



Universidad
Nacional
de Córdoba



UNIVERSIDAD NACIONAL DE CÓRDOBA
Facultad de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales
Carrera de Ciencias Biológicas

Patrones de regeneración de *Sebastiania commersoniana* en
relación a la densidad de ganado y la distancia al borde del bosque.
Un estudio de caso en las Sierras de Córdoba, Argentina.

Tesinista: Iván Barberá

.....

Director: Dr. Daniel Renison

.....

Codirectora: Dra. Romina Cecilia Torres

.....

Centro de Ecología y Recursos Naturales Renovables Dr. Ricardo Luti

Patrones de regeneración de *Sebastiania commersoniana* en
relación a la densidad de ganado y la distancia al borde del bosque.
Un estudio de caso en las Sierras de Córdoba, Argentina.

Tribunal Examinador

Dr. Guillermo Funes

.....

Dr. Leonardo Galetto

.....

Dr. Juan Manuel Rodríguez

.....

Calificación:.....

Fecha:.....

Contenidos

| | |
|-----------------------------------------------------|----|
| Resumen | 6 |
| Introducción | 7 |
| Materiales y métodos | |
| Especie de estudio | 9 |
| Área de estudio | 9 |
| Diseño de muestreo | 10 |
| Análisis de datos | 13 |
| Resultados | |
| Nicho de regeneración | 16 |
| Densidad de renovales e intensidad de ramoneo | 18 |
| Discusión | 19 |
| Agradecimientos | 21 |
| Referencias | 22 |
| Apéndice 1..... | 26 |
| Apéndice 2..... | 27 |

Resumen

Entender los requerimientos de regeneración de especies leñosas nativas es importante para guiar prácticas de conservación y restauración de los bosques. En el presente trabajo evalué el nicho de regeneración de *Sebastiania commersoniana* en relación a condiciones de vegetación, suelo y luminosidad comparando micrositios con y sin renoval (altura ≤ 30 cm) en dos potreros con densidades de ganado alta y baja y a tres distancias del borde de los parches de bosque dominados por la especie: -2 m (dentro del bosque), 1 m y 3 m (fuera del bosque). Además, evalué la densidad de renovales y la proporción de tallos ramoneados en función de la densidad de ganado y la distancia al borde del bosque. Los renovales se encontraron en micrositios con abundante vegetación herbácea y suelo poco compactado, independientemente de la densidad de ganado y la distancia al borde del bosque. Fuera del bosque, la densidad de renovales fue 134 % mayor en el potrero con densidad de ganado baja que en el potrero con densidad de ganado alta, sin encontrarse diferencias entre potreros dentro del bosque, y disminuyó marcadamente al aumentar la distancia al borde. La proporción de tallos ramoneados fue 13 veces mayor en el potrero con densidad de ganado alta. Concluyo que el establecimiento puede verse favorecido en micrositios con vegetación y suelo conservados; que el reclutamiento de renovales puede encontrarse limitado a las cercanías de los parches de bosque, y que la reducción en densidad de ganado puede favorecer la regeneración de la especie.

Palabras clave: renoval, nicho de regeneración, micrositio, herbivoría, degradación.

Introducción

En el proceso de regeneración de especies arbóreas, los individuos deben pasar por distintos filtros hasta alcanzar la madurez. Particularmente, una vez superados los filtros a la dispersión, las características de los micrositios a los que llegan los propágulos pueden resultar determinantes para la germinación y el establecimiento de renovales (Fenner & Thompson, 2005). Por esta razón, los renovales de árboles (plántulas y juveniles pequeños) frecuentemente se encuentran en micrositios favorables (Christie & Armesto, 2003; Baier *et al.*, 2007), cuyas características definen el nicho de regeneración de una especie (*sensu* Poorter, 2007). La caracterización de los micrositios donde se encuentran los renovales de una especie puede servir como una primera aproximación al entendimiento de los factores microambientales que regulan su regeneración.

Las condiciones de vegetación y suelo de un micrositio pueden afectar la regeneración temprana controlando muchas variables importantes para la germinación y la supervivencia de renovales, como la disponibilidad de luz, agua y nutrientes, la temperatura y la exposición a la herbivoría (Heinemann *et al.*, 2000; Vincent & Davies, 2003; Munier *et al.*, 2010; Torres & Renison, 2016; Collin *et al.*, 2017). Particularmente, la vegetación puede tener un efecto negativo sobre el establecimiento de especies leñosas al competir por recursos con renovales de árboles, pero también puede facilitarlo de forma directa o indirecta. La facilitación directa incluye acumulación de semillas, disminución del estrés abiótico y modificación de la disponibilidad de recursos, mientras que la facilitación indirecta puede observarse como protección ante herbívoros (por ramoneo y pisoteo) o atracción de polinizadores y dispersores de semillas (Flores & Jurado, 2003; Filazzola & Lortie, 2014). En general, la facilitación directa es frecuente en ambientes sometidos a estrés abiótico, como los bosques estacionalmente secos (Gómez-Aparicio, 2009).

A su vez, las características de micrositio arriba mencionadas y los requerimientos de regeneración de las especies leñosas pueden ser altamente variables en sitios que difieren en densidad de ganado doméstico (Torres & Renison, 2015), así como en sitios donde se alternan parches de bosques y otras fisonomías de vegetación (Duncan & Duncan, 2000; Kellner & Swihart, 2016). Por un lado, el ganado doméstico puede disminuir la tasa de reclutamiento mediante el ramoneo y pisoteo (Griscom *et al.*, 2009) y restringir el establecimiento de renovales de árboles a los micrositios menos degradados, resultando en una disminución de la densidad de renovales (Torres *et al.*, 2008). Sin embargo, la regeneración de algunas especies arbóreas puede verse favorecida por el ganado doméstico cuando el mismo dispersa sus semillas y/o reduce la competencia entre renovales y otros tipos de vegetación (Bartuszevige & Endress, 2008; Khishigjargal *et al.*, 2013). Por otro lado, dado que los renovales pueden encontrarse más expuestos a factores

externos fuera del bosque (Davies-Colley *et al.*, 2000), los filtros para el establecimiento pueden variar con la distancia al borde del mismo. Particularmente en sistemas estacionalmente secos, el estrés hídrico puede ser mayor fuera del bosque, debido a una mayor evapotranspiración (Holmgren *et al.*, 1997; Caylor *et al.*, 2005). Además, el reclutamiento de renovales puede variar con la distancia al borde del bosque debido a cambios en la lluvia de semillas (Cubiña & Aide, 2001) y a diferencias en la presión de herbivoría (Meiners & Martinkovic, 2002).

Ante la marcada disminución de áreas boscosas que muestran las regiones tropicales y subtropicales de Sudamérica en las últimas décadas (Hansen *et al.*, 2013), el estudio de la regeneración de especies arbóreas cobra elevada importancia en esta región. En el Gran Chaco, el área de bosques secos estacionales ha sufrido una reducción anual del 2,2 % hacia fines del siglo XX y en las Sierras de Córdoba, en el centro de Argentina, queda menos del 12 % del área cubierta por bosques nativos maduros (Zak *et al.*, 2004). Para guiar prácticas de conservación y restauración de estos ecosistemas, es importante conocer los requerimientos de regeneración de distintas especies leñosas nativas.

El objetivo de este estudio fue realizar una primera aproximación al entendimiento de los factores que regulan la regeneración temprana de *Sebastiania commersoniana* (Baill.) L.B. Sm. y Downs. Esta es una especie pionera, distribuida en Sudamérica subtropical y de particular interés para la restauración de ecosistemas riparios y serranos, ya que abunda en las cercanías de los cursos de agua (Piaggio & Delfino, 2009) y en ecosistemas serranos, donde también se la encuentra en sitios alejados de los cursos de agua (Valfré-Giorello *et al.*, 2012). En el presente trabajo me propuse responder las siguientes preguntas en relación al nicho de regeneración de la especie: ¿Se encuentran los renovales de *S. commersoniana* asociados a micrositios con características particulares de vegetación, suelo y/o luminosidad? ¿Varía dicha asociación entre renovales y micrositios particulares según la densidad de ganado y la distancia al borde del bosque? En cuanto a la vegetación, me planteé las siguientes hipótesis y predicciones: (I) si predomina la competencia, espero encontrar renovales en micrositios con escasa vegetación; (II) si predomina la facilitación indirecta (protección ante herbivoría), espero encontrarlos en micrositios con abundante vegetación pero presentando una asociación más marcada ante densidad de ganado alta, y (III) si predomina la facilitación directa, espero encontrarlos en micrositios con abundante vegetación independientemente de la densidad de ganado. Además, en este último escenario, bajo la hipótesis de que la facilitación directa opera mediante la disminución del estrés hídrico, espero que la asociación de renovales con micrositios con abundante vegetación sea más notoria a mayor distancia del borde del bosque. Por otro lado, me propuse explorar posibles efectos del ganado y la lluvia de semillas sobre la regeneración

comparando la densidad de renovales y la intensidad de ramoneo ante densidad de ganado alta y baja y a distintas distancias del borde del bosque. Bajo la hipótesis de que el ganado tiene un efecto negativo sobre la regeneración, espero encontrar mayor densidad de renovales ante densidad de ganado baja; en caso de existir un efecto positivo del ganado, espero encontrar mayor densidad de renovales ante densidad de ganado alta. Es preciso mencionar que, por tratarse de un estudio de caso con abordaje observacional, el cumplimiento o incumplimiento de las predicciones no son evidencia suficiente para descartar o confirmar las hipótesis.

Materiales y métodos

Especie de estudio

Sebastiania commersoniana es un árbol de entre 4 y 10 metros de altura, de copa alargada y ramas espinescentes, distribuido en Brasil, Paraguay, Uruguay y Argentina. Se la considera una especie heliófila y pionera, generalmente asociada a cursos de agua. Sus frutos presentan dehiscencia explosiva con dispersión de corto alcance y sus semillas presentan dispersión secundaria por hormigas (Demaió *et al.*, 2002). Resulta poco probable que esta especie forme banco de semillas debido a la rápida pérdida de viabilidad que presentan las mismas (Medeiros & Zanon, 1998). Además, presenta reproducción agámica por raíz (Valfré-Giorello *et al.*, 2012). En un estudio realizado en Brasil, De Souza y colaboradores (2010) encontraron menor frecuencia relativa de juveniles en parches de bosque rodeados por pasturas con uso ganadero que en parches rodeados por plantaciones de eucaliptos, por lo que señalan que el ganado doméstico puede tener un efecto negativo sobre la regeneración de la especie. En las Sierras de Córdoba es frecuente encontrar ejemplares ramoneados y se ha registrado que es una especie rebrotante (observación personal).

Área de estudio

El estudio se llevó a cabo entre los meses de junio y septiembre de 2016, en cercanías de la localidad de Cuesta Blanca, Córdoba, Argentina (31°27'43" - 31°28'25" S, 64°37'18" - 64°35'51" O; 900 msnm). Esta área pertenece al distrito Chaqueño Serrano de la provincia fitogeográfica Chaqueña (Cabrera, 1971), y se caracteriza por presentar bosques con un dosel cerrado a altitudes bajas y en zonas protegidas como quebradas; mientras que a altitudes elevadas y en sitios expuestos y disturbados predominan los bosques abiertos y pastizales. La comunidad madura del Chaco Serrano o Bosque Serrano está dominada por *Lithraea molleoides* y *Schinopsis lorentzii* (Giorgis *et al.*, 2011). El clima es templado cálido a subtropical, con una temperatura anual media de 13,9 °C. La precipitación anual media entre

1996 y 2012 fue de 850 mm, concentrada en los meses cálidos, entre septiembre y marzo (Colladon & Pazos, 2014).

El estudio tuvo lugar en dos potreros contiguos de topografía similar pero con diferente densidad de ganado. El potrero con mayor densidad de ganado (135 ha; de ahora en más mencionado como “densidad de ganado alta” para simplificar) en las dos últimas décadas tuvo una densidad relativamente constante de $0,40 \text{ UG}\cdot\text{ha}^{-1}$ (UG = unidades de ganado; valor reportado por el arrendatario), mientras que en las transectas de estudio estimé por conteo de heces una densidad de $0,24 \text{ UG}\cdot\text{ha}^{-1}$ usando la metodología desarrollada por Von Müller y colaboradores (2012). El potrero con menor densidad de ganado (124 ha; de ahora en más mencionado como “densidad de ganado baja”) también tuvo una densidad de $0,40 \text{ UG}\cdot\text{ha}^{-1}$ (reportado por el arrendatario) al menos hasta el año 2012. Antes de agosto de 2013 se retiró el ganado de este potrero, ingresando únicamente animales pertenecientes a potreros vecinos. A partir de julio de 2015 nuevos propietarios avocan el potrero a la conservación del bosque y reportan presencia de algunos animales de forma esporádica que ingresan de los potreros vecinos debido a fallas en los alambrados y son echados ni bien son detectados. Los nuevos propietarios estiman una densidad de $0,03 \text{ UG}\cdot\text{ha}^{-1}$ con ayuda de cámaras trampa y por observaciones personales, mientras que mis estimaciones por conteo de heces en las transectas de estudio arrojan un valor de $0,05 \text{ UG}\cdot\text{ha}^{-1}$. Según los nuevos propietarios, en julio de 2015 el potrero con densidad de ganado baja ya presentaba mayor biomasa del estrato herbáceo que el potrero con densidad de ganado alta. Dado que esta diferencia también se observaba a ambos lados de la cerca que divide los potreros ante las mismas condiciones ambientales, ellos adjudican la diferencia en biomasa herbácea a la diferencia en densidad de ganado. La densidad de ganado de los potreros fue considerada alta y baja acorde a Cingolani y colaboradores (2014). En toda la zona, *S. commersoniana* presenta gran abundancia, incluso lejos de cursos de agua, encontrándose numerosos parches de bosque dominados por esta especie, frecuentemente acompañados de algunos ejemplares de *L. molleoides* y con muy baja abundancia de otras especies leñosas. Fuera de los parches de bosque estudiados son muy escasos los individuos medianos o adultos de *S. commersoniana* y de otras especies leñosas; allí abundan pastos de crecimiento en mata y, en el potrero con densidad de ganado alta, céspedes de pastoreo. Las deposiciones de ganado indican que los animales pasan la misma fracción de tiempo dentro y fuera de los parches de bosque de *S. commersoniana*.

Diseño de muestreo

Utilizando Google Earth® se seleccionaron 18 parches de bosque dominados por *S. commersoniana* en cada potrero, separados por una distancia mínima de 50 m, en los

cuales la cobertura de copas de la especie fue mayor al 80 % (estimada visualmente). Se procuró que cada parche tuviera un equivalente en el otro potrero en cuanto a orientación, pendiente, posición topográfica y altitud. El tamaño de los parches fue de $280 \pm 121 \text{ m}^2$ (media \pm desvío estándar), sin diferir significativamente entre potreros (tamaño estimado con polígonos realizados con Google Earth® con verificación a campo). Por cada parche se establecieron tres distancias al borde del bosque: (I) a -2 m del borde (dentro del bosque); (II) a 1 m del borde (fuera del bosque), y (III) a 3 m del borde (fuera del bosque). El borde de los parches de bosque fue definido por el límite de las copas de ejemplares de *S. commersoniana* mayores a 2 m de altura. Fuera del bosque se consideraron dos distancias al borde para contemplar el cambio gradual en las condiciones ambientales y la disminución en lluvia de semillas con respecto al interior del bosque. Las cortas distancias al borde seleccionadas responden al abrupto cambio en coberturas arbórea y herbácea que se da entre el interior y el exterior del bosque, a la marcada disminución en densidad de renovales observada al alejarse del borde del bosque (basada en muestreos de prueba) y a la baja capacidad de dispersión que presenta la especie de estudio (hasta aproximadamente 4 m sin considerar dispersión secundaria; observación personal). Además, las cortas distancias escogidas permiten analizar el nicho de regeneración sin que el establecimiento se encuentre fuertemente limitado por semillas.

Para evaluar la densidad de renovales y la intensidad de ramoneo, en cada distancia al parche de bosque se estableció una transecta paralela al borde (3 distancias al borde \times 18 parches de bosque \times 2 potreros = 108 transectas). En cada transecta se establecieron cuadrantes de 50 cm \times 50 cm dejando aproximadamente un metro de separación entre ellos (Fig. 1). Las transectas correspondientes a distintas distancias al borde del bosque variaron en su número de cuadrantes: 10 a -2 m del borde, 20 a 1 m del borde y 40 a 3 m del borde. De esta manera se redujo la probabilidad de no encontrar renovales en las transectas que presentaban menor lluvia de semillas por encontrarse más alejadas del bosque. En cada cuadrante se registró la altura, proporción de tallos ramoneados y presencia de cotiledones de todos los renovales de *S. commersoniana* de altura ≤ 30 cm. No se consideraron los ejemplares que sólo presentaban cotiledones, ya que no era posible diferenciarlos de las plántulas de *L. molleoides*, cuyos cotiledones son muy similares a los de la especie en estudio. Con el fin de estimar la importancia relativa de la reproducción agámica (por raíz), se desenterraron parcialmente los tres primeros renovales encontrados en cuadrantes separados de cada transecta que no presentaran cotiledones.

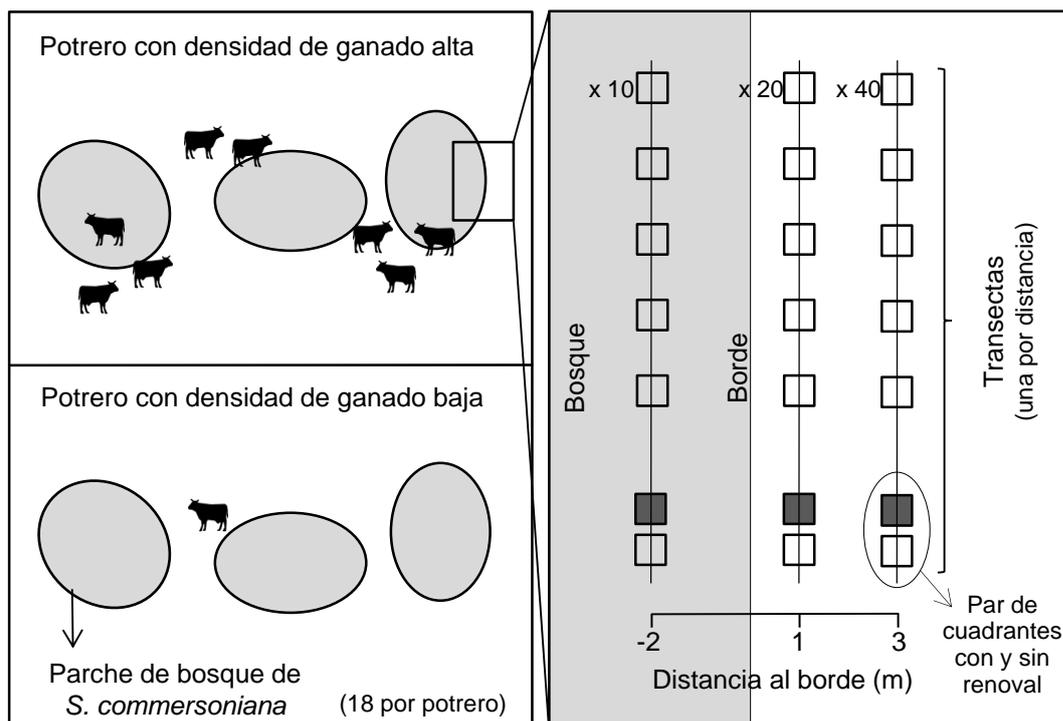


Fig. 1. Esquema del diseño de muestreo.

Para evaluar el nicho de regeneración de *S. commersoniana* en cuanto a condiciones de vegetación, suelo y luminosidad y su variación en función de la densidad de ganado y distancia al borde del bosque, por cada transecta se seleccionó un par de cuadrantes de 50 cm x 50 cm con y sin presencia de renoval [3 distancias (= transectas) x 18 parches de bosque x 2 potreros = 108 pares de cuadrantes]. El cuadrante con renoval fue centrado en el primer renoval nacido de semilla encontrado a lo largo de cada transecta. El cuadrante sin renoval fue ubicado arrojando un cuadrante en la dirección de la transecta, a una distancia de entre 50 y 150 cm del cuadrante con renoval y en el sentido indicado por las agujas de un reloj, aceptándose el micrositio si no presentaba ningún renoval. En ambos cuadrantes se registraron las siguientes características del micrositio: cobertura de vegetación, suelo desnudo y roca (% estimado visualmente); altura (cm) de la vegetación viva y muerta en pie menor a 2 m de altura y nacida en el cuadrante, medida en 10 puntos alrededor del centro del cuadrante; compactación superficial del suelo en los primeros 5 mm ($\text{Kg}\cdot\text{cm}^{-2}$), determinada con un penetrómetro portátil (DGSI S-170, EEUU) en 10 puntos alrededor del centro del cuadrante; pendiente ($^{\circ}$), determinada con un clinómetro (RECTA DP 2, Finlandia), y luminosidad ($^{\circ}$). La luminosidad (L) fue calculada de la siguiente manera: $L = I \cdot (1 - C)$, donde I es la insolación ($^{\circ}$) y C es la proporción de la insolación interceptada por copas de árboles o arbustos, estimada visualmente. Para estimar la insolación se consideró

el recorrido solar en los equinoccios a -31° de latitud: de Este a Oeste (90° y 270° respecto al Norte) formando un ángulo de 59° con respecto al Norte (0°) en su punto más alto (Goswami *et al.*, 2000). La insolación fue determinada evaluando cuántos grados del recorrido solar (180°) se encontraban obstruidos por laderas o rocas al Este y al Oeste: $I = 180^{\circ} - \text{grados obstruidos al Este} - \text{grados obstruidos al Oeste}$ (adaptado de Renison *et al.*, 2004).

Análisis de datos

Densidad de renovales e intensidad de ramoneo

La densidad de renovales y la proporción de tallos ramoneados fueron analizadas con Modelos Lineales Generalizados Mixtos (MLGM), empleando como variables predictoras categóricas de efectos fijos la densidad de ganado (dos niveles, correspondientes a los dos potreros estudiados), la distancia al borde (tres niveles) y la interacción potrero x distancia al borde del bosque (seis niveles). La densidad de renovales (renovales.m^{-2}) se modeló con distribución Binomial Negativa por tratarse de un conteo con sobredispersión (O'Hara & Kotze, 2010; Di Rienzo *et al.* 2017b). Dado que esta distribución corresponde a variables discretas, se consideró como variable respuesta el número de renovales por transecta y se declaró el logaritmo natural del área de cada transecta (A_t) como variable compensatoria (*offset*): $A_t = \text{Ln}(C \cdot 0,25)$, donde C es el número de cuadrantes de cada transecta y 0,25 es el área de cada cuadrante en m^2 . De esta forma, los resultados se expresaron en términos de densidad de renovales (Di Rienzo *et al.*, 2017b). Se incluyó el factor parche de bosque con efecto aleatorio. La proporción de tallos ramoneados de cada renoval se modeló con distribución Binomial (Bolker *et al.*, 2008), incluyendo efecto aleatorio de la transecta y el parche de bosque de forma anidada. La altura de los renovales se incluyó como covariable, ya que los renovales más altos presentaban una mayor proporción de tallos ramoneados.

Nicho de regeneración

Para cada variable de micrositio se realizó una comparación pareada entre cuadrantes con y sin renoval. Para cada par de cuadrantes se calculó la diferencia: cuadrante con renoval - cuadrante sin renoval. En una primera instancia se analizó si la diferencia media de cada variable variaba con respecto a la densidad de ganado y/o la distancia al borde del bosque mediante Modelos Lineales Generales Mixtos. Se emplearon como variables respuesta las variables diferencia, como predictoras categóricas de efectos fijos la densidad de ganado, la distancia al borde del bosque y la interacción densidad de ganado x distancia al borde del bosque y se incluyó efecto aleatorio del factor parche de bosque cuando este aumentaba el R^2 del modelo (Tabla 1).

En una segunda instancia se evaluó si la diferencia media de cada variable (total o por nivel de densidad de ganado y distancia al borde del bosque) era positiva o negativa y significativamente distinta de cero. Para las variables diferencia que no variaron en función de la densidad de ganado ni de la distancia al borde del bosque (independientemente de su signo y magnitud) se realizó una comparación entre cuadrantes con y sin renoval empleando la prueba de Wilcoxon para muestras pareadas (utilizando las variables originales y sin calcular la diferencia). Para las variables diferencia que sí variaron en función de la densidad de ganado y/o de la distancia al borde del bosque se evaluó el intervalo de confianza del 95 % para la media en cada nivel, considerando la media significativamente distinta de cero cuando el intervalo no incluía este valor (Fig. 2). Cuando las variables diferencia no presentaron distribución normal de los errores, se transformaron las variables originales y posteriormente se calculó la diferencia (con renoval – sin renoval). Para las variables que no cumplieron el supuesto de homogeneidad de varianzas se modeló la varianza con la función identidad para el factor heterocedástico (Di Rienzo *et al.*, 2017c; Tabla 1).

Posteriormente, para facilitar la interpretación de los resultados, se describió la variación de las condiciones de micrositio según la densidad de ganado y la distancia al borde del bosque, sin distinguir entre cuadrantes con y sin renoval. Para ello se emplearon MLGM con las variables de micrositio como respuesta, la densidad de ganado, la distancia al borde del bosque y la interacción densidad de ganado × distancia al borde del bosque como factores de efectos fijos y el parche de bosque como factor de efecto aleatorio. La cobertura de vegetación, el porcentaje de suelo desnudo y el porcentaje de roca fueron modelados con distribución Binomial Negativa, ya que fueron registrados como variables discretas y presentaron gran cantidad de ceros y media menor a la varianza. La altura de vegetación, la compactación del suelo y la luminosidad fueron modeladas con distribución Gamma, dado que las tres variables presentaban distribuciones asimétricas. En todos los casos se seleccionó la distribución de probabilidad que minimizara el AIC y la deviance del modelo y se evaluó el ajuste de forma gráfica (Bolker *et al.*, 2008). La pendiente se analizó empleando distribución Normal por presentar ajuste adecuado y varianza homocedástica.

La cobertura de vegetación fue registrada discriminando entre gramíneas y dicotiledóneas herbáceas, árboles y arbustos, helechos, musgos y vegetación muerta en pie, pero dado que todas las clases de vegetación mostraban el mismo patrón de resultados, se utilizó la cobertura total (sumatoria). También se registró la cobertura de broza, pero no fue analizada por presentar una fuerte correlación con la cobertura de vegetación (r de Spearman, $r_s = -0,75$; p -valor, $p < 0,01$). La diferencia de luminosidad presentó una distribución aproximadamente uniforme, por lo que fue analizada con una prueba de Kruskal-

Wallis para cada factor (densidad de ganado, distancia al borde del bosque e interacción densidad de ganado x distancia al borde del bosque).

Tanto en el análisis de densidad de renovales e intensidad de ramoneo como en el análisis del nicho de regeneración, ninguna variable respuesta mostró un efecto significativo del tamaño del parche de bosque, por lo que el mismo no fue incluido en los modelos. Todas las comparaciones múltiples de medias fueron realizadas con la prueba a posteriori LSD Fisher y en todos los análisis se consideró un nivel de significación de 0,05. Se utilizó el software estadístico InfoStat (Di Rienzo *et al.*, 2017a).

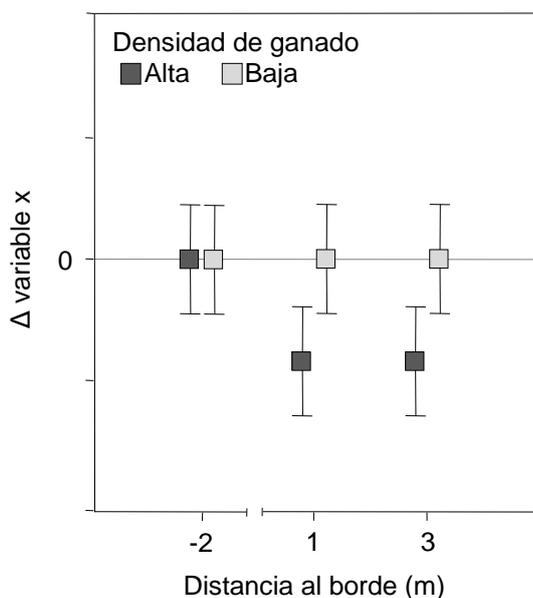


Fig. 2. Gráfico hipotético de una variable diferencia que presenta un efecto de la interacción densidad de ganado x distancia al borde del bosque. Se muestran medias e intervalos de confianza del 95 % en función de la distancia al borde del bosque ante densidad de ganado alta y baja. Dentro del bosque (a -2 m del borde) y para ambas densidades de ganado, los cuadrantes con y sin renoval muestran valores similares, por lo que la diferencia media (con – sin) es igual a cero. Fuera del bosque (a 1 m y 3 m del borde), el patrón varía según la densidad de ganado. Ante densidad de ganado alta, los cuadrantes con renoval presentan valores menores que los cuadrantes sin renoval, por lo que la diferencia media es negativa y significativamente distinta de cero (el intervalo de confianza no incluye este valor). En cambio, ante densidad de ganado baja no se encuentra diferencia entre los cuadrantes con y sin renoval.

Tabla 1. Análisis estadísticos de las variables diferencia. MLGM = Modelo Lineal General Mixto; MLG = Modelo Lineal General.

| Variable diferencia | Modelo | Transformación de la variable original | Factor de efecto aleatorio | Factor heterocedástico |
|-----------------------------|----------------|----------------------------------------|----------------------------|------------------------|
| Cobertura de vegetación | MLGM | - | Parche de bosque | Distancia al borde |
| Altura de vegetación | MLGM | Ln(x+1) | Parche de bosque | Densidad de ganado |
| Porcentaje de suelo desnudo | MLGM | Ln(x+1) | Parche de bosque | Densidad de ganado |
| Compactación del suelo | MLG | \sqrt{x} | - | Densidad de ganado |
| Pendiente | MLGM | - | Parche de bosque | - |
| Luminosidad | Kruskal-Wallis | - | - | - |
| Porcentaje de roca | ANOVA | Ln(x+1) | - | - |

Resultados

Nicho de regeneración

Sin distinguir entre cuadrantes con y sin renoval, la cobertura y altura de vegetación fueron mayores fuera del bosque (a 1 m y 3 m del borde) que dentro (a -2 m del borde), sin variar según la densidad de ganado (Apéndices 1 y 2). En todos los niveles de densidad de ganado y distancia al borde del bosque, los cuadrantes con renoval presentaron una cobertura de vegetación 18,6 % mayor y una altura de vegetación 68,1 % mayor que los cuadrantes sin renoval (cobertura: Wilcoxon, $Z = 3,24$; $p < 0,01$; altura: $Z = 4,40$; $p < 0,01$; Fig. 3A, Tabla 2). La cobertura de vegetación fue dominada por gramíneas y dicotiledóneas herbáceas. Las otras clases de vegetación (árboles y arbustos, helechos, musgos y vegetación muerta en pie) mostraron coberturas bajas.

El porcentaje de suelo desnudo fue mayor ante densidad de ganado alta, sin variar según la distancia al borde del bosque (Apéndices 1 y 2). Ante densidad de ganado alta los cuadrantes con renoval presentaron un 5,5 % de suelo desnudo y los cuadrantes sin renoval un 11,4 %, mientras que ante densidad de ganado baja los cuadrantes con y sin renoval no difirieron significativamente, presentando un porcentaje bajo (media = 4,1 %; Fig. 3B). La diferencia en porcentaje de suelo desnudo (con – sin renoval) no presentó efectos significativos de la distancia al borde del bosque ni la interacción densidad de ganado x distancia al borde del bosque (Tabla 2).

La compactación del suelo fue mayor ante densidad de ganado alta y fuera del bosque (Apéndices 1 y 2). Dentro del bosque, independientemente de la densidad de ganado, se encontró un bajo grado de compactación, sin diferencias entre cuadrantes con y sin renoval. Sin embargo, fuera del bosque, ante un mayor grado de compactación, los cuadrantes con renoval presentaron una compactación 51,8 % menor que los cuadrantes sin renoval. A su vez, esta diferencia entre cuadrantes con y sin renoval fue más marcada ante densidad de ganado alta (Fig. 3C, Tabla 2).

La pendiente y el porcentaje de roca no variaron según la densidad de ganado ni la distancia al borde del bosque. En todos los niveles de densidad de ganado y distancia al borde del bosque la pendiente fue un 13,4 % mayor en los cuadrantes con renoval que en los cuadrantes sin renoval ($Z = 2,03$; $p = 0,04$), mientras que el porcentaje de roca no mostró diferencias entre los cuadrantes con y sin renoval ($Z = 0,66$; $p = 0,51$). La luminosidad fue menor dentro del bosque y no varió según la densidad de ganado, sin presentar diferencias entre los cuadrantes con y sin renoval en ningún nivel de densidad de ganado ni distancia al borde del bosque ($Z = -0,96$; $p = 0,34$; Fig. 3A, Tabla 2, Apéndices 1 y 2).

Tabla 2. Efectos de la densidad de ganado, la distancia al borde del bosque y la interacción densidad de ganado \times distancia al borde del bosque sobre las variables diferencia (con renoval – sin renoval). * = variables con media significativamente distinta de cero (ver Fig. 3A); F = estadístico F de Fisher; H = estadístico de la prueba de Kruskal-Wallis; p = p-valor.

| Variables diferencia | Factores analizados | | | | | |
|------------------------------|---------------------|------|--------------------|------|-------------|------|
| | Densidad de ganado | | Distancia al borde | | Interacción | |
| | F | p | F | p | F | p |
| *Cobertura de vegetación | <0,01 | 0,96 | 1,66 | 0,20 | 1,16 | 0,32 |
| *Altura de vegetación | 1,07 | 0,31 | 1,18 | 0,32 | 2,24 | 0,11 |
| *Porcentaje de suelo desnudo | 4,03 | 0,05 | 2,09 | 0,13 | 1,98 | 0,15 |
| *Compactación del suelo | 3,92 | 0,05 | 3,78 | 0,03 | 1,01 | 0,37 |
| *Pendiente | 0,08 | 0,77 | 0,24 | 0,79 | 1,95 | 0,15 |
| Porcentaje de roca | 0,13 | 0,57 | 0,19 | 0,22 | 1,32 | 0,30 |
| | H | p | H | p | H | p |
| Luminosidad | 1,13 | 0,73 | 1,53 | 0,83 | 6,05 | 0,27 |

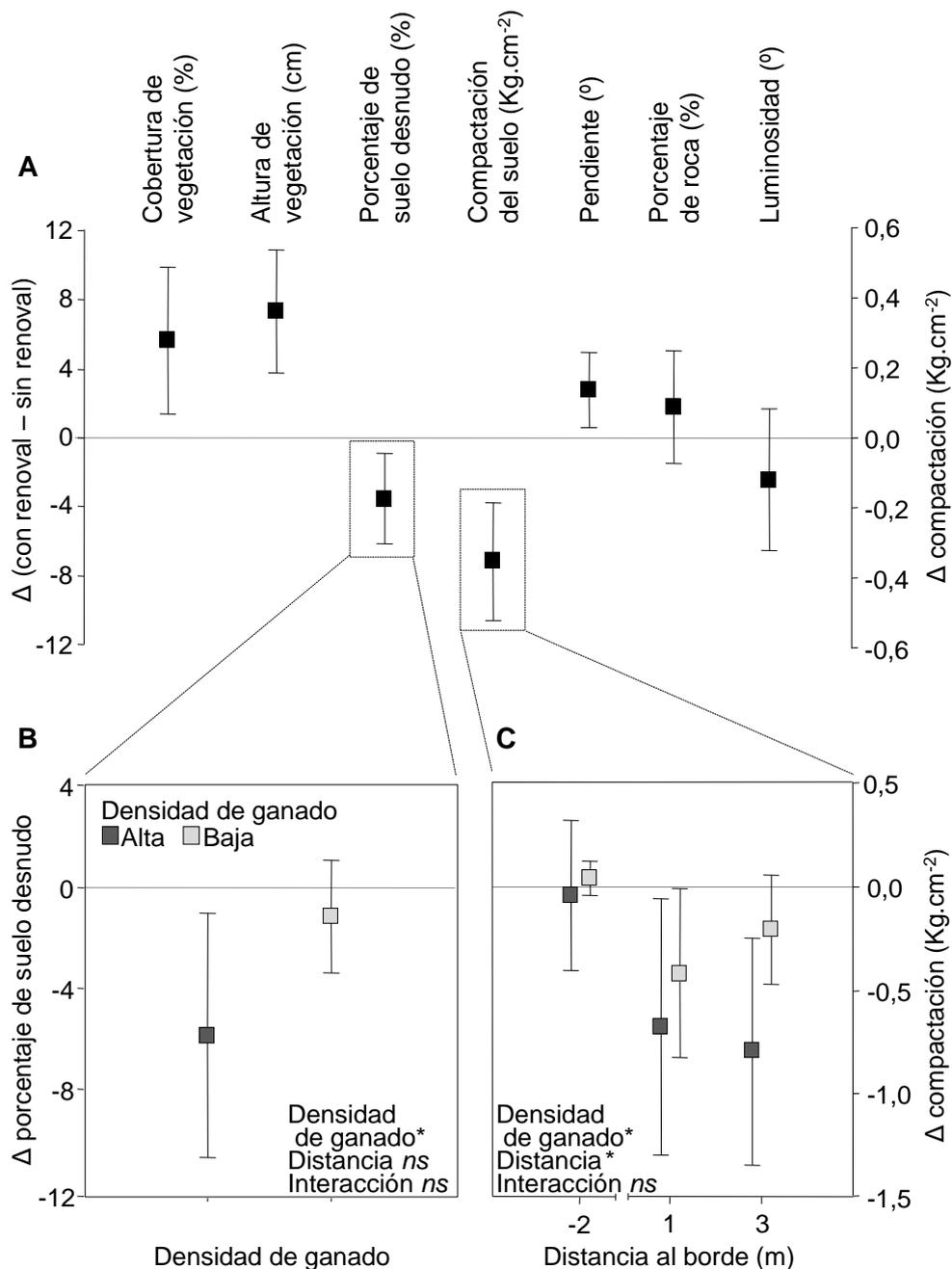


Fig. 3. A. Diferencia media (con renoval – sin renoval) e intervalo de confianza del 95 % para las variables de micrositio. Cuando el intervalo de confianza de una variable no cruza la línea de cero, los cuadrantes con renoval difieren significativamente de los cuadrantes sin renoval. **B.** Diferencia en porcentaje de suelo desnudo en función de la densidad de ganado. **C.** Diferencia en compactación del suelo en función de la distancia al borde del bosque ante densidad de ganado alta y baja. * = $p \leq 0,05$; ns = $p > 0,05$.

Densidad de renovales e intensidad de ramoneo

En el muestreo por transectas se registraron 941 renovales de *S. commersoniana* en un área de 630 m² y se estimó que el 96,9 % fue originado por semilla y el 3,1 % agámicamente por raíz. La densidad de renovales fue mayor con densidad de ganado baja (2,07 ± 0,23 renovales.m⁻²; media ± error estándar) que con densidad de ganado alta (1,86 ±

0,38 renovales.m⁻²; Fisher, F = 4,68; p = 0,03) y en ambas situaciones disminuyó al aumentar la distancia al borde del bosque (F = 25,69; p <0,01). Además, se encontró un efecto significativo de la interacción densidad de ganado x distancia al borde del bosque (F = 8,19; p <0,01): dentro del bosque la densidad de renovales no varió según la densidad de ganado, pero sí varió fuera del bosque (Fig. 4A).

La proporción de tallos ramoneados ante densidad de ganado alta fue 13 veces mayor que ante densidad de ganado baja (F = 71,60; p <0,01; Fig. 4B). Dentro del bosque los renovales se encontraron más ramoneados que fuera, mostrando mayor diferencia ante densidad de ganado alta (distancia al borde del bosque: F = 2,91; p = 0,05) y no se encontró efecto significativo de la interacción densidad de ganado x distancia al borde del bosque (F = 1,84; p = 0,16; Fig. 4B). La altura de los renovales tuvo un efecto significativo sobre la proporción de tallos ramoneados, encontrándose más ramoneados los renovales más altos (F = 66,07; p <0,01).

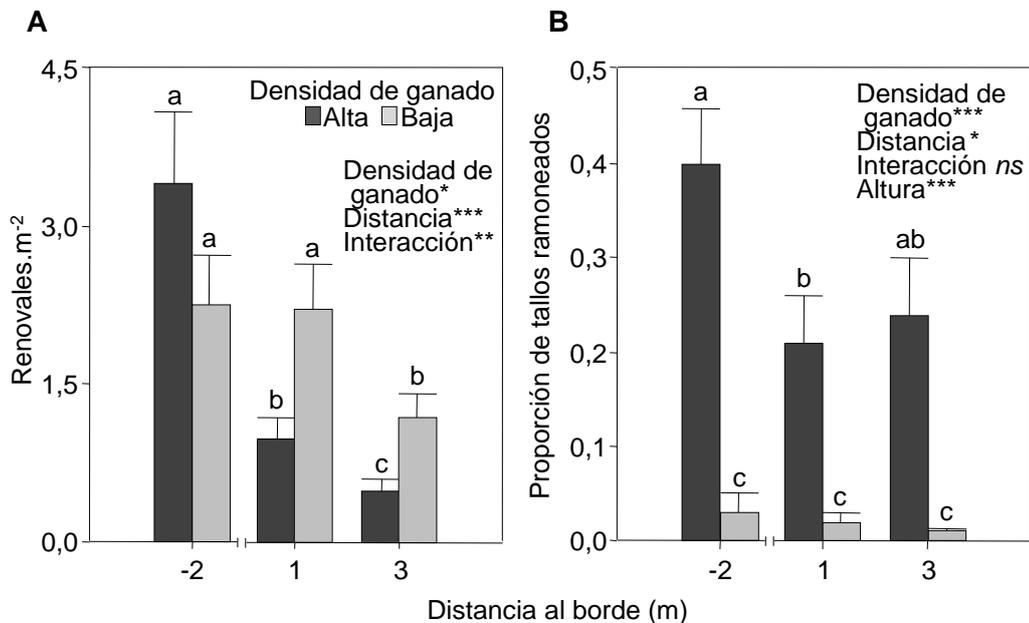


Fig. 4. A. Densidad media de renovales en función de la distancia al borde del bosque ante densidad de ganado alta y baja. **B.** Proporción de tallos ramoneados media en función de la distancia al borde del bosque ante densidad de ganado alta y baja. Se muestran barras de error estándar. Letras distintas indican medias significativamente diferentes. * = p ≤0,05; ** = p <0,001; *** = p <0,0001; ns = p >0,05.

Discusión

Mis resultados sugieren que los renovales de *S. commersoniana* se encuentran en micrositios con abundante vegetación, poco suelo desnudo, baja compactación del suelo y elevada pendiente. Este patrón no varió en función de la densidad de ganado y la distancia al borde del bosque. Sin embargo, no puedo descartar que dicha falta de variación se deba

a que los potreros comparados no hayan presentado una diferencia notoria en densidad de ganado (o a que haya transcurrido poco tiempo desde que se redujo la densidad de ganado en uno de los potreros) y a que las distancias al borde del bosque analizadas hayan sido muy cortas. La ocurrencia de renovales en micrositios con abundante vegetación independientemente de la densidad de ganado coincide con lo esperado bajo predominancia de facilitación directa. Esto concuerda en parte con estudios realizados con otras especies arbóreas del Bosque Serrano de Córdoba, donde Torres y Renison (2015, 2016) encontraron facilitación directa e indirecta (mediada por herbívoros) por parte de árboles y arbustos. No obstante, mis resultados no coinciden con lo esperado bajo facilitación directa mediada por disminución del estrés hídrico, ya que fuera del bosque no se encontró una asociación más notoria entre renovales y micrositios con abundante vegetación herbácea. Esto puede deberse a que el estrés hídrico no varíe marcadamente entre las distancias al borde del bosque evaluadas o a que, dentro del bosque, otro factor (e.g., disponibilidad de nutrientes) favorezca tanto a la vegetación herbácea como a los renovales, resultando en la asociación observada. En cuanto a las condiciones del suelo, mis resultados coinciden con los de Torres y colaboradores (2008), quienes encontraron que los renovales de una especie arbórea del Bosque Serrano de Córdoba se hallaban en micrositios poco degradados por el ganado.

La ocurrencia de renovales de *S. commersoniana* en micrositios con abundante vegetación y suelo poco degradado podría deberse a que estas condiciones favorezcan la regeneración. Tanto la tasa de germinación como la supervivencia de renovales podrían aumentar ante la disminución del estrés hídrico, atenuación de extremos de temperatura y/o facilitación de la penetración de las raíces en el suelo (Castellano & Valone, 2007; Sinnott *et al.*, 2008; Urbieto *et al.*, 2008; Venier *et al.*, 2013). Además, la vegetación podría actuar como trampa de semillas arrastradas por escorrentía. Sin embargo, la ocurrencia de renovales en micrositios con elevada pendiente se contraponen a estas interpretaciones. Esta asociación podría explicarse en parte por la menor compactación que presentan los micrositios más inclinados (por ser menos pisoteados por el ganado; $r_s = -0,25$; $p < 0,01$), pero a mayor pendiente se esperaría menor contenido de humedad del suelo (Fox *et al.*, 1997; Thierfelder & Wall, 2009) y menor permanencia de semillas debido a la mayor escorrentía. Ante este escenario, cabe mencionar que los patrones observados pueden explicarse por diversos procesos; por lo tanto, se requiere de un abordaje experimental para avanzar en el entendimiento de los efectos que tienen las condiciones de micrositio sobre la regeneración.

Con respecto a la densidad de renovales, mis resultados coinciden con numerosos estudios que sugieren efectos negativos del ganado doméstico sobre la regeneración

temprana de especies leñosas (Dufour-Dror, 2007; Torres *et al.*, 2008; Plieninger *et al.*, 2011), encontrando menor densidad de renovales ante mayor densidad de ganado. Esto podría explicarse tanto por efectos directos del ganado sobre los renovales, como ramoneo y pisoteo, como por efectos indirectos: dado que el ganado disminuye la biomasa del estrato herbáceo y degrada el suelo (Yates *et al.*, 2000; Chaichi *et al.*, 2005), el mismo podría dificultar la regeneración de esta especie (en base al análisis del nicho de regeneración). No obstante, encontré que dentro del bosque la densidad de renovales no varió según la densidad de ganado, a pesar de que la proporción de tallos ramoneados fue mayor dentro del bosque y ante densidad de ganado alta. Por un lado, es posible que dentro del bosque los efectos indirectos del ganado sean menos notorios debido a que la vegetación herbácea y el suelo están menos expuestos a factores externos como la insolación, la lluvia, el viento y las heladas (Murcia, 1995). Por otro lado, es posible que el ramoneo, que probablemente retarde el crecimiento, no afecte tanto la supervivencia de renovales por tratarse de una especie rebrotante (Drexhage & Colin, 2003). Asimismo, la disminución en densidad de renovales observada a pocos metros fuera del bosque sugiere que, a mayores distancias, el reclutamiento puede verse limitado por semillas, teniendo en cuenta la baja capacidad de dispersión que presenta la especie (Holl, 1999; Cubiña & Aide, 2001). Aun así, esto debe verificarse evaluando la importancia de la dispersión secundaria.

Concluyo que el establecimiento de renovales de *S. commersoniana* puede verse favorecido en micrositios conservados en cuanto a la vegetación y el suelo; que el reclutamiento de renovales puede encontrarse limitado a las cercanías de los parches de bosque, y que la reducción en densidad de ganado puede favorecer la regeneración de la especie. Estos resultados pueden ser de utilidad para la conservación y manejo, dado que la presencia de ganado doméstico es frecuente en las áreas donde se distribuye esta especie, por lo cual su regeneración podría encontrarse limitada. Sugiero aprovechar futuras oportunidades de comparar usos ganaderos contrastantes para avanzar en el entendimiento de los patrones aquí expuestos mediante un acercamiento experimental y una evaluación más detallada de las condiciones microambientales.

Agradecimientos

Agradezco a los Dres. Daniel Renison y Romina Cecilia Torres por guiarme en la realización de este trabajo. Al Tribunal Evaluador, integrado por los Dres. Guillermo Funes, Leonardo Galetto y Juan Manuel Rodríguez por sus valiosos aportes. A la Dra. Ana María Cingolani por su asesoramiento en el análisis de datos. A Leonardo Barberá y Federico Guevara por su colaboración en los muestreos. A las familias Renison-Cingolani y Gonzáles por los permisos para realizar los muestreos y la información brindada sobre la densidad de

ganado de los potreros. Al Centro de Ecología y Recursos Naturales Renovables Dr. Ricardo Luti por brindarme el espacio y los materiales de trabajo. El estudio se financió con fondos del programa de cooperación bilateral - Nivel II (PCB-II) MINCyT - CONICET – DFG para el proyecto “Efectos combinados de la altitud, el fuego y las interacciones bióticas en la regeneración de especies arbóreas en una montaña subtropical del Centro Argentino”.

Referencias

- BAIER, R., J. MEYER & A. GÖTTLEIN. 2007. Regeneration niches of Norway spruce (*Picea abies* [L.] Karst.) saplings in small canopy gaps in mixed mountain forests of the Bavarian Limestone Alps. *Eur. J. For. Res.* 126(1): 11-22.
- BARTUSZEVICE, A. M. & B. A. ENDRESS. 2008. Do ungulates facilitate native and exotic plant spread? Seed dispersal by cattle, elk and deer in Northeastern Oregon. *J. Arid Environ.* 72(6): 904–913.
- BOLKER, B. M., M. E. BROOKS, C. J. CLARK, S. W. GEANGE, J. R. POULSEN, M. H. H. STEVENS & J. S. S. WHITE. 2009. Generalized linear mixed models: a practical guide for ecology and evolution. *Trends Ecol. Evol.* 24(3): 127-135.
- CABRERA, A. L. 1971. Fitogeografía de la república Argentina. *Bol. Soc. Arg. Bot.* 14: 1–42.
- CASTELLANO, M. J. & T. J. VALONE. 2007. Livestock, soil compaction and water infiltration rate: Evaluating a potential desertification recovery mechanism. *J. Arid Environ.* 71(1): 97–108.
- CAYLOR, K. K., H. H. SHUGART & I. RODRIGUEZ-ITURBE. 2005. Tree canopy effects on simulated water stress in southern African savannas. *Ecosystems.* 8(1): 17-32.
- CHAICHI, M. R., M. M. SARAVI & A. MALEKIAN. 2005. Effects of livestock trampling on soil physical properties and vegetation cover (case study: Lar Rangeland, Iran). *Int. J. Agric. Biol.* 7: 904-908.
- CHRISTIE, D. A. & J. J. ARMESTO. 2003. Regeneration microsites and tree species coexistence in temperate rain forests of Chiloé Island, Chile. *J. Ecol.* 91(5): 776-784.
- CINGOLANI, A. M., M. V. VAIERETTI, M. A. GIORGIS, M. POCA, P. A. TECOO, D. E. GURVICH. 2014. Can livestock grazing maintain landscape diversity and stability in an ecosystem that evolved with wild herbivores? *Perspect. Plant. Ecol.* 16(4): 143-153.
- COLLADON, L. & I. PAZOS. 2014. *Anuario pluviométrico 1992/93-2011/12. Cuenca del Río San Antonio. Sistema del Río Suquía-Provincia de Córdoba.* Instituto Nacional del Agua y del Ambiente (INA) y Centro de Investigaciones de la Región Semiárida (CIRSA), Córdoba.
- COLLIN, A., C. MESSIER, S. W. KEMBEL & N. BÉLANGER. 2017. Low light availability associated with American beech is the main factor for reduced sugar maple seedling survival and growth rates in a hardwood forest of Southern Quebec. *Forests.* 8(11): 1–13.
- CUBIÑA, A. & M. T. AIDE. 2001. The effect of distance from forest edge on seed rain and soil seed bank in a tropical pasture. *Biotropica.* 33(2): 260-267.
- DAVIES-COLLEY, R. J., G. W. PAYNE & M. VAN ELSWIJK. 2000. Microclimate gradients across a forest edge. *New Zeal. J. Ecol.* 24(2): 111-121.
- DEMAIO, P., U. KARLIN & M. MEDINA. 2002. *Árboles nativos del centro de Argentina.* LOLA, Buenos Aires.
- DE SOUZA, I. F., A. F. SOUZA, M. A. PIZO & G. GANADE. 2010. Using tree population size

- structures to assess the impacts of cattle grazing and eucalypts plantations in subtropical South America. *Biodivers. Conserv.* 19(6): 1683–1698.
- DI RIENZO, J. A., F. CASANOVES, M. G. BALZARINI, L. GONZALEZ, M. TABLADA & C. W. ROBLEDO. 2017a. InfoStat. Córdoba, Argentina. Grupo InfoStat. Disponible en: <http://www.infostat.com.ar>
- DI RIENZO, J. A., E. MACCHIAVELLI & F. CASANOVES. 2017b. *Modelos lineales generalizados mixtos: aplicaciones en InfoStat*. Grupo InfoStat, Córdoba.
- DI RIENZO, J. A., E. MACCHIAVELLI & F. CASANOVES. 2017c. *Modelos lineales mixtos: aplicaciones en InfoStat*. Grupo InfoStat, Córdoba.
- DREXHAGE, M. & F. COLIN. 2003. Effects of browsing on shoots and roots of naturally regenerated sessile oak seedlings. *Ann. For. Sci.* 60(2): 173–178.
- DUFOUR-DROR, J. M. 2007. Influence of cattle grazing on the density of oak seedlings and saplings in a Tabor oak forest in Israel. *Acta Oecol.* 31(2): 223–228.
- DUNCAN, R. S. & V. E. DUNCAN. 2000. Forest succession and distance from forest edge in an Afro-tropical grassland. *Biotropica*. 32(1): 33–41.
- FENNER, M. & K. THOMPSON. 2005. *The ecology of seeds*. 2nd Ed. Cambridge University Press, Cambridge.
- FILAZZOLA, A. & C. J. LORTIE. 2014. A systematic review and conceptual framework for the mechanistic pathways of nurse plants. *Global Ecol. Biogeogr.* 23(12): 1335–1345.
- FLORES, J. & E. JURADO. 2003. Are nurse-protégé interactions more common among plants from arid environments? *J. Veg. Sci.* 14(6): 911–916.
- FOX, D. M., R. B. BRYAN & A. G. PRICE. 1997. The influence of slope angle on final infiltration rate for interrill conditions. *Geoderma*. 80(1–2): 181–194.
- GIORGIS, M. A., A. M. CINGOLANI, F. CHIARINI, J. CHIAPELLA, G. BARBOZA, L. ARIZA ESPINAR, R. MORERO, D. E. GURVICH, P. A. TECCO, R. SUBILS & M. CABIDO. 2011. Composición florística del Bosque Chaqueño Serrano de la provincia de Córdoba, Argentina. *Kurtziana*. 36(1): 9–43.
- GÓMEZ-APARICIO, L. 2009. The role of plant interactions in the restoration of degraded ecosystems: A meta-analysis across life-forms and ecosystems. *J. Ecol.* 97(6): 1202–1214.
- GOSWAMI, D. Y., F. KREITH & J. F. KREIDER. 2000. *Principles of solar engineering*. 2nd Ed. Taylor & Francis, Philadelphia.
- GRISCOM, H. P., B. W. GRISCOM & M. S. ASHTON. 2009. Forest regeneration from pasture in the dry tropics of Panama: Effects of cattle, exotic grass, and forested riparia. *Restor. Ecol.* 17(1): 117–126.
- HANSEN, M. C., P. V. POTAPOV, R. MOORE, M. HANCHER, S. A. TURUBANOVA, A. TYUKAVINA, D. THAU, S. V. STEHMAN, S. J. GOETZ, T. R. LOVELAND, A. KOMMAREDDY, A. EGOROV, L. CHINI, C. O. JUSTICE, J. R. G. TOWNSHEND. 2013. High-resolution global maps of 21st-century forest cover change. *Science*. 342(6160): 850–854.
- HEINEMANN, K., T. KITZBERGER & T. T. VELEN. 2000. Influences of gap microheterogeneity on the regeneration of *Nothofagus pumilio* in a xeric old-growth forest of northwestern Patagonia, Argentina. *Can. J. Forest Res.* 30: 25–31.
- HOLL, K. D. 1999. Factors limiting tropical rain forest regeneration in abandoned pasture: seed rain, seed germination, microclimate, and soil. *Biotropica*. 31(2): 229–242.

- HOLMGREN, M., M. SCHEFFER & M. A. HUSTON. 1997. The interplay of facilitation and competition in plant communities. *Ecology*. 78(7): 1966-1975.
- KELLNER, K. F. & R. K. SWIHART. 2016. Timber harvest and drought interact to impact oak seedling growth and survival in the Central Hardwood Forest. *Ecosphere*. 7(10): 1–15.
- KHISHIGJARGAL, M., C. DULAMSUREN, D. LKHAGVADORJ, C. LEUSCHNER & M. HAUCK. 2013. Contrasting responses of seedling and sapling densities to livestock density in the Mongolian forest-steppe. *Plant Ecol*. 214(11): 1391–1403.
- MEDEIROS, A. D. S. & A. ZANON. 1998. Conservação de sementes de branquilha (*Sebastiania commersoniana* (Baillon) LB Smith & RJ Down) e de pinheiro-bravo (*Podocarpus lambertii* Klotzch ex e NDL.) armazenadas em diferentes ambientes. *Boletim de Pesquisa Florestal*. 36: 57-69.
- MEINERS, S. J. & M. J. MARTINKOVIC. 2002. Survival of and herbivore damage to a cohort of *Quercus rubra* planted across a forest-old-field edge. *Am. Midl. Nat.* 147(2): 247-255.
- MUNIER, A., L. HERMANUTZ, J. D. JACOBS & K. LEWIS. 2010. The interacting effects of temperature, ground disturbance and herbivory on seedling establishment: implications for treeline advance with climate warming. *Plant Ecol*. 210(1): 19-30.
- MURCIA, C. 1995. Edge effects in fragmented forests: implications for conservation. *Trends Ecol. Evol.* 10(2): 58-62.
- O'HARA, R. B. & D. J. KOTZE. 2010. Do not log-transform count data. *Methods Ecol. Evol.* 1(2): 118-122.
- PIAGGIO, M. & L. DELFINO. 2009. Florística y fitosociología de un bosque fluvial en Minas de Corrales, Rivera, Uruguay. *Iheringia*. 64(1): 45–51.
- PLIENINGER, T., H. SCHAICH & T. KIZOS. 2011. Land-use legacies in the forest structure of silvopastoral oak woodlands in Eastern Mediterranean. *Reg. Environ. Change*. 11: 603–615.
- POORTER, L. 2007. Are species adapted to their regeneration niche, adult niche, or both? *Amer. Naturalist*. 169(4): 433–442.
- RENISON, D., I. HENSEN & A. M. CINGOLANI. 2004. Anthropogenic soil degradation affects seed viability in *Polylepis australis* mountain forests of central Argentina. *Forest Ecol. Manag.* 196(2–3): 327–333.
- SINNETT, D., G. MORGAN, M. WILLIAMS & T. R. HUTCHINGS. 2008. Soil penetration resistance and tree root development. *Soil Use Manage.* 24(3): 273–280.
- THIERFELDER, C. & P. C. WALL. 2009. Effects of conservation agriculture techniques on infiltration and soil water content in Zambia and Zimbabwe. *Soil Till. Res.* 105(2): 217-227.
- TORRES, R. C. & D. RENISON. 2015. Effects of vegetation and herbivores on regeneration of two tree species in a seasonally dry forest. *J. Arid Environ.* 121: 59–66.
- TORRES, R. C. & D. RENISON. 2016. Indirect facilitation becomes stronger with seedling age in a degraded seasonally dry forest. *Acta Oecol.* 70: 138–143.
- TORRES, R. C., D. RENISON, I. HENSEN, R. SUAREZ & L. ENRICO. 2008. *Polylepis australis*' regeneration niche in relation to seed dispersal, site characteristics and livestock density. *Forest Ecol. Manag.* 254(2): 255–260.
- URBIETA, I. R., I. M. PÉREZ-RAMOS, M. A. ZAVALA, T. MARAÑÓN & R. K. KOBE. 2008. Soil water content and emergence time control seedling establishment in three co-occurring Mediterranean oak species. *Can. J. Forest Res.* 38(9): 2382–2393.
- VALFRÉ-GIORELLO, T. A., L. ASHWORTH & D. RENISON. 2012. Patrones de germinación de semillas de *Sebastiania commersoniana* (Baillon) Smith & Downs (Euphorbiaceae),

- árbol nativo del Chaco Serrano de interés en restauración. *Ecol. Austral.* 22(2): 92–100.
- VENIER, P., M. CABIDO, A. MANGEAUD & G. FUNES. 2013. Crecimiento y supervivencia de renovales de cinco especies de *Acacia* (Fabaceae), que coexisten en bosques secos neotropicales de Argentina, en distintas condiciones de disponibilidad de luz y agua. *Rev. Biol. Trop.* 61(2): 501–514.
- VINCENT, A. & S. J. DAVIES. 2003. Effects of nutrient addition, mulching and planting-hole size on early performance of *Dryobalanops aromatica* and *Shorea parvifolia* planted in secondary forest in Sarawak, Malaysia. *Forest Ecol. Manag.* 180: 261-271.
- VON MÜLLER, A. R., A. M. CINGOLANI, M. V. VAIERETTI & D. RENISON. 2012. Estimación de carga bovina localizada a partir de frecuencia de deposiciones en un pastizal de montaña. *Ecol. Austral.* 22(3): 178–187.
- YATES, C. J., D. A. NORTON & R. J. HOBBS. 2000. Grazing effects on plant cover, soil and microclimate in fragmented woodlands in south-western Australia: implications for restoration. *Austral Ecol.* 25(1): 36-47.
- ZAK, M. R., M. CABIDO & J. G. HODGSON. 2004. Do subtropical seasonal forests in the Gran Chaco, Argentina, have a future? *Biol. Conserv.* 120(4): 589–598.

Apéndice 1. Media y error estándar de las variables de micrositio ante densidad de ganado alta y baja y en las tres distancias al borde del bosque, sin diferenciar entre cuadrantes con y sin renoval (n = 36). * = variables con diferencia media (con renoval – sin renoval, sin diferenciar tratamientos) significativamente distinta de cero (ver Fig. 3A). Letras distintas indican diferencias significativas.

| Variable respuesta | Densidad de ganado | Distancia al borde (m) | | |
|------------------------------------------------|--------------------|--------------------------|--------------------------|--------------------------|
| | | -2 | 1 | 3 |
| *Cobertura de vegetación (%) | Alta | 10,5 ± 2,1 ^a | 37,5 ± 3,7 ^b | 37,5 ± 3,6 ^b |
| | Baja | 12,8 ± 2,1 ^a | 46 ± 4,0 ^b | 52,7 ± 4,7 ^b |
| *Altura de vegetación (cm) | Alta | 4,5 ± 1,1 ^a | 14,9 ± 2,3 ^b | 21,2 ± 3,8 ^b |
| | Baja | 6,9 ± 1,4 ^a | 18,1 ± 1,7 ^b | 20,7 ± 2,0 ^b |
| *Porcentaje de suelo desnudo (%) | Alta | 8,0 ± 2,3 ^{bc} | 6,7 ± 1,4 ^{bc} | 10,6 ± 2,4 ^c |
| | Baja | 5,5 ± 1,5 ^{ab} | 3,4 ± 0,8 ^a | 3,2 ± 0,8 ^a |
| *Compactación del suelo (Kg.cm ⁻²) | Alta | 0,54 ± 0,10 ^b | 0,99 ± 0,16 ^c | 0,92 ± 0,16 ^c |
| | Baja | 0,21 ± 0,03 ^a | 0,51 ± 0,11 ^b | 0,44 ± 0,09 ^b |
| *Pendiente (°) | Alta | 21,3 ± 1,7 ^a | 20,6 ± 1,6 ^a | 20,8 ± 1,7 ^a |
| | Baja | 22,3 ± 2,2 ^a | 24,1 ± 2,2 ^a | 23,2 ± 1,8 ^a |
| Porcentaje de roca (%) | Alta | 9,7 ± 2,6 ^a | 10,1 ± 1,9 ^a | 9,7 ± 2,4 ^a |
| | Baja | 11,5 ± 2,0 ^a | 10,2 ± 2,3 ^a | 7,1 ± 1,8 ^a |
| Luminosidad (°) | Alta | 35,3 ± 3,5 ^a | 118,4 ± 4,6 ^b | 120,5 ± 5,2 ^b |
| | Baja | 28,6 ± 3,5 ^a | 105,1 ± 5,7 ^b | 118,1 ± 5,0 ^b |

Apéndice 2. Efectos de la densidad de ganado, la distancia al borde del bosque y la interacción densidad de ganado x distancia al borde del bosque sobre las variables de micrositio (sin diferenciar cuadrantes con y sin renoval). * = variables con diferencia media (con renoval – sin renoval, sin diferenciar tratamientos) significativamente distinta de cero (ver Fig. 3A).

| Variable respuesta | Factores analizados | | | | | |
|------------------------------|---------------------|-------|--------------------|-------|-------------|------|
| | Densidad de ganado | | Distancia al borde | | Interacción | |
| | F | p | F | p | F | p |
| *Cobertura de vegetación | 2,97 | 0,12 | 102,59 | <0,01 | 0,08 | 0,93 |
| *Altura de vegetación | 1,57 | 0,21 | 36,91 | <0,01 | 0,91 | 0,40 |
| *Porcentaje de suelo desnudo | 10,87 | <0,01 | 1,09 | 0,34 | 2,09 | 0,13 |
| *Compactación del suelo | 10,81 | <0,01 | 14,4 | <0,01 | 0,13 | 0,88 |
| *Pendiente | 0,85 | 0,36 | 0,06 | 0,94 | 0,31 | 0,73 |
| Porcentaje de roca | 0,04 | 0,84 | 0,40 | 0,67 | 0,38 | 0,68 |
| Luminosidad | 0,98 | 0,32 | 311,17 | <0,01 | 1,51 | 0,22 |