. C. Szaro, and C. D. Shapiro. 2009. Adaptive Management: The U.S. Department of the Interior Applications Guide. Adaptive Management Working Group, U.S. Department of the Interior, Washington, DC
- Wills R., Lee T., Graham D., Mc Glasson W., Hall E. 1981. Postharvest: An Introduction to the physiology and Handling of Fruits and vegetables. New South Wales University press Limited. Kensington, Australia. 150 p.
- Wills C., Condit R., Foster R.B., and Hubbell S.P. 1997. Strong density and diversity-related effects help to maintain tree species diversity in a neotropical forest. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 94: 1252–1257

- Xu, B., Wang, J.N., Shi, F.S. 2020. Impacts of ontogenetic and altitudinal changes on morphological traits and biomass allocation patterns of *Fritillaria unibracteata*. *J. Mountain Sci.* 17(1), 83-94.
- Yang Q., Liu E., Fu Y., Yuan F., Zhang T., Peng S. 2019. High Temperatures during Flowering Reduce Fruit Set in Rabbiteye Blueberry. *Journal of the American Society for Horticultural Science*, 144(5), 339-351.
- Yang, X., Zhao J., Zhang X., Fan Y., Zhang B., Wang J., Zhang, B. 2022. Litter and soil water conservation function of typical shrubs in eastern Qilian Mountains. *Arid Land Geography*. 45.1., 97–207.
- Yáñez P., Retamales J.B., Lobos G.A., Del Pozo A. 2009. Light environment within mature rabbiteye blueberry canopies influences flower bud formation. *Acta Hort*, 810(2), 471-473.
- Yuan, S., Liu, N., Ren, H., Zhang, H., Wang, J. 2019. Do pioneer species enhance early performance of native species in subtropical shrublands? An examination involving six native species in South China. *Community Ecology*, 20(1), 53-63.
- Zamora, R., García-Fayos, P., Gómez Aparicio, L. 2008. Las interacciones planta-planta y planta-animal en el contexto de la sucesión ecológica. Ed. Valladares F., *Ecología del bosque mediterráneo en un mundo cambiante*, (ser. Naturaleza y Parques Nacionales Serie Técnica), Ed. Organismo Autónomo Parques Nacionales, Madrid, 2004, pp. 371-393, ISBN 978-84-8014-552-7
- Zar, J. H., 2010. *Biostatistical Analysis*, 5th ed. Pearson Prentice Hall, New Jersey
- Zavaleta, E.S., Kettley, L.S. 2006 Ecosystem change along a woody invasion chronosequence in a California annual grassland. *Journal of Arid Environments* 66, 290-306.
- Zunino, M., Palestini, C. 1991. El concepto de especie y la biogeografía, *Anales de Biología*, vol, 17.

PUBLICACIONES SUGERIDAS DE ESTA TESIS

Publicaciones en congresos

Bustamante G.N., Soler R. M., Arena M. A. Producto forestal no maderero del bosque de *Nothofagus antarctica* de Tierra del Fuego. VII jornadas de ciencia y tecnología. “Ambiente, conservación y sustentabilidad”. Universidad de Morón, Buenos Aires. 6-7 de septiembre. 2018.

Bustamante G.N, Soler R.M, Blazina A.P, Arena M.E. *Berberis microphylla* reduce el impacto del ramoneo sobre *Nothofagus antarctica* en sistemas silvopastoriles. IV Congreso Nacional de Sistemas Silvopastoriles. 31 octubre al 2 de noviembre de 2018, Villa Langostura.

Bustamante G.N., Soler R., Arena M.E. Estudio de competencia en plantas de *Berberis microphylla* y *Nothofagus antarctica*. XXVIII Reunión Argentina de Ecología. 29 de octubre al 2 de noviembre de 2018, Mar del Plata.

Bustamante G.N., Soler R., Blazina A.P., Arena M. Servicios Ecosistémicos derivados de la asociación espacial de *Nothofagus antarctica* y *Berberis microphylla*. IV jornadas forestales de Patagonia Sur. IV Congreso Internacional Agroforestal Patagónico. 22 al 26 de Abril de 2019, Ushuaia, Tierra del Fuego.

Bustamante G.N., Arena M.E, Soler R.M. *Berberis microphylla*: an important component to protect the regeneration of *Nothofagus antarctica* in silvopastoral systems of Tierra del Fuego, Argentina. IV Congreso Mundial de Agroforestería. 20-22 Mayo 2019, Montpellier, Francia.

Bustamante G.N., Arena M., Blazina A.P., Soler R. Efecto del dosel de *Berberis microphylla* sobre las condiciones microclimáticas en bosques degradados de *Nothofagus antarctica* en Tierra del Fuego, Argentina. X Congreso Internacional De Sistemas Silvopastoriles. 24 al 26 de Septiembre 2019, Asunción, Paraguay.

Bustamante G., Arena M., Blazina A.P., Soler R. Evaluación de la producción de semillas de *Nothofagus antarctica* en sitios afectados por fuego y ganadería en el Ecotono de la provincia de Tierra del Fuego. XXXIV Jornadas Forestales de Entre Ríos modalidad virtual, Concordia, Entre ríos. 2, 9, 16, 23 y 30 de octubre, 2020.

Bustamante G., Soler R. Arena M.E, Distribución de *Berberis microphylla* en el Ecotono de Tierra del Fuego. XXIX Reunión Argentina de ecología 4 al 6 de agosto 2021 modalidad virtual.

Bustamante G. Arena M.E, Soler R, ¿Favorece la copa de *Berberis microphylla* a las plántulas de *Nothofagus antarctica*? XXIX Reunión Argentina de ecología 4 al 6 de agosto 2021 modalidad virtual.

Bustamante G.N., Arena M.E., Pedrazzani S., Soler R. Estrategias competitivas de plántulas de ñire y calafate. VI Jornadas Forestales Patagónicas 30 marzo a 1 de abril 2022, Bariloche, Rio Negro.

Publicaciones en revistas científicas

Bustamante G.N., Soler R., Blazina A.P, Arena M.E. 2020. Fruit provision from *Berberis microphylla* shrubs as ecosystem service in *Nothofagus* forest of Tierra del Fuego. Heliyon. (6,10) e05206

Bustamante G.N., Soler R., Blazina A.P, Arena M.E. 2021. Association between native tree sapling and spiny shrub mitigates browsing damage produced by large herbivores in fire-degraded forests. Flora-Morphology Distribution Functional Ecology of Plants 285(10):151938

G.N., Arena, M. E., Mosquera-Losada, M. R., Soler, R. 2023. *Nothofagus Antarctica* Seedling Performance under the Influence of *Berberis Microphylla* shrubs with Different Grazing Intensities in Burned Forests of Tierra del Fuego. Forest Ecology and Management 529, 120655