



UNIVERSIDAD NACIONAL DEL COMAHUE

Centro Regional Universitario Bariloche

**Efectos de la herbivoría por grandes mamíferos en la invasión de especies de
coníferas exóticas en Patagonia**

Trabajo de Tesis para optar al Título de Doctora en Biología

Lic. Lucía B. Zamora Nasca

Directora: Dra. M. Andrea Relva

Co-Director: Dr. Martin A. Núñez

Marzo 2019



Resumen general

Las poblaciones de especies exóticas invasoras pueden alterar los ambientes donde son introducidas provocando cambios genéticos, morfológicos, demográficos, en el flujo de recursos, el ciclo de nutrientes, el régimen de disturbios. Particularmente, las especies de pináceas con comportamiento invasor son reconocidas como un serio problema en numerosos lugares del mundo, donde tienen un alto impacto tanto ecológico como económico. Comprender los factores que frenan o disparan la invasión de pinos es clave para un control y manejo exitoso de la misma. Uno de los mecanismos sugeridos para frenar la invasión de pináceas es el ramoneo por grandes herbívoros. Sin embargo, en la bibliografía se reportan resultados opuestos, observándose efectos positivos, negativos y neutros. Estos resultados opuestos pueden deberse, probablemente, a la falta de planificación y diseño de experimentos replicados, ya que la evidencia actual es mayormente obtenida a partir de trabajos observacionales. Entre los factores que pueden generar resultados contradictorios se pueden mencionar: la especie y densidad de ungulados, la preferencia entre especies de pinos y su palatabilidad diferencial, el mecanismo de respuesta al daño por herbivoría de diferentes especies, el contexto biótico, la disponibilidad de forraje y la vulnerabilidad diferente entre tipos de comunidades.

A lo largo de esta tesis se buscó controlar de manera experimental estos factores mencionados anteriormente, con el objetivo general de evaluar el efecto de la herbivoría por ovejas como factor determinante de la invasión de coníferas exóticas. El objetivo específico del primer capítulo fue evaluar el efecto de la intensidad de herbivoría por ovinos como determinante de la invasión de *Pinus contorta*. Para esto se trabajó con cuatro cargas ganaderas instantáneas correspondientes a 1, 2, 4 y 8 veces la carga ovina recomendada para el área y se registró el daño por herbivoría sobre plántulas de esta especie. Otro de los factores que determinan el daño por herbivoría es la palatabilidad de la planta y esta puede reducirse por compuestos químicos y físicos que dificultan su digestibilidad, disminuyendo la preferencia del herbívoro. Este aspecto se abordó en el segundo capítulo con el objetivo específico de evaluar el rol de la identidad de la especie de conífera exótica en la modulación de la invasión por la herbivoría ovina. Para esto, se registró la preferencia de consumo de las ovejas entre especies con diferente capacidad invasora: *Pinus contorta* (invasividad alta), *P. ponderosa* (invasividad media), *P. radiata* (invasividad media) y *P. jeffreyi* (invasividad baja). Por otro lado, en la bibliografía se reporta que el grado de invasión de pináceas en diferentes comunidades es variable, siendo los sitios con dunas y suelo desnudo los más invadidos, luego los pastizales y por último los matorrales y bosques. A partir de esto, el objetivo específico del tercer capítulo fue evaluar la preferencia de la oveja por *Pinus contorta* en dos comunidades (matorral y pastizal). Por último, la respuesta al daño puede variar en función de su intensidad y del agente que lo produzca. En el capítulo cuatro se abordaron estos aspectos con los siguientes objetivos específicos: evaluar la respuesta en crecimiento y supervivencia de plántulas de pino con comportamiento invasor sometidas a diferentes intensidades de daño por ovinos y evaluar la respuesta en crecimiento y supervivencia de plántulas de pino con comportamiento invasor bajo herbivoría simulada.

En términos generales, se observó que la respuesta al incremento de la intensidad de herbivoría no fue lineal sino que presentó un umbral, con daños mayores al 80% a partir de cargas instantáneas medias a altas. Se observó un número relativamente alto de plántulas consumidas de las cuatro especies estudiadas, pero grados de daño diferentes

entre ellas, siendo *P. contorta* y *P. Jeffreyi* las especies más consumidas. En cuanto a la influencia del ambiente, el número de plántulas ramoneadas fue mayor en pastizal que en matorral. Sin embargo, la intensidad del daño por plántula fue mayor en matorral que en pastizal. Por último, la respuesta de las plántulas fue variable en función del grado de daño, de la especie de pino y del agente que lo produce, observándose que a mayores niveles de daño, 80 a 100% de los individuos no crecieron durante una temporada de crecimiento. De los individuos que crecieron, plántulas de *P. contorta* con daños bajos y altos crecieron de manera similar al control y plántulas con daño medio crecieron menos que el control. Plántulas de *P. ponderosa* y *P. radiata* con daños bajos y medios crecieron de manera similar al control y plántulas con daño alto presentaron crecimiento en altura casi nulo. Por otro lado, se observó en las tres especies compensación o sobrecompensación en el desarrollo de ramas laterales, variando el grado de desarrollo en función de la intensidad de daño. En cuanto a la respuesta al daño por oveja y al daño por herbivoría simulada, se observó que las plántulas con niveles de daño bajo por oveja presentaron mayor crecimiento en altura y mayor desarrollo de ramas que plántulas con misma intensidad de daño por herbivoría simulada.

Se puede concluir que la oveja podría estar jugando un rol clave en el proceso de invasión de pináceas. Este herbívoro podría estar afectando el proceso de invasión de *Pinus contorta* por medio del ramoneo de plántulas tanto en matorral como pastizal. A su vez, se debe considerar que la aplicación de regímenes de pastoreo adecuados y controlados para el sitio puede ser una valiosa herramienta para limitar la expansión de pináceas.

Summary

Populations of invasive alien species can alter the environments where they are introduced causing genetic, morphological or demographic changes, affecting nutrient cycle or disturbance regime. Particularly, species of Pinaceae family with invasive behavior are recognized as a serious problem in many places of the world, where they have a high ecological and economic impact. Understanding the factors that slow down or trigger pine invasion is key for a successful control and management. One mechanism suggested to control the invasion of Pinaceae is grazing and browsing by large herbivores, however, in the bibliography there are opposite results, existing cases with positive, negative and neutral effects. These opposite results may be due, probably, to the lack of planning and design of replicated experiments, since the current evidence is mostly observational. Among the factors that may be generating these contradictory results can be mentioned: the ungulate species and density, the ungulate preference between species of pines and their differential palatability, the variable mechanism of response to damage by herbivory between different species, the biotic context, the forage availability and differential vulnerability among communities.

Throughout this study I tried to control experimentally the factors mentioned above, with the general aim of assess the effect of sheep herbivory as a determinant factor of the invasion of exotic Pinaceae. The specific aim of the first chapter was to evaluate the effect of sheep herbivory intensity on the *Pinus contorta* invasion. For this, I worked with four stocking rates corresponding to 1, 2, 4 and 8 times the recommended stocking rate for the area and the herbivory damage on seedlings of *P. contorta* under the different stocking rates was recorded. Another factor that determines the damage by herbivory is plant palatability. It can be reduced by chemical and physical compounds that hinder the digestibility of the plant, decreasing the preference of the herbivore. This aspect was addressed in the second chapter with the specific aim of assess the role of the Pinaceae species identity in the modulation of the invasion by sheep herbivory. For this, sheep preference among species with different invasive capacity was registered. I worked with: *Pinus contorta* (high invasiveness), *P. ponderosa* (medium invasiveness), *P. radiata* (medium invasiveness) and *P. jeffreyi* (low invasiveness). On the other hand, in several studies it was reported that the degree of invasion of Pinaceae in different communities is variable, being sites with dunes and bare soil the most invaded, then grasslands and finally the shrublands and forests. From this, the specific aim of the third chapter was to experimentally evaluate the sheep preference for *Pinus contorta* in two communities (shrubland and grassland). Finally, the response to damage may vary depending on the intensity and the agent that produces it. These aspects were addressed in chapter four with the following specific aims: to evaluate the growth and survival response of pine seedlings with invasive behavior subjected to different intensities of damage by sheep and to evaluate the growth and survival response of pine seedlings with invasive behavior subjected to different intensities of damage by simulated herbivory.

In general terms, it was observed that the response to increase herbivory intensity was not linear but presented a threshold, with damage greater than 80% from medium to high stocking rates. A relatively high number of browsed seedlings of the four species studied was observed, but different degrees of damage were observed among species, being *P. contorta* and *P. Jeffreyi* the most preferred. Regarding the environment influence, the number of browsed seedlings was greater in grassland than shrubland. However, the intensity of the seedling damage (number of damaged branches per

seedling) was higher in shrubland than grassland. Regarding the last chapter, seedling response was variable depending on the degree of damage, the pine species and the agent that produces the damage, observing that at highest levels of damage, 80 – 100% of individual did not present any response. Among individuals who responded, it was observed that *P. contorta* seedlings with low and high damage grew similar to controls, while seedlings subjected to medium damage grew less than controls. Seedlings of *P. ponderosa* and *P. radiata* with low and medium damage grew similar to controls, while seedlings with high damage almost not showed growth in height. On the other hand, we observed in the three species a greater development of lateral branches in the seedlings under herbivory than in the controls. Regarding the seedlings response to sheep herbivory or simulated herbivory, it was observed that seedlings with low levels of sheep herbivory presented higher growth in height and greater development of lateral branches than seedlings with the same intensity of simulated herbivory.

It can be concluded sheep herbivory could be playing a key role in the process of Pinaceae invasion. It could be mitigating the invasion in grasslands and shrublands. In turn, it should be considered that livestock management with adequate stocking rates in key seasons can be a valuable tool to limit the expansion of invasive Pinaceae.

Agradecimientos

Quiero agradecer a mis directores, a Andrea Relva por darme la posibilidad de realizar un doctorado incorporándome a un proyecto que me ha servido de guía estimulante en estos primeros pasos en la carrera científica y a Martín Núñez por el apoyo, ayuda e incentivo constante a lo largo de estos cinco años.

Quiero agradecer a los tres jurados: José L. Hierro, Victoria Lantschner y Pedro Laterra, por sus valiosos comentarios y sugerencias que ayudaron a mejorar la tesis.

Agradezco a la ANPCyT y al CONICET por mi beca doctoral y por el PICT 2012-2283 que me permitieron llevar adelante íntegramente este estudio.

Agradezco a *The Nature Conservancy* y Estancia Fortín Chacabuco, por permitirme trabajar en la estancia, especialmente a Nicolás Rodríguez y Fredy Montenegro por la invaluable ayuda, la paciencia y por interceder ante cada “capricho en nombre de la ciencia” para lograr que los capones se queden donde yo necesitaba. Gracias a las chicas del Grupo Reproducción Animal INTA EEA Bariloche, especialmente a Macarena Bruno Galarraga que, sin conocerme, me prestó las ovejas para alimentarlas con pinos con la mejor voluntad y predisposición.

Agradezco inmensamente a Pablo Alvear y Ariel Mayoral sin los cuales mis muestreos hubiesen sido pesados y aburridos. Su ayuda fue excepcional siempre, tanto los días buenos como los malos, enferma o con 40 centímetros de suelo congelado, siempre con una eficiencia increíble, excelente ánimo y generando un ambiente de trabajo reconfortante.

Agradezco a mi familia que me apoya desde siempre, aun en la distancia, particularmente a mi abuelo que viene regando desde semilla y hasta el día de hoy mi amor por la biología y por la ciencia.

Y agradezco a todas esas personas que fueron sosteniéndome y acompañándome anímicamente en este proceso, sin los cuales todo hubiese sido muchísimo más difícil, y hasta creo que imposible: Fefo P., Laura S., Agus diV., Romi F., Sofi B., Carlitos N., Sole V., Yami, Tiño, Flor, Rami, Aimé, Tere, entre muchas otras. Y a mis compañeros de Ecotono, del CCT y de oficina por cada charla y discusión diaria que me ayudaron a enriquecerme como persona y como profesional.

Cada día, lentamente y al azar de las reflexiones, aprendía algo nuevo sobre el planeta, sobre la partida y sobre el viaje del principito. Fue así como, al tercer día, conocí el drama de los baobabs.

Fue también por el cordero y preocupado por una profunda duda, cuando el principito me preguntó:

— ¿Es verdad que los corderos se comen los arbustos?

—Sí, es cierto.

— ¡Ah, qué contento estoy!

No comprendí qué importancia tenía para él que los corderos se comieran los arbustos. Pero el principito añadió:

—Entonces se comen también los Baobabs.

Le hice comprender que los baobabs no son arbustos, sino árboles tan grandes como iglesias que incluso llevando todo un rebaño de elefantes, no lograría acabar con un solo baobab.

Esto del rebaño de elefantes hizo reír mucho al principito.

—Habría que ponerlos unos sobre otros...



Y luego añadió juiciosamente:

—Los baobabs comienzan por ser muy pequeñitos.

—Es cierto. Pero... ¿por qué quieres que tus corderos se coman a los baobabs?

Me contestó: "¡Vamos!" como si fuera algo evidente.

Me fue necesario un gran esfuerzo para comprender el problema:

En el planeta del principito había, como en todos los planetas, hierbas buenas y hierbas malas y, por lo tanto, semillas de unas y otras. De las buenas semillas salían buenas hierbas y de las semillas malas, malas hierbas. Las semillas duermen en el secreto de la tierra durante un tiempo, hasta que, un buen día, una de ellas despierta en una encantadora ramita que mira hacia el sol. Si se trata de una ramita de rábano o de rosal, se puede dejar que crezca como quiera; en cambio, si fuera una mala hierba, es preciso arrancarla inmediatamente. El suelo del planeta

del principito estaba infestado de semillas de baobabs que si no se arrancan acabando de surgir y en cuanto se les reconoce, pueden cubrir todo el planeta, perforarlo con sus raíces y, si el planeta es muy pequeño y los baobabs son muchos, lo hacen estallar.

"Es una cuestión de disciplina", me dijo más tarde el principito. "Después de que uno termina su baño matinal, hay también que limpiar la casa, es decir,

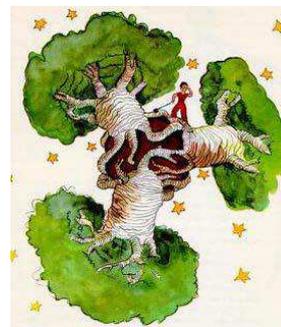
acicalar cuidadosamente al planeta. Hay que arrancar los baobabs en cuanto se les distingue de los rosales pues se parecen mucho cuando son pequeñitos. Es fácil aunque fastidioso".



El principito aconsejó que me propusiera a realizar un hermoso dibujo para que los niños de mi tierra comprendieran bien estas ideas. "Si alguna vez viajan —me decía— esto podrá servirles mucho. A veces no hay inconveniente en dejar para un poco más tarde el trabajo; pero tratándose de baobabs, el retraso es siempre fatal. Yo he conocido un planeta, habitado por un perezoso que descuidó tres arbustos..."

Siguiendo las indicaciones del principito, realicé el dibujo. No me gusta adoptar el papel de moralista pero como el peligro de los baobabs es tan desconocido y el riesgo que puede correr quien llegue a perderse en un asteroide es tan grande, no dudo en hacer una excepción y exclamar: "¡Niños, atención a los baobabs!" Y, sólo con el fin de advertir a mis amigos de los peligros a los que se exponen desde hace tiempo sin saberlo, es por lo que trabajé con ahínco en este dibujo. La lección que con él se puede dar, vale la pena.

Es muy posible que alguien se pregunte por qué no realicé otros dibujos tan admirables como el de los baobabs. La respuesta es muy sencilla: cuando dibujé los baobabs estaba animado por un sentimiento de urgencia.



Antoine de Saint-Exupéry 1943. Capítulo V: *Le Petit Prince*. Reynal & Hitchcock. Francia.

Índice

Generalidades	1
Introducción general.....	2
Objetivos de la tesis	9
Métodos generales.....	11
Área de estudio	11
Diseño experimental	13
Capítulo 1 - Herbivoría sobre <i>Pinus contorta</i> bajo diferentes intensidades de cargas ganaderas	18
Introducción.....	19
Métodos.....	21
Diseño experimental	21
Análisis de datos	23
Resultados.....	24
Discusión	27
Apéndice Capítulo 1.....	32
<i>Detalles del análisis de datos</i>	32
<i>Detalles de los resultados de los modelos Bayesianos jerárquicos.</i>	33
Capítulo 2 - Preferencia de ungulados domésticos entre Pináceas con diferente invasividad	35
Introducción.....	36
Métodos.....	38
Diseño experimental	38
Análisis de datos	40
Resultados.....	40
Discusión	44
Apéndice Capítulo 2.....	48
Capítulo 3 - Ramoneo diferencial sobre <i>Pinus contorta</i> en función de la comunidad de plantas: implicancias para el proceso de invasión y el manejo	51
Introducción.....	52
Métodos.....	55
Diseño experimental	55

Análisis de datos	56
Resultados.....	57
Discusión	59
Apéndice Capítulo 3.....	63
<i>Lista de especies registradas en cada comunidad.</i>	63
Capítulo 4 - Respuesta diferencial de Pináceas, en función del grado de daño, a la herbivoría por ungulados domésticos y simulada	66
Introducción	67
Métodos	70
Diseño experimental	70
Análisis de datos	73
Resultados.....	74
<i>Experimento 1: Respuesta de plántulas de diferentes especies a distintos niveles de daño por herbivoría de oveja.</i>	74
<i>Experimento 2: Respuestas de plántulas de P. ponderosa a distintos niveles de daño por herbivoría simulada y comparación con herbivoría por oveja.</i>	82
Discusión	88
Apéndice Capítulo 4.....	93
Discusión general	96
Resultados generales	97
Rol ecológico de los herbívoros en el control de la invasión de pináceas	100
Consideraciones acerca de los ungulados como controladores o dispersores de especies de plantas exóticas	104
Aspectos del diseño de muestreo llevado a cabo en este estudio	105
Consideraciones acerca del manejo del ganado y de la invasión de pinos.....	107
Conclusiones generales	109
Bibliografía	111

- Generalidades
- Capítulo 1
- Capítulo 2
- Capítulo 3
- Capítulo 4
- Discusión General



Generalidades

Introducción general

Las invasiones biológicas son una preocupación global debido a sus impactos en la biodiversidad y los servicios ecosistémicos (Mack *et al.* 2000; Simberloff 2011; Lockwood *et al.* 2013a). En particular, la invasión de ecosistemas naturales por especies de plantas leñosas fue reconocida hace pocas décadas. Richardson y Rejmánek (2011), a partir de una exhaustiva revisión, reportan un total de 622 especies de plantas leñosas invasoras (357 árboles, 265 arbustos) con una sobre-representación de especies usadas para horticultura y forestaciones. Dentro del orden Pinales, los autores reportan 4 familias, 13 géneros y 38 especies con comportamiento invasor. Particularmente la familia Pinaceae, nativa casi exclusivamente del Hemisferio Norte, ha sido introducida y plantada en el Hemisferio Sur, principalmente con fines forestales y para el control de la erosión del suelo. Numerosas especies de pináceas de crecimiento rápido han sido plantadas desde 1800 en Australia, Nueva Zelanda y Sudáfrica, y luego, desde 1950, en Sudamérica (*e. g.* Argentina, Brasil, Chile y Uruguay) (Simberloff *et al.* 2010). Muchas de estas especies presentan un comportamiento invasor en estos sitios, avanzando por fuera de las áreas de plantación. Los impactos de la invasión de pinos sobre los ecosistemas nativos son numerosos. Se observaron cambios en la estructura de la vegetación por medio del avance de individuos sobre zonas de vegetación nativa sin especies leñosas (Rundel *et al.* 2014), un fuerte impacto negativo en la riqueza y cobertura de especies (Franzese *et al.* 2016) y cambios en la composición de nutrientes del suelo (Simberloff *et al.* 2010). Se observaron cambios en el régimen de lluvias de la región (Simberloff *et al.* 2010) y en los ciclos hidrológicos. Por ejemplo, invasiones de *Pinus pinaster* y *Pinus halepensis* en zonas riparias de Sudáfrica consumen un 36% más de agua que pinos establecidos en zonas no riparias (Dzikiti *et al.* 2013). A su vez, debido a la conversión de grandes áreas de estepa, matorral y bosque en plantaciones con especies forestales adaptadas al fuego, se observó un aumento en la intensidad y frecuencia de fuegos (Raffaele *et al.* 2015). En áreas con plantaciones se observó un cambio en la riqueza y abundancia de insectos (Corley *et al.* 2018), de aves (Lantschner *et al.* 2008), de pequeños mamíferos y un mayor uso por mamíferos exóticos de estos ambientes (Lantschner *et al.* 2011, 2013), sugiriendo que estas consecuencias negativas en la biodiversidad pueden darse también en futuras áreas invadidas.

La explicación del éxito de las especies no nativas como invasoras es un tema ampliamente debatido en numerosos estudios y se han propuesto diversas hipótesis que han llevado a avances en el conocimiento de los mecanismos del proceso de invasión (Daehler 2003; Hierro *et al.* 2005; Richardson y Pyšek 2006; Lamarque *et al.* 2011; Pearson *et al.* 2018). Estos estudios tienen en cuenta tanto propiedades intrínsecas de la especie (invasividad) como propiedades emergentes del ecosistema (invasibilidad). Particularmente, la familia Pinaceae es uno de los taxa con comportamiento invasor mejor estudiados. La familia puede ser considerada un grupo modelo de estudio que permitió la identificación de algunos de los mecanismos que operan en la invasión de plantas (Richardson 2006; Gundale *et al.* 2014). El éxito de las pináceas como invasoras (*i.e.* invasividad) ha sido atribuido principalmente a una serie de características como ser: semillas pequeñas, intervalos cortos entre producciones numerosas de semillas y periodo juvenil corto (Rejmánek y Richardson 1996). Sin embargo, estas características intrínsecas no son siempre suficientes para predecir el éxito de la invasión de las pináceas, sino que es importante tener en cuenta múltiples factores que se encuentran interactuando de manera compleja (Simberloff *et al.* 2002; Nuñez *et al.* 2011). Así, los mecanismos externos que pueden influir en la invasión de las pináceas (*i.e.* invasibilidad) son, entre otros, cambios en el régimen de disturbios (Hobbs y Huenneke 1992, Lonsdale 1999), el uso como forestales que incrementa la presión de propágulos (McGregor *et al.* 2012), la adecuación al clima (Nuñez y Medley 2011), la cobertura del suelo, la estructura y composición de la comunidad donde invade (Richardson *et al.* 1994) y la herbivoría (Relva *et al.* 2010).

Herbivoría y pináceas

Las plantas son organismos modulares, con meristemas distribuidos de manera diferencial a lo largo de la misma dependiendo del tipo fisiológico (Haukioja y Koricheva 2000). Particularmente, las especies de plantas leñosas están compuestas por diferentes tipos de ramas; definidas y clasificadas de diversas maneras en la literatura; las cuales crecen a partir de un meristema de una rama antigua (Kozlowski 1964). Los módulos de la planta pueden actuar como parte de un todo o como unidades independientes dependiendo de la conectividad entre ellos (Hester y Skarpe 2008). La magnitud del daño por herbivoría va a variar en función de qué proporción y estructura de la planta consume el herbívoro y de la conectividad entre los módulos de la planta (Hester y Skarpe 2008). Si el daño es bajo, la respuesta puede darse a partir de los

módulos cercanos al daño (Danell *et al.* 2003). En general, las ramas largas y sus hojas son las más vulnerables al daño por herbívoros y se ha observado que su consumo retarda el crecimiento de la planta y puede afectar su arquitectura (Danell *et al.* 1994; Shipley *et al.* 1999). Cuando el daño por herbivoría es severo y remueve la rama principal, se pierde la dominancia apical y la planta puede desarrollar numerosas ramas basales, lo que reduce la altura de la planta y promueve una expansión lateral de la misma (Bond y Midgley 2001, Hester *et al.* 2004). A su vez, en el sentido opuesto de esta interacción planta-herbívoro, la eficiencia en el forrajeo y el tipo de daño por parte del herbívoro va a depender de la arquitectura de la planta. Si la distribución de las ramas es dispersa, la eficiencia será menor que si la planta posee alta densidad de ramas (Renaud *et al.* 2003). Así, la interacción planta-herbívoro se realimenta continuamente en ambos sentidos, condicionando el herbívoro la supervivencia, crecimiento, arquitectura, nutrientes, tolerancia y defensas de la planta y estos factores a su vez influyen en los futuros daños por herbivoría condicionando la disponibilidad de nutrientes para el herbívoro y el alcance a los mismos (Hester y Skarpe 2008).

Como resultado de un meta análisis se observó que la herbivoría es uno de los tres factores principales que disminuyen el éxito en el establecimiento o performance de las especies no nativas (Levine *et al.* 2004). Sin embargo, el efecto de la herbivoría sobre la invasión de plantas es un tema ampliamente discutido en numerosos estudios que llevó al planteo y debate de diferentes hipótesis. Las hipótesis del Enemigo Natural y de la Liberación de Enemigos predicen que las especies exóticas se comportan como invasoras exitosas en el rango invadido debido a la ausencia de sus enemigos naturales especialistas en el mismo, esto permitiría el crecimiento explosivo de su población (Maron y Vila 2001; Keane y Crawley 2002). Por otro lado, la hipótesis de la Resistencia Biótica se refiere a la reducción en el éxito de la invasión de una especie exótica causada por la comunidad residente (Maron y Vila 2001). En la práctica, los resultados son variables; en algunos casos los herbívoros promueven la invasión de algunas plantas al evitar su consumo y en otros casos contribuyen a la resistencia biótica al consumirlas (Parker *et al.* 2006; Oduor *et al.* 2010; Averill *et al.* 2016).

Existen numerosos estudios acerca de los efectos a corto y mediano plazo del daño por herbivoría sobre las pináceas, principalmente debido a su uso con fines comerciales. Los resultados observados fueron variables de acuerdo a la especie de pinácea y de herbívoro. Algunos de ellos se detallan a continuación.

Se observan numerosos casos de herbivoría por artrópodos con fuertes impactos en el crecimiento y reproducción. Por ejemplo, Whitham y Mopper (1985) observaron que daños crónicos por herbivoría por la polilla *Dioryctria albovitella* producen cambios en la arquitectura de *Pinus edulis* que resultan en plantas funcionalmente masculinas debido a una pérdida total de la producción de conos femeninos. Por otro lado, las hormigas cortadoras de hojas presentan alta preferencia por ciertas especies de pinos, produciendo entre un 50 a 100% de defoliación en plántulas entre las tres a cinco semanas luego de ser colocadas en el campo en zonas con presencia de nidos (Pérez *et al.* 2011). A su vez se observó en otros estudios una pérdida en crecimiento en diámetro del 24% y en altura del 25% a los 36 meses y un 15% de mortalidad luego de experimentos simulando el daño por hormigas cortadoras (Nickele *et al.* 2012)

Por otro lado, numerosos mamíferos pequeños provocan daños por herbivoría a las pináceas. Se han reportado importantes daños de *Lepus spp.*, *Tamiasciurus hudsonicus*, *Erethizon dorsatum*, *Thomomys spp.*, *Microtus spp.* sobre plántulas de *Pinus contorta* (Sjoberg y Danell 2001 y referencias). A su vez, se observó que el grado de daño por parte de los marsupiales *Thylogale billardierii*, *Macropus rufogriseus* y *Trichosurus vulpecula* sobre *Pinus radiata* fue variable en función de las características del parche y la altura de la vegetación circundante (Pietrzykowski *et al.* 2003). En un experimento controlado, Coop y Givnish (2008) observaron que los roedores *Spermophilus lateralis* y *Thomomys spp.* causaron la muerte del 30% de plántulas de *Pinus ponderosa*, mientras que el daño por ungulados fue despreciable.

En cuanto al consumo de pináceas por ungulados los resultados reportados en la literatura también son variables. Existen casos donde, por ejemplo, los ungulados *Alces alces*, *Capreolus capreolus*, *Dama dama* y *Cervus elaphus* evitaron el consumo de *Pinus sylvestris* en detrimento de las otras especies deciduas presentadas (Nichols *et al.* 2015). En otros, debido a la baja palatabilidad para el ganado vacuno de ciertas especies (*e.g.* *Pinus elliotti*, *P. ponderosa*, *P. palustris*), se utilizó estos herbívoros deliberadamente para reducir la competencia de las plántulas y mejorar su crecimiento y supervivencia (Adams 1975, Ratliff y Denton 1995). Mientras que, por otro lado, existen numerosos estudios acerca del daño de ungulados a las pináceas. El daño o no a las plantas puede ser resultado de una combinación de factores. Por ejemplo Smit *et al.* (2005) observaron en sistemas pastoreados un mayor número de plántulas de *Picea abies* en sitios con especies no palatables y con afloramientos rocosos que impiden el

acceso a los ungulados y a su vez actúan como trampas de semillas. Estos sitios podrían estar actuando como sitios seguros, con estructuras de protección para esta pinácea. A este proceso se lo define como “resistencia asociativa” (Atsatt y O’Dowd 1976).

En referencia al daño por herbivoría de ungulados particularmente sobre pináceas con comportamiento invasor, la bibliografía presenta resultados contradictorios. Se encuentran casos donde las pináceas son consumidas y los ungulados estarían funcionando como un control de la invasión y casos en donde no son consumidas y estarían favoreciendo a su dispersión. Con respecto a casos donde los ungulados estarían actuando como un control de la invasión, Chauchard *et al.* (2006) observaron que el ganado semisalvaje (*Bos taurus*) controlaba la regeneración de la especie no nativa *Pinus nigra*. Boulant *et al.* (2008) observaron un efecto negativo del pastoreo en el reclutamiento de *Pinus nigra* y *Pinus sylvestris* en Francia. En este último caso, el reclutamiento fue de dos a cuatro veces menor en zonas pastoreadas que no pastoreadas. A su vez, la proporción de plántulas de pino cercanas a arbustos fue mayor en zonas pastoreadas que no pastoreadas, indicando un efecto protector de los arbustos. Por su parte, Becerra y Bustamante (2009) observaron que, independientemente de la cobertura vegetal, la herbivoría por vertebrados exóticos afectó negativamente la supervivencia de *Pinus radiata* en áreas mediterráneas de Chile. Con respecto a casos donde los ungulados favorecieron la invasión de pináceas, Bartolomé *et al.* (2008) observaron que el pastoreo por ovejas y vacas podría estar promoviendo la invasión de *P. sylvestris* y *P. mugo* en áreas de España, posiblemente por medio de la remoción de la competencia de la vegetación cercana y la apertura de claros que favorecen a estas especies de pino por ser intolerantes a la sombra. Mientras que en el mismo estudio, *Abies alba* se encuentra regulada, entre otros factores por la presencia de los ungulados, ya que es mucho más sensible a la herbivoría que las otras dos especies. Nuñez *et al.* (2008) en un experimento de cafetería llevado a cabo en Isla Victoria, PN Nahuel Huapi en Argentina, observaron que el ciervo (exótico invasor en el área de estudio) presentó preferencia en consumir las especies nativas mientras que el consumo de las pináceas exóticas *Pseudotsuga menziesii* y *Pinus ponderosa* fue bajo. En otro estudio Relva *et al.* (2010) observaron que la herbivoría por ciervo afectó negativamente el crecimiento, abundancia y composición de plántulas de especies nativas mientras que no tuvo un efecto evidente sobre las plántulas de especies exóticas, pudiendo así ayudar indirectamente a la invasión por árboles no nativos. Osem *et al.* (2011) observaron en

áreas mediterráneas de Israel que la colonización de *Pinus halepensis* fue dos veces mayor con pastoreo que sin pastoreo, posiblemente debido a un efecto indirecto al reducir la cobertura vegetal natural. Por último, de Villalobos *et al.* (2011) observaron en pastizales pampeanos que la combinación de efectos directos e indirectos generados por el pastoreo a largo plazo por caballos salvajes favoreció el establecimiento de plántulas de *Pinus halepensis*.

Teniendo en cuenta la información detallada anteriormente, se puede observar que los resultados de los estudios del consumo de pináceas por parte de ungulados son muy variables y dependientes de numerosos factores. Entre los factores que pueden provocar esta variabilidad se puede pensar en aspectos desde el lado de la planta, como la edad de la plántula, en características intrínsecas de cada especie de pino (morfológicas, físicas o químicas) o en factores desde el punto de vista del herbívoro, como un cambio de comportamiento alimenticio en función de la especie, la estacionalidad del consumo, la oferta de vegetación circundante o a la densidad de herbívoros. Debido a estas numerosas fuentes de variabilidad, es difícil llegar a generalizaciones si en los estudios no se reportan detalladamente factores como la carga ganadera, la especie de herbívoro y de pinácea, la oferta de forraje o el daño en la planta (Figura 1).

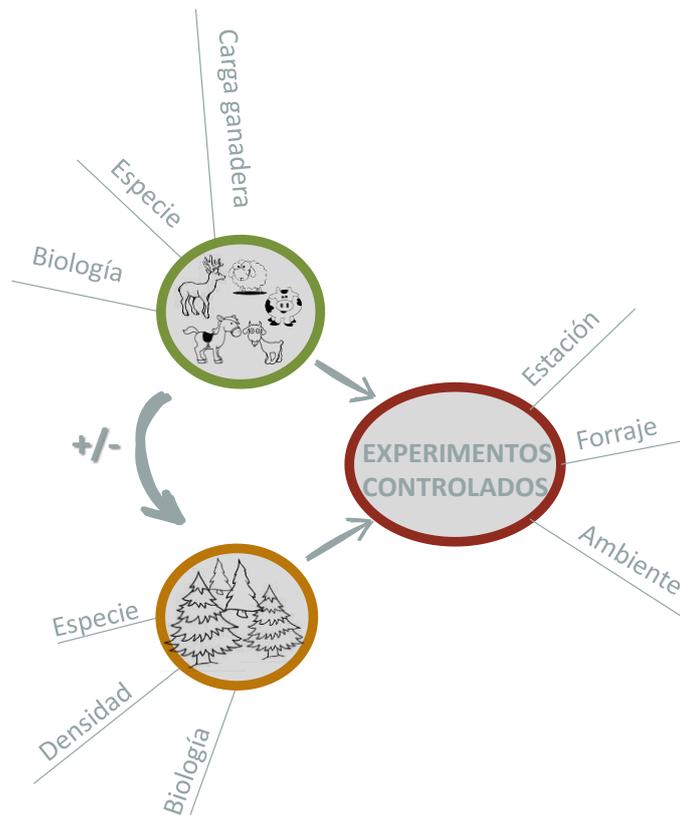


Figura 1. Factores que pueden influir en la variabilidad observada en los resultados de la bibliografía y que motivaron el planteo de los objetivos de esta tesis.

Particularmente, en cuanto al daño de ovinos sobre pináceas invasoras la información es escasa. Ledgard y Norton (2008) en un estudio observacional relacionan el avance de la invasión de *Pinus contorta* en ciertas áreas de Nueva Zelanda con el cese del pastoreo por ovinos. En la Patagonia Argentina, por un lado, la actividad ganadera constituye la actividad productiva principal (Easdale *et al.* 2009; Coronato 2010) y, por otro lado, desde comienzos de 1970, se incrementaron rápidamente las plantaciones forestales con numerosas especies no nativas. Existen aproximadamente 97.400 hectáreas forestadas (Bava *et al.* 2015), principalmente con *Pinus ponderosa*, *Pinus contorta* y *Pseudotsuga menziesii* de 700.000 - 2.000.000 hectáreas consideradas aptas para forestaciones (Schlichter y Laclau 1998). Teniendo en cuenta la escala de plantación en un corto periodo de tiempo con especies ampliamente reconocidas como muy invasoras en el Hemisferio Sur y los niveles actualmente observados de expansión fuera de las plantaciones, es posible predecir una rápida tasa de invasión en un futuro cercano (Richardson *et al.* 2007; Simberloff *et al.* 2010). Es por esto que es importante estudiar el rol ecológico de los ungulados herbívoros en focos tempranos de invasión de

pináceas y evaluar si estarían actuando como controladores naturales de los mismos. Así, esta tesis es un trabajo pionero en el estudio experimental de los factores que promueven o frenan la invasión de pináceas por medio de la herbivoría en áreas de la Patagonia susceptibles a la invasión.

Objetivos de la tesis

El objetivo principal de esta tesis es: Evaluar la influencia de la herbivoría por grandes ungulados en el establecimiento de pináceas exóticas invasoras. Las hipótesis planteadas son: que los efectos de la herbivoría por oveja (*Ovis aries*) sobre la invasión de pináceas introducidas dependen: 1) de la densidad animal; 2) de la especie de pino; 3) de la comunidad donde se encuentre; y 4) de la intensidad del daño; y por último, 5) que la respuesta de la planta al daño varía de acuerdo al agente que lo causa. El rol de estos factores en la invasión de pinos se abordó de manera experimental a lo largo de esta tesis, con los siguientes objetivos particulares: 1) Evaluar el efecto de la intensidad de herbivoría por ovinos como determinante de la invasión de *Pinus contorta*; 2) Evaluar el rol de la identidad de la especie de pinácea exótica en la modulación de la invasión por la herbivoría ovina; 3) Evaluar la preferencia de la oveja por *Pinus contorta* en dos comunidades (matorral y pastizal); 4) Evaluar la respuesta en crecimiento y supervivencia de plántulas de pino con comportamiento invasor sometidas a diferentes intensidades de daño por ovinos; y 5) Evaluar la respuesta en crecimiento y supervivencia de plántulas de pino con comportamiento invasor bajo herbivoría simulada. Los objetivos 1, 2 y 3 se desarrollan en los capítulos 1, 2 y 3 respectivamente mientras que los objetivos 4 y 5 se desarrollan en el capítulo 4 de esta tesis (Figura 2). Es relevante estudiar el papel que están jugando los herbívoros en los frentes de invasión ya que brinda información clave para el manejo y ecología de las invasiones de plantas leñosas. Dado el contexto productivo de la Patagonia y otras áreas del mundo donde la mayoría de los campos combinan plantaciones con ganadería, la idea de controlar la dispersión de los pinos alrededor de las forestaciones con herbívoros domésticos podría ser factible. Esto requeriría una baja inversión tanto desde el lado económico y social como político, aspectos de difícil coordinación en Argentina.



Figura 2. Esquema general de los objetivos de la tesis y los factores que se controlaron experimentalmente.

Métodos generales

Área de estudio

Los experimentos de esta tesis se realizaron en la Estancia Fortín Chacabuco, ubicada en el Noroeste de Patagonia, en la provincia de Neuquén, Argentina (41°0'16,67"S; 71°10'46,62"O) (Figura 3). La estancia tiene una extensión aproximada de 4.460 has (Esquinero NO: 40° 57' 04,58'' S; 71° 08' 44,14'' O; esquinero SO: 40° 59' 45,27'' S; 71° 12' 10,21'' O; esquinero NE: 40° 59' 17,54'' S; 71° 05' 52,75'' O; y esquinero SE: 41° 03' 09,17'' S; 71° 08' 16,45'' O). El sitio se encuentra dentro del área ecológica Precordillera. En ésta área el paisaje está formado por cordones montañosos, sierras y colinas y está atravesado por numerosos ríos y arroyos. El clima es mediterráneo, con el 60% de las precipitaciones concentradas en el otoño y el invierno. Los rangos de precipitaciones se encuentran entre los 300 a los 700 mm anuales, con una temperatura media que no supera los 10° C (Bran *et al.* 2002).

La vegetación corresponde al Distrito Subandino (León *et al.* 1998) y forma un mosaico dependiendo de la exposición y el tipo de suelo. La vegetación dominante corresponde a la estepa gramínea con parches de matorrales abiertos. En las áreas bajas de estepa gramínea predomina la especie *Pappostipa speciosa* y en las áreas altas predomina *Festuca pallescens*. Se presentan parches de arbustos de *Acaena splendens*, *Senecio bracteolatus* y *Mulinum spinosum* y se encuentran numerosos mallines con *Juncus balticus*, *Poa pratensis* y *Festuca pallescens* asociados a arbustos como *Ochetophila trinervis*, *Discaria chacaye*, *Escallonia virgata*, *Berberis microphylla* y *Maytenus boaria* (Bran *et al.* 2002). En la zona de vegetación de matorral abierto predomina *Berberis microphylla*, *Ochetophila trinervis*, *Maytenus boaria* y *Rosa eglanteria*, con presencia de *Discaria chacaye*, *Escallonia virgata*, *Acaena pinnatifida* y *Achillea millefolium* y parches de coirones, predominantemente *Pappostipa speciosa* y *Festuca pallescens* (Bran *et al.* 2002; Paramidani *et al.* 2014).

La estancia Fortín Chacabuco presenta plantaciones de *Pinus contorta* y *Pinus ponderosa* y se encuentran algunas zonas con individuos escapados de las forestaciones, los cuales presentan signos de daño por herbivoría. Además de la presencia de herbívoros domésticos, en el área se pueden observar herbívoros no nativos invasores, como el ciervo colorado (*Cervus elaphus*) y la liebre europea (*Lepus europaeus*),

omnívoro como el jabalí europeo (*Sus scrofa*) y herbívoros nativos, como el guanaco (*Lama guanicoe*).

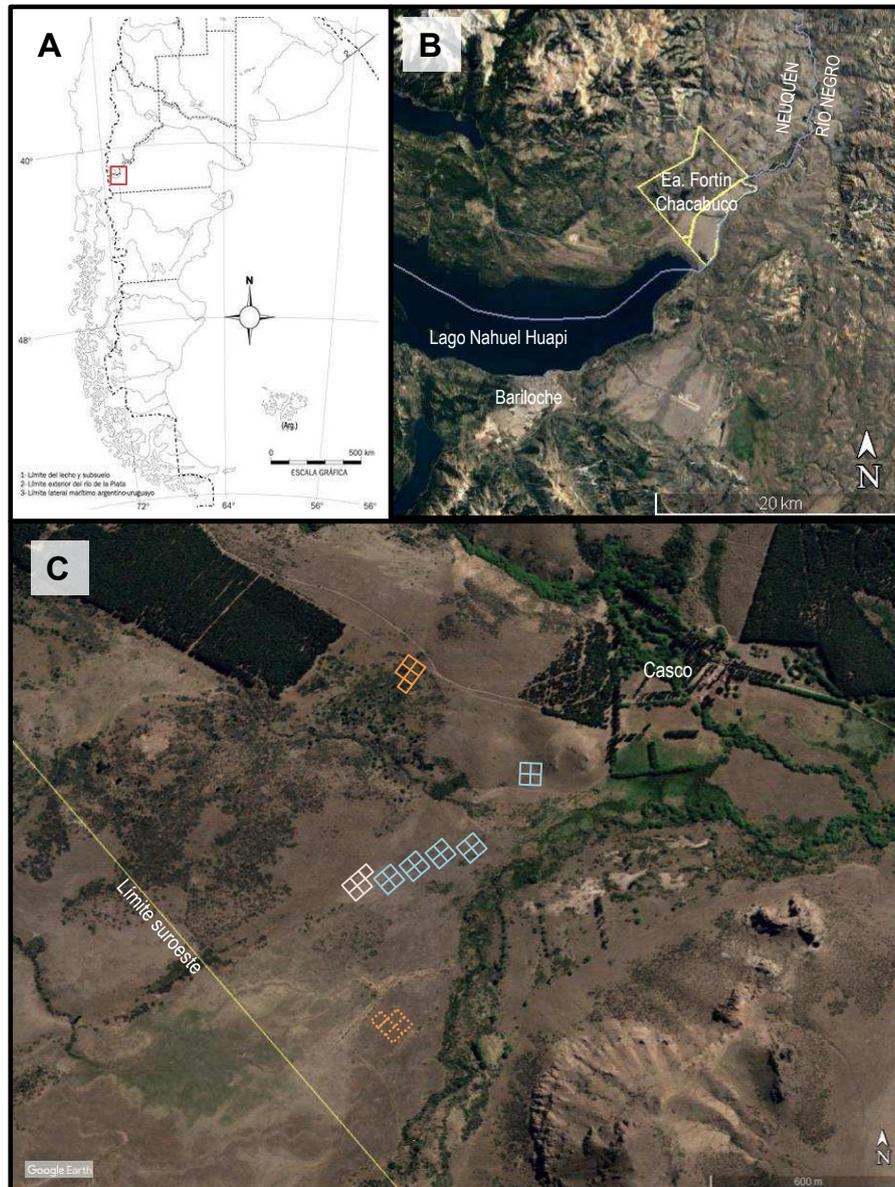


Figura 3. El sitio de estudio se encuentra en el Norte de Patagonia (A), en el límite entre las provincias de Neuquén y Río Negro, en la Estancia Fortín Chacabuco, dentro de la región de los lagos, que es una zona de transición entre los bosques Andino-Patagónicos y la estepa Patagónica. (B) En el límite sudoeste de la estancia se establecieron los corrales para los experimentos del capítulo 1 (celeste), capítulo 2 (rosa) y capítulo 3 (naranja línea llena: matorral, naranja línea punteada: pastizal).

La estancia Fortín Chacabuco tiene una larga historia de pastoreo y su manejo ha variado a lo largo del tiempo. El pastoreo ovino fue el uso de la tierra que predominó en la estancia, con un pico de 6.000 animales en 1980, cuando la estancia contaba con el doble de superficie que la actual. Este uso de la tierra fue declinando gradualmente hasta el día de hoy (TNC 2016). Actualmente cuenta con una explotación combinada de alrededor de 400 ovinos, 150 vacunos y 8 caballos en 4.460 has. La calidad de las pasturas de los diferentes cuadros que presenta la estancia es variable como consecuencia de la falta de un manejo ganadero en los últimos años. Se observan sitios sobrepastoreados y sitios con abundante acumulación de hojarasca de plantas senescentes no pastoreadas como resultado de los patrones de pastoreo heterogéneo (Paramidani *et al.* 2014). Desde 2014 la estancia se encuentra en proceso de obtención de la certificación GRASS (Estándar para la regeneración y la sustentabilidad de los pastizales) (Borrelli *et al.* 2013), un manejo del pastoreo que incluye el Manejo Holístico (Butterfield *et al.* 2006).

Diseño experimental

Con el fin de evaluar la influencia de la herbivoría por ovejas en la invasión de pináceas exóticas, a lo largo de la tesis se llevó a cabo un abordaje experimental. Esto se realizó con el objetivo de poder controlar diferentes variables que, a partir del análisis de la bibliografía existente, se observó que no estaban claramente detalladas. Para esto se construyeron corrales donde se encerró a los animales y se controló la especie de herbívoro, la carga ganadera, la vegetación circundante y la especie y edad de las pináceas. Para el estudio concerniente a cada objetivo específico, se establecieron corrales de 25 x 25 metros de lado y 1,50 m de alto, con siete hilos de alambre. Además, en el perímetro de cada corral se colocó una malla de alambre galvanizada de 50 x 150 mm y 0,6 m de altura, enterrada en el suelo, para impedir la entrada de otros herbívoros como la liebre europea (*Lepus europaeus*). Dentro de cada corral se plantaron plántulas de pino menores a dos años sobre las cuales se midieron distintas variables para estimar el daño por herbivoría de oveja. Mayores detalles acerca de las variables medidas en cada experimento y de las especies de pino utilizadas se darán en cada capítulo correspondiente. En la Tabla 1 se detallan los días en los que se realizaron las plantaciones y las mediciones correspondientes a cada uno de los experimentos. En el

caso de los tres primeros experimentos las ovejas se soltaron a primera hora de la mañana y se llevaron a cabo las mediciones ese mismo día.

Tabla 1. Detalle de las fechas en las que se llevó a cabo cada experimento.

Experimento	Réplica	Plantación	Entrada ovejas	Salida ovejas	Medición
1	1	22-09-14	23-09-14	26-09-14	26-09-14
	2	14-10-14	15-10-14	18-10-14	18-10-14
	3	03-11-14	04-11-14	07-11-14	07-11-14
	4	14-11-14	15-11-14	18-11-14	18-11-14
	5	25-11-14	26-11-14	29-11-14	29-11-14
2	1-5	26-10-15	27-10-15	30-10-15	30-10-15
3	1-5 matorral	23-10-16	24-10-16	27-10-16	27-10-16
	1-5 pastizal	06-11-16	7-11-16	11-11-16	11-11-16
4	-	02-17	23-10-17	27-10-17	1º 30-10-17 2º 22-03-18

Control de la especie de herbívoro; la oveja como modelo de estudio

La historia de la ganadería ovina no puede separarse de la historia social y política de la Patagonia. Hasta el siglo XIX, la Patagonia estuvo libre de colonias europeas debido a diversos factores, entre ellos, sus agresivas condiciones climáticas (Coronato 2010). Sin embargo, a partir de 1879 con la “Conquista del Desierto” en pocas décadas entre los siglos XIX y XX las poblaciones originarias fueron reducidas para establecerse ovejeros en beneficio de compañías laneras europeas establecidas en Buenos Aires y las Islas Malvinas (Coronato *et al.* 2015). Así, la producción tuvo un pico en los años cincuenta, con 20 millones de cabezas (INDEC 2008), pero posteriormente, debido a una combinación de factores sociales, gubernamentales, la caída en el mercado mundial de la carne y de la lana, y cuestiones climáticas, la producción ha decrecido a 10 millones de cabezas en 2007 (Texeira y Paruelo 2006; INDEC 2008). Sin embargo actualmente, aunque con números menores, continúa siendo la actividad productiva principal de la zona y está profundamente arraigada en la identidad regional (Texeira y Paruelo 2006, Coronato 2010). La producción en la Patagonia Norte se centra principalmente en la cría de la raza Merino para lana y los experimentos de esta tesis se llevaron a cabo con capones (macho castrado) de esta raza. Se trabajó con individuos de la misma edad y se consideró que hayan tenido una dieta similar, que posean requerimientos nutricionales similares y que hayan estado expuestos a pináceas anteriormente. Esto último es importante ya que los individuos pueden

desarrollar preferencia por ciertas especies en función de los alimentos consumidos en las primeras etapas de su desarrollo (Squibb *et al.* 1990; Walker *et al.* 1992).

Control de las cargas ganaderas y vegetación circundante

Para establecer las cargas ovinas usadas en los corrales en cada uno de los experimentos se llevaron a cabo evaluaciones de disponibilidad forrajera de cada sitio. Para esto se utilizó como base guías de especies de la zona y de condición de pastizales desarrolladas por especialistas del INTA para el área de estudio (Bonvissuto *et al.* 2008, Siffredi *et al.* 2013, Velasco y Siffredi 2013). Estas guías presentan una descripción de las especies con importancia forrajera de la zona, recomendaciones de cargas ganaderas por hectárea por año y producción de forraje seco por año. Por esto, para este trabajo se calcularon las cargas correspondientes ajustando el área de los corrales establecidos y el tiempo de pastoreo a partir de estas recomendaciones. Se tuvo en cuenta, además, que se trabajó con capones, los cuales se estima que tienen un consumo de 920 gr diarios de forraje. En las estimaciones se consideró también el Factor de Uso de la vegetación. Este corresponde al porcentaje de la producción forrajera disponible para los herbívoros y que puede ser pastoreada por el ganado sin comprometer una producción sostenible en el tiempo (Golluscio *et al.* 2009).

El cuadro donde se establecieron las clausuras en pastizal presenta una vegetación correspondiente a “Pampas bajas de coirón amargo”. Los sitios donde se establecieron las clausuras del experimento 1 y 2 se encontraban en condición media a pobre. Se consideró que la producción de forraje seco por año de estos sitios es entre 200 y 300 kg/ha, y se consideró un Factor de Uso del 40%.

En función de esto para evitar el sobrepastoreo sobre estas clausuras se colocaron 2 capones (0,920 kg de forraje diario) x 3 días= 5,52 kg en 0,0625 ha (corral de 25x25 m). En 1 ha esto corresponde a 88,32 kg, si este valor corresponde al 40% de uso, el 100% de forraje es 220,8 kg. Este valor se encuentra entre los valores de forraje seco anual disponible en un pastizal con las condiciones y composición de la vegetación del pastizal del área de estudio del capítulo 1 y 2 (200 – 300 kg/ha) (Bonvissuto *et al.* 2008)

El sitio donde se colocaron las clausuras de pastizal del experimento 3 se encontraba en mejor condición debido a la cercanía a un mallín y a que contaba con mayor presencia de coirón blanco (*Festuca pallescens*). Sin embargo se consideró que

la producción de forraje seco por año también se encuentra entre 200 a 300 kg/ha, pero se utilizó un Factor de Uso del 50% para estos sitios. Para el sitio donde se colocaron las clausuras de matorral se estimó que la producción de forraje seco anual es de 100-150 kg/ha pastos y 100-200 kg/ha frutos, flores y brotes del año. Y se consideró un Factor de Uso del 30% (Bonvissuto et al. 2008)

En base a esto, en el pastizal se colocaron 2 capones (0,920 kg de forraje diario) x 4 días= 7,360 kg en 0,0625 ha (corral de 25x25 m). En 1 ha esto corresponde a 117,76 kg. Este valor corresponde al 50 %, el 100% de forraje es 235,52 kg y se encuentra entre los valores de forraje seco anual disponible en un pastizal con las condiciones y composición de la vegetación del pastizal del área de estudio del capítulo 3 (200 – 300 kg/ha) (Bonvissuto et al. 2008)

En matorral se colocaron 2 capones (0,920 kg de forraje diario) x 3 días= 5,520 kg en 0,0625 ha (corral de 25x25 m). En 1 ha esto corresponde a 88,32 kg. Este valor corresponde al 30% usado por las ovejas, es decir que el 100% de forraje es 294,4 kg, valor que se encuentra entre el estimado anual de pastos, flores, frutos y brotes de la temporada.

Estas estimaciones consideran la variación anual de la vegetación y el consumo del herbívoro a lo largo del año y no una carga de ganado instantánea como la aplicada en estos experimentos. Sin embargo, considero que esta aproximación permitió realizar un experimento replicado y controlado que puede ser fácilmente reproducido. Y por medio de la aplicación del factor de uso de cada comunidad se cuidó que no exista sobrepastoreo en ninguna de las comunidades para no forzar el consumo de la oveja sobre los pinos. A su vez, los experimentos se realizaron durante la primavera, estación con el mayor aporte al forraje total anual estimado.

Control de la especie y edad de las pináceas

Con el fin de evaluar de manera controlada los individuos dañados por herbivoría en cada experimento, se trabajó con plántulas de pino de edad similar, siempre menores a dos años, ya que en la bibliografía se sugiere que antes de alcanzar esta edad las plántulas son más vulnerables al ataque por herbívoros (Monfore 1986; Crozier & Ledgard 1990; Buckley *et al.* 2005; Parker *et al.* 2008). Los pinos fueron plantados en

los distintos sitios de muestreo el día anterior a comenzar cada experimento y retirados en su totalidad al finalizar cada experimento.

○ Generalidades

○ **Capítulo 1 - Herbivoría sobre *Pinus contorta* bajo diferentes intensidades de cargas ganaderas**

○ Capítulo 2

○ Capítulo 3

○ Capítulo 4

○ Discusión General



Introducción

Los ungulados, a través de la herbivoría, los disturbios asociados (*e.g.* pisoteo, deposición de orina y heces) y la dispersión de propágulos, pueden afectar la composición y estructura de la comunidad de plantas, la dinámica de nutrientes y los regímenes de fuego e hidrológicos (Vazquez 2002; Norman y Taylor 2005; Hester *et al.* 2006; Hobbs 2006; de Villalobos y Zalba 2010; Blossey y Gorchov 2017; Granger *et al.* 2017; Heberling *et al.* 2017; Averill *et al.* 2018). A su vez, numerosos estudios demuestran el rol de los ungulados como facilitadores de las invasiones de plantas (Hobbs 2001; Parker y Hay 2005; Vavra *et al.* 2007; Knight *et al.* 2009; Loydi y Zalba 2009; Spear y Chown 2009; de Villalobos y Zalba 2010; Loydi *et al.* 2010; Oduor *et al.* 2010; Nuñez *et al.* 2013; Russell *et al.* 2017; Weller *et al.* 2018). Díaz *et al.* (2007), a partir de un meta-análisis, estudiaron el impacto del pastoreo en la invasión de plantas no nativas. Si bien el número de estudios analizados no les permitió obtener conclusiones firmes, plantean que la historia de uso de la tierra por herbívoros tiene influencia en el efecto del pastoreo en la invasión. En este trabajo, los autores observan que en regiones con una corta historia de pastoreo, las especies no nativas tienden a incrementarse en áreas bajo pastoreo, mientras que en sitios con una larga historia de uso, los niveles de invasión son menores. Sin embargo, la influencia de los herbívoros en la invasión también puede variar con la densidad de los herbívoros (respuesta denso-dependiente), la cual se ha mostrado que es muy importante para la comunidad de plantas (Huntly 1991; Speed *et al.* 2011).

Existe un amplio debate en relación a los efectos de la densidad de herbívoros sobre la comunidad de plantas, sin embargo, debido a la dificultad metodológica, existen pocos estudios que evalúen la influencia de distintas cargas de herbívoros silvestres sobre la comunidad (Bergström y Edenius 2003). La mayor parte de los estudios evalúan las respuestas al pastoreo de herbívoros domésticos en función de la aplicación de distintas estrategias de manejo de los mismos. Ciertos estudios sugieren que estos dos grupos (domésticos y cimarrones/silvestres) podrían no tener un rol funcional diferente, sino que los resultados opuestos sobre la comunidad de plantas observados en la bibliografía se deben al manejo que reciben los animales domésticos (McSherry 2015). A grandes rasgos, el manejo de los animales domésticos puede ser de dos tipos: continuo y rotacional. Dentro del manejo rotacional existen diversos tipos, y se basan en un manejo del pastoreo especializado que imita el comportamiento natural

de los herbívoros silvestres, con períodos recurrentes de pastoreo y descanso para una o más unidades de manejo (Society for Range Management 1989). Este tiene el fin de hacer un uso eficiente de la tierra, del forraje disponible, la protección contra depredadores y condiciones climáticas adversas, entre otros factores. Sin embargo, los resultados en la comunidad de plantas a la aplicación de distintos tipos de manejo son controversiales y aún se encuentran en debate (Bellingham y Coomes 2003; Hickman *et al.* 2004; Derner y Hart 2007; Loeser *et al.* 2007; Sage *et al.* 2009).

A pesar de las respuestas controversiales a la herbivoría por distintas cargas de herbívoros, se reconoce que un factor clave en la respuesta de las plantas al daño es la intensidad de herbivoría (Eschtruth y Battles 2008). Numerosos estudios indican que la densidad de herbívoros y el impacto del pastoreo no se relacionan linealmente (Beaumont y Dugan 1995, Jorritsma *et al.* 1999, Hester *et al.* 2000, Tremblay *et al.* 2006) y que existen ciertos umbrales de densidades de herbívoros a partir de los cuales el reclutamiento y la supervivencia de las plántulas se ven afectados. A su vez estos umbrales varían tanto entre distintas especies de árboles como en las diferentes etapas de su crecimiento. Sin embargo, existe escasa evidencia empírica sobre el rol de la densidad de herbívoros en la invasión de plantas y, específicamente, su rol en la invasión de pináceas es nula. La identificación de estos umbrales es importante para entender el grado de influencia de los herbívoros en la expansión de las invasoras. Al respecto, se observó que cambios en la presión de pastoreo podrían limitar o promover la invasión de pináceas dependiendo de su magnitud (Richardson y Bond 1991, Norman y Taylor 2005). Sin embargo, como se comentó en la Introducción general, la evidencia encontrada acerca de cómo los ungulados afectan la invasión de pináceas es contradictoria. Por un lado, algunos estudios relacionan el inicio de la invasión con el cese del pastoreo (Sarasola *et al.* 2006, Boulant *et al.* 2008, Ledgard y Norton 2008), mientras que otros estudios encontraron respuestas positivas o neutras de la invasión al pastoreo o ramoneo (Relva *et al.* 2010; de Villalobos *et al.* 2011; Osem *et al.* 2011; Six *et al.* 2013). En la mayoría de estos estudios, la información acerca del tipo de herbívoro y la intensidad de herbivoría en sitios con y sin invasión a menudo no está explicitada y diferencias en la densidad animal pueden producir resultados diferentes. Por lo tanto, es crucial entender el impacto de diferentes intensidades de herbivoría más que solo la presencia o ausencia de herbívoros (Mitchell y Kirby 1990, Reimoser 1998, Suchant *et al.* 1998).

La hipótesis de este estudio es que los ungulados pueden controlar la invasión de pináceas a través de la herbivoría sobre las plántulas y que su efectividad depende de la intensidad de la herbivoría. Para comprender mejor la relación ungulado-invasión de pináceas son necesarios más estudios manipulativos, con las réplicas correspondientes, en donde se controle la intensidad y el tipo de herbivoría (*e. g.* especie animal, densidad, historia de pastoreo). Por ello, en este estudio se abordó de manera experimental el siguiente objetivo: Evaluar el efecto de la intensidad de pastoreo por ovejas sobre plántulas de *Pinus contorta*, una de las especies de pináceas más invasoras en el noroeste de la Patagonia y el Hemisferio Sur (Langdon *et al.* 2010). Predecimos que a mayores cargas ganaderas el daño sobre las plántulas será mayor. Si bien esta predicción podría resultar obvia, es crucial entender el impacto de diferentes intensidades de herbivoría más que solo su presencia o ausencia e identificar posibles umbrales de densidades y el nivel de daño asociado. Comprender cómo la variación en la intensidad de pastoreo puede afectar las plántulas de pináceas no nativas puede ayudar en la elaboración de una guía práctica de regímenes de pastoreo prescriptos (densidad, frecuencia, rotación estacional) que puedan utilizarse tanto como una herramienta de control efectiva, como para prevenir futuros escenarios de invasión.

Métodos

Diseño experimental

Para evaluar la influencia de la intensidad de herbivoría en la invasión de *Pinus contorta* se realizó un experimento donde se expusieron plántulas de *P. contorta* a diferentes intensidades de pastoreo por oveja. Se trabajó con esta especie de pino ya que es la que presenta mayor invasividad a escala global y a su vez fue ampliamente utilizada en la producción forestal (Rejmánek & Richardson 1996; Raffaele *et al.* 2015). Si bien actualmente en algunas regiones no se planta esta especie, existen numerosas plantaciones que actúan como fuente de propágulos para la invasión.

En el área de estudio se instalaron cinco grupos de cuatro corrales experimentales (Figura C1.1) con las características detalladas en la sección Diseño experimental en la descripción de Métodos generales. Cada grupo de cuatro corrales corresponde a una réplica. En cada corral se estableció una de cuatro densidades de ovejas, que variaron

entre la intensidad recomendada para el área de estudio (0,2 capones/ha/año) a densidades muy altas (1,6 capones/ha/año). Se calculó la carga ovina correspondiente a 1, 2, 4 y 8 veces la carga recomendada a partir de la oferta forrajera del sitio de la manera detallada en la sección Diseño experimental en la descripción de Métodos generales. Esto correspondió a 2, 4, 8 y 16 capones en cada corral pastoreando durante tres días. En cada corral se plantaron 42 individuos de *P. contorta* (17,85 cm altura media, 5,5 cm desviación estándar) de forma sistemática y en micrositios similares. Para esto, se estableció una grilla imaginaria de seis líneas por siete líneas y en cada cruce se plantó una plántula (42 plántulas). Es decir que cada una estuvo separada de las otras entre tres y cuatro metros aproximadamente. Las plántulas provenían de invernadero donde crecieron bajo condiciones similares (Vivero Los Chucaos, Lago Puelo, Chubut). Se registró para cada individuo el número de ramas y la altura antes y después del tratamiento y se estimó la probabilidad de supervivencia al finalizar el experimento. Para estimar la supervivencia se consideró que los individuos que sufrieron daño en el 100% de las ramas no sobrevivieron. Cada grupo de cuatro corrales (réplica) se estableció en sitios adyacentes pero en tiempos consecutivos, procurando que presenten condiciones ambientales y disponibilidad de forraje similares. El experimento y las mediciones se llevaron a cabo en Septiembre y Octubre de 2014.

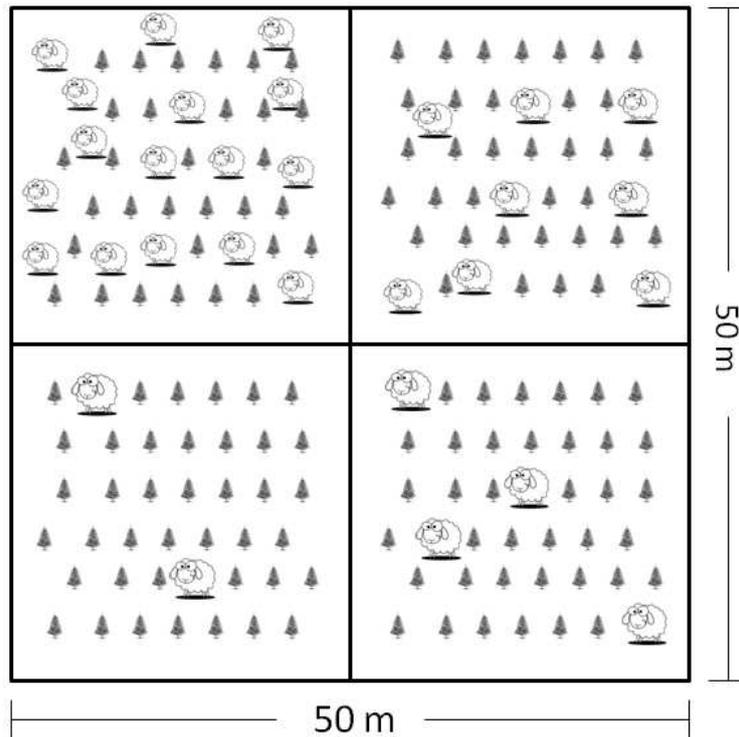


Figura C1.1. El diseño experimental consistió en cinco grupos de 50 x 50 m de cuatro corrales de 25 x 25 m cada uno. Cada corral recibió una de cuatro cargas ganaderas (1, 2, 4 y 8 veces la carga ganadera recomendada para el sitio).

Análisis de datos

Para evaluar el porcentaje de daño (número de ramas comidas/número de ramas totales) y la probabilidad de supervivencia de las plántulas (variables respuesta) en función de la carga ganadera ovina (variable explicativa) se ajustó un modelo jerárquico Bayesiano. Estas variables respuesta se modelaron con una distribución binomial donde la probabilidad de que una rama sea ramoneada o la probabilidad de supervivencia de cada individuo fue relacionada con una función de enlace *logit* a la carga ovina (variable explicativa, cuatro tratamientos 1, 2, 4 y 8 veces la carga ovina recomendada para el sitio). Debido a que cada réplica se realizó en diferentes sitios y en diferentes momentos, a partir del modelo jerárquico podemos considerar explícitamente que cada una tiene características particulares que las diferencian (*e. g.* calidad de forraje de cada sitio, factores abióticos que puedan afectar el comportamiento de la oveja) pero que a su vez tienen fuentes comunes de variación (Gelman y Hill 2007). Se utilizó el método de Cadenas Markovianas de Monte Carlo (MCMC del inglés Markov Chain Monte Carlo)

para obtener muestras de la probabilidad posterior de los parámetros y se obtuvieron los intervalos de credibilidad del 95% a través del cálculo del intervalo HPD (del inglés, *Highest Posterior Density*). Se establecieron previas no informativas. Los análisis estadísticos se realizaron con el programa Jags (Plummer 2003) y se utilizaron los paquetes JagsUI y Coda de la versión 3.2.0 de R (R Development Core Team 2018). En el Apéndice de este capítulo se provee mayor detalle sobre estos análisis estadísticos.

Se calculó la reducción relativa en altura de las plántulas de *P. contorta* bajo los cuatro tratamientos de cargas ganaderas, 1, 2, 4 y 8 veces la carga ovina recomendada para el sitio. Las diferencias relativas se calcularon como: $(\text{altura inicial} - \text{altura final} / \text{altura inicial}) * 100$. Se compararon las diferencias en altura relativas entre los cuatro tratamientos de cargas ganaderas por medio de la prueba de Kruskal-Wallis.

Resultados

Luego de tres días de exposición de las plántulas de *P. contorta* a las ovejas, 88% de los individuos bajo el tratamiento 1x fueron ramoneados y 100% de los individuos bajo los tratamientos 2x, 4x y 8x fueron ramoneados. El porcentaje promedio de daño por plántula (número de ramas ramoneadas/ramas totales por plántula) aumentó con el incremento de la carga ovina. El porcentaje de daño por plántula estimado por el modelo fue de 79,2%, 85,8%, 93,8% y 99% para los tratamientos 1x, 2x, 4x y 8x respectivamente. Siempre que una plántula fue ramoneada, el ápice fue dañado (Figura C1.2). Se brindan mayores detalles sobre los ajustes del modelo en el Apéndice de este capítulo.

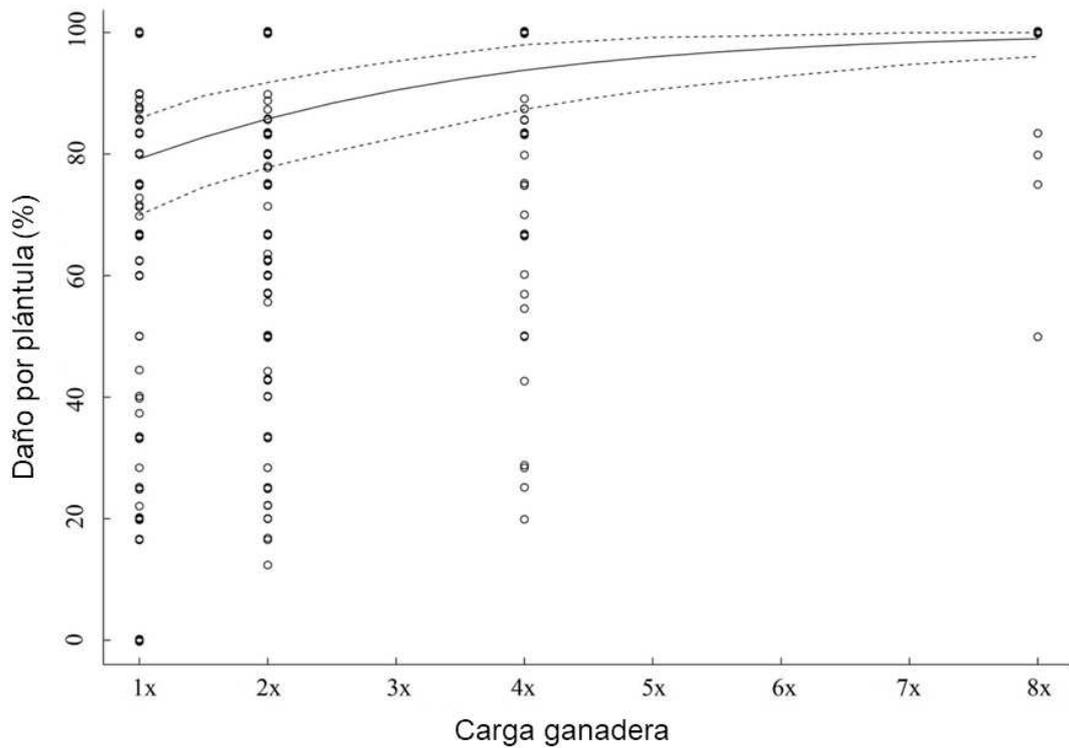


Figura C1.2. Porcentaje promedio de daño por plántula (número de ramas ramoneadas/número total de ramas iniciales) de *Pinus contorta* en función de la carga ovina. Línea llena: tendencia central ($plogis(\mu_0 + \mu_1 * x)$) a partir de los coeficientes estimados. Línea punteada: Intervalo de credibilidad del 95% (HPD, *Highest posterior Density*). Puntos: datos obtenidos en el campo.

Todos los tratamientos produjeron una fuerte reducción en altura de las plántulas, sin embargo la reducción en altura difiere significativamente entre los tratamientos (Prueba de Kruskal-Wallis $H(3) = 248,04$ $p < 0,005$) observándose mayor reducción en altura a mayor carga ovina. Bajo las cargas 4x y 8x, la reducción en altura fue significativamente mayor que bajo las cargas 1x y 2x. A su vez, no se observaron diferencias estadísticamente significativas en la reducción en altura cuando la carga ovina fue duplicada de 1x a 2x (Figura C1.3).

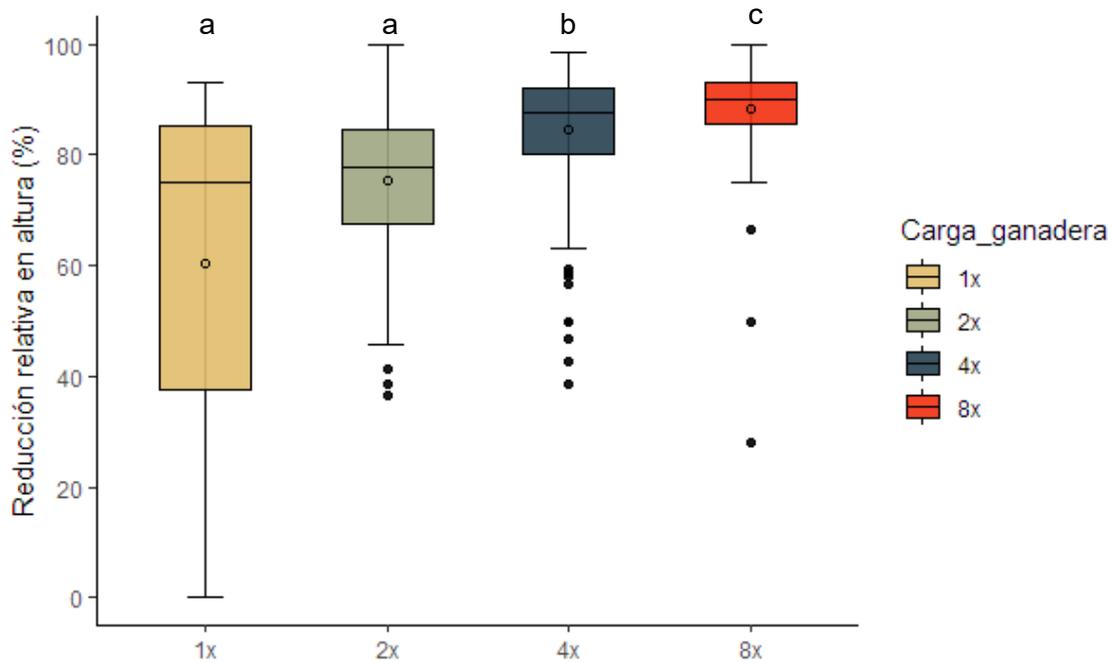


Figura C1.3. Reducción relativa en altura de plántulas de *Pinus contorta* bajo los tratamientos de 1x, 2x, 4x y 8x la carga ovina recomendada para el sitio. Reducción relativa en altura= $((\text{altura inicial} - \text{altura final}) / \text{altura inicial}) * 100$. Las letras diferentes por encima de las barras indican diferencias estadísticamente significativas. El punto vacío en cada caja corresponde a la media, la línea horizontal a la mediana. Los bigotes representan el error estándar.

La probabilidad de supervivencia de las plántulas de *P. contorta*, fue negativamente afectada por el incremento de la carga ovina, siendo la probabilidad de supervivencia estimada por el modelo de 56,1%, 38,3%, 12,7% y 0,8% para los tratamientos 1x, 2x, 4x y 8x la carga ovina recomendada para el sitio, respectivamente (Figura C1.4). Se brindan mayores detalles sobre los ajustes del modelo en el Apéndice de este capítulo.

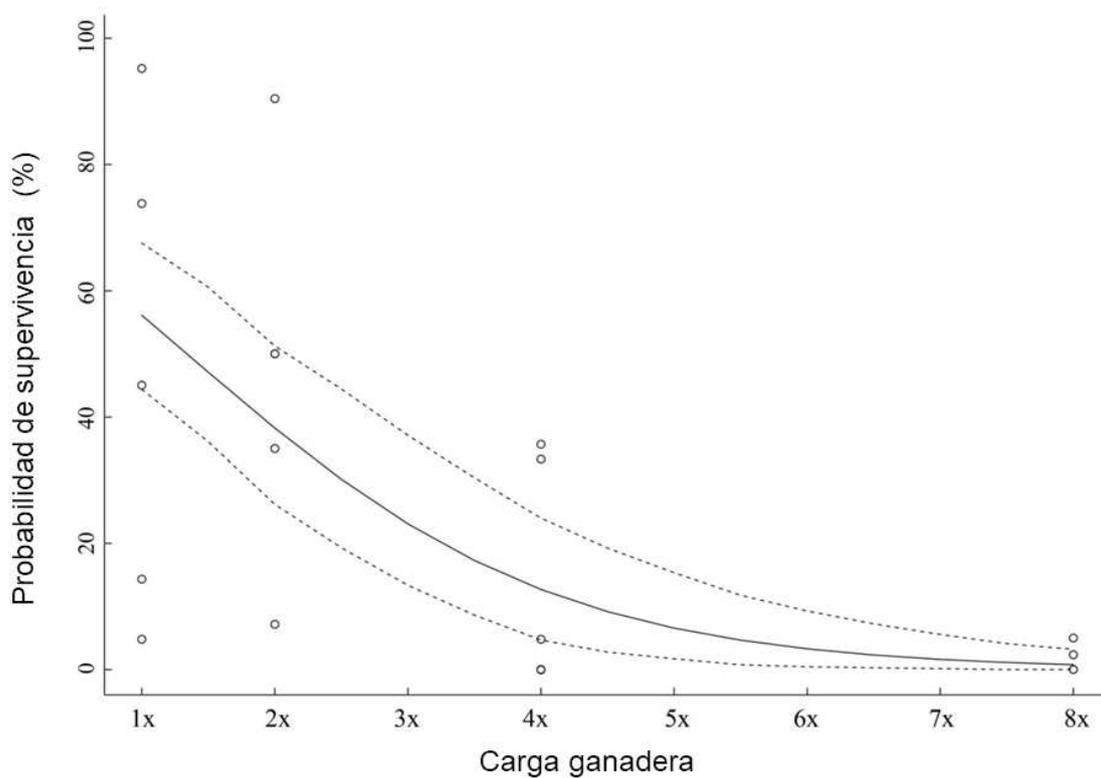


Figura C1.4. Probabilidad de supervivencia de plántulas de *Pinus contorta* en función de la carga ovina. Línea llena: tendencia central ($plogis(\mu_0 + \mu_1 \cdot x)$) a partir de los coeficientes estimados. Línea punteada: Intervalo de credibilidad del 95% (HPD, *Highest posterior Density*). Puntos: datos obtenidos en el campo.

Discusión

El alto grado de daño, la drástica reducción en altura y la baja probabilidad de supervivencia observados en las plántulas de *P. contorta* sometidas a la herbivoría sugieren que sería posible el control de pináceas invasoras con ovejas. A su vez, en consistencia con la hipótesis planteada inicialmente, los resultados obtenidos indican que la severidad del daño está determinada por la carga ovina. Richardson y Bond (1991) llevaron a cabo un trabajo de revisión a partir del cual observaron que el pastoreo y ramoneo fueron los principales tipos de disturbios implicados en la invasión de pináceas (57% de los estudios). Estudios posteriores reportaron un efecto negativo de los grandes herbívoros (*e.g.* ganado vacuno y ovino) en la invasión de pináceas, sin

embargo, la mayoría de ellos carecía de información precisa sobre la especie animal o la intensidad de herbivoría (Sarasola *et al.* 2006; Becerra y Bustamante 2009; de Villalobos *et al.* 2011). A partir de este experimento se cuantificó el nivel de daño de las plántulas para cada carga ovina testada. Así, a la carga ovina recomendada para el sitio de estudio, las ovejas dañaron severamente las plántulas de *P. contorta* menores a dos años. Sin embargo, solo bajo cargas ovinas mayores (de 4 a 8 veces la carga recomendada) las ovejas consumieron prácticamente todas las ramas. Este grado de daño podría llegar a controlar efectivamente la expansión de *P. contorta*.

En la bibliografía se observaron diferentes respuestas de la comunidad de plantas a la implementación de sistemas de pastoreo. Por un lado, Loeser *et al.* (2007) observaron que intensidades intermedias de pastoreo de ganado vacuno pueden mantener mayores niveles de diversidad de plantas nativas mientras que situaciones alternativas de remoción del ganado o altas densidades en períodos de tiempo cortos redujeron la riqueza de especies nativas e incrementaron la riqueza de exóticas. Por otro lado, numerosos estudios sugieren que los herbívoros pueden actuar como control de especies invasoras a altas intensidades de pastoreo debido a la menor selectividad que aumentaría el consumo de especies menos preferidas (Bellingham y Coomes 2003, Chauchard *et al.* 2006, Sage *et al.* 2009). La estimación de las densidades y las interpretaciones de sus efectos a partir de estudios observacionales puede ser complicado y poco preciso. El enfoque experimental llevado a cabo en este capítulo permitió controlar el tipo y número de herbívoros ya que se restringió la entrada de otros herbívoros (excepto micromamíferos e invertebrados). Este enfoque brinda un análisis detallado de las implicancias de la intensidad de herbivoría para el manejo de las invasiones de pináceas, y da mayor precisión al estudio de la importancia de la carga ovina. A partir de los resultados obtenidos se puede probar experimentalmente el efecto negativo del pastoreo por oveja en la supervivencia de plántulas de *P. contorta* tanto bajo cargas ganaderas recomendadas para el sitio como a cargas mayores, pero con efectos negativos de mayor intensidad a mayores cargas ovinas. No obstante, una limitante a tener en cuenta del presente enfoque es que las ovejas estuvieron en corrales relativamente pequeños, lo cual podría interferir en su comportamiento de alimentación. Sin embargo, considero que estas áreas controladas de 625 m² son apropiadas para las densidades con las que se trabajó y se tuvo en cuenta que el mínimo número de ovejas

por corral sea de dos y que estén dispuestos de manera adyacente para respetar el comportamiento gregario de las mismas.

Por otra parte numerosos estudios indican que la densidad de herbívoros y el impacto del pastoreo no presentan una relación lineal (Hester *et al.* 2000, Tremblay *et al.* 2006, 2007, Eschtruth y Battles 2008, Hidding *et al.* 2012, Forsyth *et al.* 2015) sino que más bien existen umbrales de densidad de herbívoros a partir de los cuales el reclutamiento y la supervivencia de las plántulas se ve afectado. A su vez, este umbral varía entre especies diferentes y de acuerdo al estadio de crecimiento de las plántulas (Rinella y Hileman 2009; Speed *et al.* 2011; Bellingham *et al.* 2016). Por ejemplo, Horsley *et al.* (2003), a partir de un experimento llevado a cabo en Pensilvania, observaron un umbral en el efecto negativo de la herbivoría por ciervo en la regeneración de la vegetación de bosque a partir de una densidad de 8 ciervos/km². La identificación de estos umbrales es importante para entender el grado de influencia de los herbívoros en la expansión de especies invasoras y así asegurar el éxito de su uso como una herramienta de control a través de planes de manejo del ganado.

En la bibliografía se proponen numerosos planes de manejo del ganado tendientes a reducir el comportamiento selectivo del ganado y así obtener patrones de pastoreo homogéneos (Savory 1983; Porath *et al.* 2002; Bailey 2004; di Virgilio y Morales 2016). Entre estas prácticas, muchas de ellas proponen que altas cargas ganaderas incrementan el consumo de especies menos palatables y reducen la acumulación de biomasa proveniente de especies senescentes promoviendo un mejor uso de recursos y una mayor productividad (Butterfield *et al.* 2006; Kurtz *et al.* 2016). Estas prácticas deben llevarse a cabo con rotaciones y periodos de descanso apropiados, teniendo en cuenta las variaciones climáticas y realizando una evaluación constante de la calidad del forraje. Los resultados obtenidos de la aplicación de altas cargas ganaderas son variables y algunos de los métodos propuestos son ampliamente debatidos (Briske *et al.* 2013; Cibils *et al.* 2014; Teague 2014) con resultados favorables y no favorables tanto a escala global como a escala local en Patagonia (Oliva *et al.* 2012; Lalampaa *et al.* 2016; Odadi *et al.* 2017). Sin embargo, llevar a cabo estas prácticas en sitios con plantaciones puede ser una herramienta de control eficiente. Lógicamente, los productores preferirán priorizar la calidad de su producción antes que garantizar la mortalidad de la totalidad de las plántulas de pino con el uso de las altas cargas de ganado testeadas en este experimento, sin embargo, la aplicación de un manejo del ganado como el propuesto

anteriormente es factible y podría disminuir considerablemente el número de plántulas, retrasar su crecimiento y su edad reproductiva (Zamora *et al.* 2001).

En la mayoría de los sitios donde *P. contorta* fue introducido, la especie presentó un comportamiento altamente invasor (*e.g.* Nueva Zelanda, Chile y Argentina), por esto, el pastoreo puede ser una herramienta muy valiosa para controlar su expansión en el rango introducido. Se asume, a partir de la bibliografía, que para asegurar la mortalidad de las plántulas, es necesario que el ramoneo se realice antes de la lignificación de las ramas y que el daño sea por debajo del primer ciclo de acículas para evitar el rebrote, ya que se sabe que a niveles moderados de ramoneo las pináceas pueden rebrotar (Crozier y Ledgard 1990, Edenius *et al.* 1993). En el capítulo 4 de esta tesis se estudió en detalle la respuesta a mediano plazo de distintas especies de pinos sometidas a diferente intensidad de herbivoría para determinar los niveles de daño que impedirían efectivamente su regeneración. Los resultados de este capítulo muestran que cargas ovinas cuatro veces mayores a la carga recomendada para el sitio produjeron 94% de daño a las plántulas, un daño que se asume suficiente como para evitar el rebrote. Sin embargo, si el sitio se encuentra cercano a una fuente de semillas, deberían implementarse periodos anuales de pastoreo en estaciones clave (*i. e.* primavera).

Otro factor, además de la intensidad de herbivoría, que puede afectar la severidad del daño y con esto, la potencialidad de los herbívoros de controlar la expansión de pináceas es la palatabilidad de las distintas especies (Erickson *et al.* 2017; Averill *et al.* 2018). Los componentes químicos difieren ampliamente entre especies de pináceas, haciéndolas más o menos palatables (Moreira *et al.* 2014). La especie *P. contorta* es considerada una de las especies más preferidas por la oveja entre las pináceas junto con *P. radiata*, *P. sylvestris*, *P. ponderosa* y *P. nigra* (Crozier y Ledgard 1990). Esto podría estar subestimando la intensidad de herbivoría necesaria para el control de otras especies de pináceas menos palatables. La preferencia de los herbívoros por distintas especies de pináceas se abordará en detalle en el siguiente capítulo. A su vez, otras técnicas de prevención y control podrían complementar el uso del ganado ovino, como por ejemplo el uso de especies forestales con menor invasividad, la selección de sitios para las plantaciones menos vulnerables a la invasión o el uso de métodos químicos para el control (Nuñez *et al.* 2017). Por su parte la extracción mecánica de árboles adultos en áreas donde son abundantes puede ser una práctica importante y complementar el control de los renovales con herbivoría.

Los resultados obtenidos en este capítulo indican que sería posible un control efectivo de las primeras etapas de invasión de pináceas por medio de la herbivoría por ovejas en áreas como la Patagonia. A su vez, sugieren que acompañar las actividades forestales con planes de manejo del ganado puede reducir el riesgo de expansión de pináceas no nativas. Esta aproximación no es la ideal para reducir la densidad en sitios donde las pináceas ya se establecieron, sino más bien puede ser efectiva en áreas con invasión reciente, con plántulas jóvenes y con la posibilidad de aplicar cargas ovinas de moderadas a altas.

Apéndice Capítulo 1

Detalles del análisis de datos

Se asume que en un intervalo de tiempo dado, cada rama de una plántula tiene la misma probabilidad de ser ramoneada o cada individuo de pino tiene la misma probabilidad de sobrevivir. Esta situación se puede representar con una distribución Binomial, la cual es una distribución de probabilidad discreta que mide el número de éxitos en una secuencia de ensayos independientes de Bernoulli con una probabilidad fija “ θ ” de ocurrencia de éxito en las pruebas:

$$Y \sim B(p, \theta)$$

Donde se indica que la variable aleatoria Y tiene una distribución binomial con parámetros p (número de pruebas) y θ (probabilidad de éxito).

Se ajustó el siguiente modelo para estimar, por un lado, la probabilidad de que cualquier rama de la plántula sea ramoneada, y por otro, la probabilidad de supervivencia de cualquier plántula de *Pinus contorta* en función de las cargas ganaderas testeadas:

$$Y_{ij} \sim B(\theta_{ij}, p_{ij})$$

$$\text{logit}(\theta_{ij}) = b_{0j} + b_{1j} * x_{ij}$$

$$b_{0j} \sim N(\mu_0, \sigma_0)$$

$$b_{1j} \sim N(\mu_1, \sigma_1)$$

Donde Y_{ij} son las ramas ramoneadas o la supervivencia de plántulas de *P. contorta* durante la prueba i de la réplica j , θ_{ij} la probabilidad de cualquier rama ser ramoneada o la probabilidad de sobrevivir de la plántula de *P. contorta* durante la prueba i de la réplica j , p_{ij} es el número de ramas por plántula o el número total de plántulas de *P. contorta* en la prueba i de la réplica j , x_{ij} representa la carga ganadera en la prueba i de la réplica j . Los parámetros b_0 y b_1 pueden variar de una réplica j a otra pero no son independientes estadísticamente hablando ya que provienen de distribuciones Normales con medias μ_0 y μ_1 y desvíos σ_0 y σ_1 que se estiman a partir de los datos. Como los resultados de las funciones de tipo $b_0 + b_1x$ se encuentran dentro del

conjunto de los Números Reales, para obtener un valor de probabilidad dentro del rango [0,1], se aplicó la función logística (*logit*).

Para estimar propiedades de la distribución posterior de los parámetros del modelo propuesto se utilizaron Cadenas Markovianas (MCMC del inglés Markov Chain Monte Carlo). Estas simulan una muestra de la distribución posterior conjunta de los parámetros (Royle y Dorazio 2008). Para el modelo de Proporción de ramas ramoneadas se corrieron seis MCMC con 5000 iteraciones y para el modelo de Probabilidad de supervivencia se corrieron seis MCMC con 50000 interacciones. Se examinó la autocorrelación y la convergencia hacia distribuciones estacionarias para ajustar cada modelo. Así, se obtuvo la distribución posterior de densidades de los parámetros y sus intervalos de credibilidad (HPD interval, del inglés “*Highest Posterior Density Interval*”). La distribución posterior de un parámetro nos da información sobre los valores que ese parámetro puede tomar con su densidad de probabilidad asociada, el HPD es un intervalo dentro del dominio de esta distribución. Si el 95% de la distribución posterior de un parámetro no incluye al cero, se puede afirmar con certeza que el parámetro también es distinto de cero y que tienen el mismo signo que el intervalo (Bolker 2007). Los ajustes de este estudio se realizaron utilizando previas no informativas.

Detalles de los resultados de los modelos Bayesianos jerárquicos.

Tabla C1.1. Medias estimadas e intervalos de credibilidad de los coeficientes de la pendiente del modelo Proporción de ramas ramoneadas (número de ramas ramoneadas/ ramas totales por plántula) de *Pinus contorta* en función de la carga ganadera.

Réplica	Coefficientes	HPD	F	n. eff	R. hat
1	b1=0,295	(0,257; 0,333)	100	13500	1,000
2	b1= 0,089	(0,023; 0,157)	100	7178	1,000
3	b1= 0,255	(0,165; 0,349)	100	7215	1,000
4	b1= 0,214	(0,181; 0,248)	100	13500	1,000
5	b1= 0,297	(0,220; 0,377)	100	3848	1,001
All	mu1=0,230	(0,126; 0,333)	100	13500	1,000

Nota: HPD (del inglés, *Highest Posterior Density*) corresponde al intervalo de credibilidad del 95% para la pendiente. “F” corresponde al porcentaje de la posterior del coeficiente con el mismo signo que la media estimada de los coeficientes. “n. eff” corresponde al número efectivo de simulaciones guardadas para cada parámetro. “R.hat” es el factor potencial de reducción de escala (en la convergencia, R.hat=1).

Tabla C1.2 Medias estimadas e intervalos de credibilidad de los coeficientes de la pendiente del modelo de Probabilidad de supervivencia de plántulas de *Pinus contorta* en función de la carga ganadera.

Réplica	Coeficiente	HPD	F	n. eff	R. hat
1	b1= -0,467	(-0,617; -0,319)	100	28641	1,000
2	b1= -0,276	(-0,362; -0,189)	100	29700	1,000
3	b1= -0,395	(-0,523; -0,276)	100	19630	1,000
4	b1= -0,308	(-0,394; -0,224)	100	19556	1,000
5	b1= -0,366	(-0,487; -0,250)	100	12559	1,000
All	mu1= -0,362	(-0,482; -0,251)	100	21630	1,000

Nota: HPD (por sus siglas en inglés, *Highest Posterior Density*) corresponde al intervalo de credibilidad del 95% para la pendiente. “f” corresponde al porcentaje de la posterior del coeficiente con el mismo signo que la media estimada de los coeficientes. “n. eff” corresponde al número efectivo de simulaciones guardadas para cada parámetro. “R.hat” es el factor potencial de reducción de escala (en la convergencia, R.hat=1).

○ Generalidades

○ Capítulo 1

○ **Capítulo 2 - Preferencia de ungulados domésticos entre Pináceas con diferente invasividad**

○ Capítulo 3

○ Capítulo 4

○ Discusión General



Introducción

La herbivoría es un fuerte regulador de la estructura de la comunidad de plantas, tanto por sus efectos directos como indirectos en la planta (*e.g.* cambios en la composición química y física del suelo) (Huntly 1991, Augustine y McNaughton 1998). Particularmente, el efecto de los herbívoros en la invasión de plantas es ampliamente debatido en numerosos estudios (Maron y Vila 2001, Keane y Crawley 2002, Lockwood *et al.* 2013d) y no se observa un patrón fijo. El establecimiento exitoso de las especies no nativas y la extensión del impacto de los herbívoros depende de numerosos factores, entre ellos, de las defensas, la tolerancia, la resistencia y la palatabilidad de la planta. Como se detalló en la Introducción general, los efectos de los herbívoros sobre la pináceas reportados en diferentes estudios son variables, existen casos donde promueven la invasión (Nuñez *et al.* 2008a; Relva *et al.* 2010; de Villalobos *et al.* 2011; Osem *et al.* 2011) o casos donde frenan la invasión (Sarasola *et al.* 2006, Chauchard *et al.* 2006, Boulant *et al.* 2008, Becerra y Bustamante 2009). Estos resultados variables pueden deberse a la influencia de la especie de pino y de herbívoro en cuestión. La preferencia del herbívoro puede variar, entre otras cosas, en función de características de la planta (edad, mecanismos de defensa, etc.) y del resto del forraje disponible, así como del tipo de herbívoro (edad, requerimientos fisiológicos, etc.) (Augustine y McNaughton 1998; Pisani *et al.* 2001; Frost y Launchbaugh 2003; Averill *et al.* 2016).

Las características distintivas del herbívoro y la preferencia del mismo son dos factores importantes a tener en cuenta si se quiere estudiar la influencia de los herbívoros en el establecimiento de plantas no nativas. En relación a las características particulares del herbívoro, se debe considerar, entre otros aspectos, su comportamiento, hábitos, características fisiológicas y morfológicas. Dependiendo del tipo de alimento que consuman, a grandes rasgos, se puede considerar a los herbívoros como ramoneadores, consumidores intermedios, mixtos u oportunistas, o pastoreadores (Hofmann R. R. 1989). Con respecto a la preferencia del herbívoro, esta depende, entre otras cosas, de la edad de la planta, la morfología y la palatabilidad que puede diferir en función de las características químicas y físicas, como compuestos químicos de defensa o proporción de fibra (McNaughton 1979; Canham *et al.* 1994; Danell *et al.* 1994; Persson *et al.* 2005). Los compuestos químicos de defensa anti-herbívoros de particular importancia en las pináceas son las oleorresinas (monoterpenos, diterpenos y sesquiterpenos), compuestos fenólicos (que son las mayores defensas constitutivas de

las pináceas) y los alcaloides (Moreira *et al.* 2012). Sin embargo, los compuestos químicos varían entre diferentes especies de pinos y esto les otorga mayor o menor palatabilidad (Moreira *et al.* 2014).

Como se mencionó en la Introducción general, entre las especies de pino, se ha observado una diferencia en el grado de invasividad atribuida a una serie de características como el tamaño de las semillas, intervalos cortos entre producciones masivas de semillas, periodos juveniles cortos y capacidad de dispersión a grandes distancias (Rejmánek y Richardson 1996). En base a estas características, las cinco especies más invasivas a nivel global son *P. radiata*, *P. contorta*, *P. halepensis*, *P. patula* y *P. pinaster*, mientras que *P. ponderosa* está clasificada como una especie con menor capacidad invasora en relación a las mencionadas anteriormente (Rejmánek y Richardson 1996). Sin embargo, a escala local en Patagonia la especie *P. ponderosa* presenta un grado de invasividad mayor, probablemente debido a que representa el 87% de las plantaciones, seguido de *P. contorta* que representa el 7,5% y *P. radiata* que representa el 1% (Raffaele *et al.* 2015). Así, a escala local, si bien *P. ponderosa* no es tan invasivo como *P. contorta*, presenta un grado de invasividad media, similar a *P. radiata*. Estos patrones podrían estar determinados, además de por las características intrínsecas de cada especie, por el consumo por parte de los herbívoros. En este caso, la variabilidad en los compuestos de defensa entre especies podría jugar un rol clave en la preferencia de los herbívoros entre especies y en última instancia en su establecimiento exitoso e invasión.

Particularmente la oveja es considerada principalmente como un herbívoro pastoreador (Clauss *et al.* 2008). Sin embargo, presenta un comportamiento alimentario plástico en función de sus necesidades nutricionales y se ha utilizado en el control de malezas de forma exitosa (Frost y Launchbaugh 2003). Si bien los estudios son escasos, se ha observado en Nueva Zelanda que aún bajas cargas de oveja pueden frenar la invasión de plántulas de *P. contorta* menores a dos años (Ledgard 2001). Con respecto a la preferencia entre especies de pináceas, Crozier y Ledgard (1990) llevaron a cabo un experimento para evaluar la palatabilidad de siete especies en Nueva Zelanda. Luego de un periodo de pastoreo intensivo, los autores observaron un gradiente de consumo donde *Pinus radiata* y *Pinus contorta*, fueron las especies más consumidas, seguidas por *Pinus sylvestris*, *Pinus ponderosa*, *Larix decidua*, *Pseudotsuga menziesii* y *Pinus nigra*.

En base a estos estudios que sugieren que el manejo de herbívoros puede tener implicancias para el control de la expansión de pináceas y a la necesidad de estudios experimentales al respecto, en este estudio se llevó a cabo un experimento controlando la especie de pino y de herbívoro para evaluar el rol de la identidad de la especie de pinácea exótica en la modulación de la invasión por la herbivoría ovina. Se trabajó con cuatro especies reconocidas con distintos niveles de invasividad en Patagonia, *P. contorta* como especie con alta invasividad, *P. ponderosa* y *P. radiata* con invasividad moderada y *P. jeffreyi* con baja invasividad. La hipótesis de este estudio es que estas diferencias en el grado de invasión observadas podrían estar moduladas, entre otros aspectos, por los herbívoros que las consumen de manera diferencial en función de su palatabilidad. Así, se espera que la especie que se registra como menos invasiva, *P. Jeffreyi*, sea la más ramoneada.

Métodos

Diseño experimental

Para evaluar la preferencia de los ungulados por especies de pináceas no nativas con diferente capacidad invasora, se llevó a cabo un experimento exponiendo plántulas menores a dos años de cuatro especies de pino, *P. contorta* (alta invasividad), *P. ponderosa* y *P. radiata* (invasividad moderada) y *P. jeffreyi* (baja invasividad) a una carga de ovejas recomendada para la oferta forrajera del sitio. Las especies *P. ponderosa* y *P. contorta* son las más plantadas en la Patagonia (Raffaele *et al.* 2015). Las especies fueron producidas en viveros de la zona y bajo las mismas características, *P. contorta*, *P. ponderosa* y *P. jeffreyi* se obtuvieron del Vivero Provincial José L. Puel, en Villa Pehuenia, Neuquén, y las plántulas de *P. radiata* fueron obtenidas del vivero Forestal Los Chucaos, Lago Puelo, Chubut. Se procuró que los individuos de las cuatro especies fueran de la misma edad. La altura media inicial de los individuos de *P. contorta* fue 6,8 cm (DE 2,4), de *P. ponderosa* 9,4 cm (DE 2,4), de *P. radiata* 12,9 cm (DE 3,9) y de *P. Jeffreyi* 10,6 cm (DE 2,5).

Para llevar a cabo el experimento se establecieron cinco corrales (cada uno corresponde a una réplica) con las características detalladas en la sección Diseño experimental en la descripción de Métodos generales (Figura C2.1). Dentro de cada

corral se plantaron 20 plántulas de cada especie de manera sistemática alternando cada individuo de manera que no queden dos individuos de la misma especie consecutivos. En cada corral se colocó el número de ovejas recomendado a partir de la oferta forrajera del sitio (0,2 capones/ha/año). Esta carga correspondió a dos capones en cada corral durante tres días de pastoreo. Se registró la altura máxima antes y después del experimento, el número total de ramas al inicio y el número de ramas comidas al finalizar los tres días de pastoreo, el patrón de herbivoría (daño en el ápice, en la rama lateral y/o defoliación) y se estimó la probabilidad de supervivencia inmediatamente al finalizar el experimento, considerando que el individuo 100% comido no sobrevive. El experimento se realizó en primavera, en Octubre de 2015, estación con alta calidad de forraje.

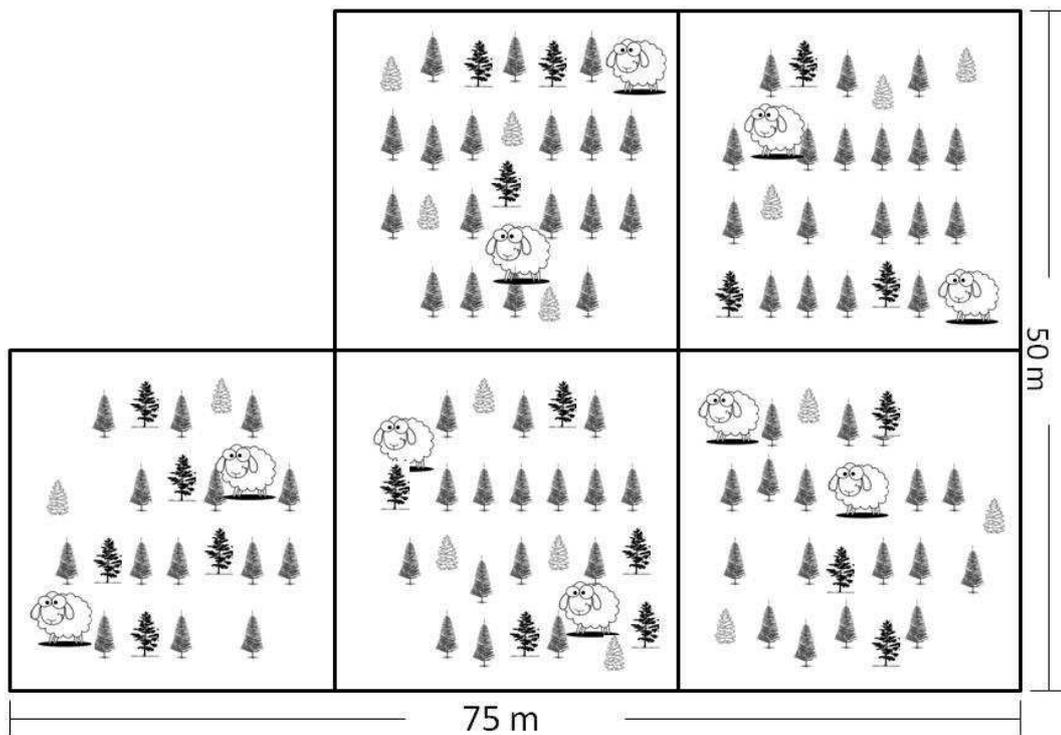


Figura C2.1. El diseño experimental consistió en cinco corrales de 25 x 25 m (réplicas). En cada uno se plantaron 20 individuos de cuatro especies de pino: *P. contorta* (alta invasividad), *P. ponderosa* y *P. radiata* (moderada invasividad) y *P. jeffreyi* (baja invasividad). En cada corral se colocó la carga ganadera recomendada para el sitio.

Análisis de datos

Para evaluar la preferencia de la oveja entre las cuatro especies se llevaron a cabo Modelos Lineales Generalizados Mixtos (GLMM) (Zuur *et al.* 2009). Se consideró la variable corral como efecto aleatorio para contemplar la variación posible entre las réplicas que corresponden a corrales diferentes pero en sitios adyacentes. La variable explicativa fue la especie de pino. Los datos de las variables respuesta: ápices comidos, número de ramas comidas, individuo defoliado y supervivencia se ajustaron a una distribución binomial, mientras que la variable diferencia de altura a una distribución beta. Todos los modelos fueron ajustados a una función de enlace *logit*. Se modeló: a) la probabilidad de cada especie de ser ramoneada; b) la reducción relativa en altura (altura inicial – altura final / altura inicial) de cada especie; c) la probabilidad de daño en el ápice de cada especie; d) la proporción de ramas ramoneadas de cada especie; e) la probabilidad de cada especie de ser defoliada y f) la probabilidad de supervivencia de cada especie inmediatamente luego del experimento. Los análisis se realizaron con el programa R versión 3.3.2 (R Development Core Team 2018). Para realizar los GLMM se utilizó la función “glmer” del paquete “lme4” (Bates *et al.* 2015). Se realizaron pruebas de comparaciones múltiples a posteriori, en donde se analizaron las diferencias estadísticas entre cada especie y el resto. Es decir, si C: *P. contorta*, P: *P. ponderosa*, R: *P. radiata*, J: *P. jeffreyi*; las comparaciones que se realizaron son las siguientes: C con PRJ; R con CPJ; P con CRJ y J con CPR. El método de ajuste utilizado fue el método Scheffe. Para este análisis se utilizó la función “lsmeans” del paquete “lsmeans” (Lenth 2016).

Resultados

Se evaluó la probabilidad de una plántula de ser ramoneada de dos maneras, por un lado considerando ramoneo positivo siempre que el ápice y/o una rama fue dañado (Probabilidad de ramoneo (A+R)), y por otro lado se evaluó la probabilidad de ramoneo considerando ramoneo positivo siempre que el ápice y/o una rama fue dañada y/o si la plántula fue defoliada (Probabilidad de ramoneo (A+R+D)). En el primer caso (Probabilidad de ramoneo (A+R)) *P. contorta* presentó una probabilidad de 60% de ser ramoneada, *P. ponderosa* de 29%, *P. radiata* de 31% y *P. jeffreyi* presentó 51% de probabilidad de ramoneo. Se observaron diferencias estadísticamente significativas

entre la probabilidad de ramoneo de *P. contorta* y *P. Jeffreyi* con la probabilidad de ramoneo de *P. ponderosa* y *P. radiata* (Figura C2.2A). En el segundo caso (Probabilidad de ramoneo (A+R+D)) *P. contorta* presentó una probabilidad de 68%, *P. ponderosa* de 58%, *P. radiata* de 29% y *P. jeffreyi* presentó 84% de probabilidad de consumo. Se observaron diferencias estadísticamente significativas entre la probabilidad de consumo de *P. contorta* y *P. ponderosa* y el resto de las especies, entre *P. radiata* y el resto de las especies y entre *P. jeffreyi* y el resto de las especies (Figura C2.2B).

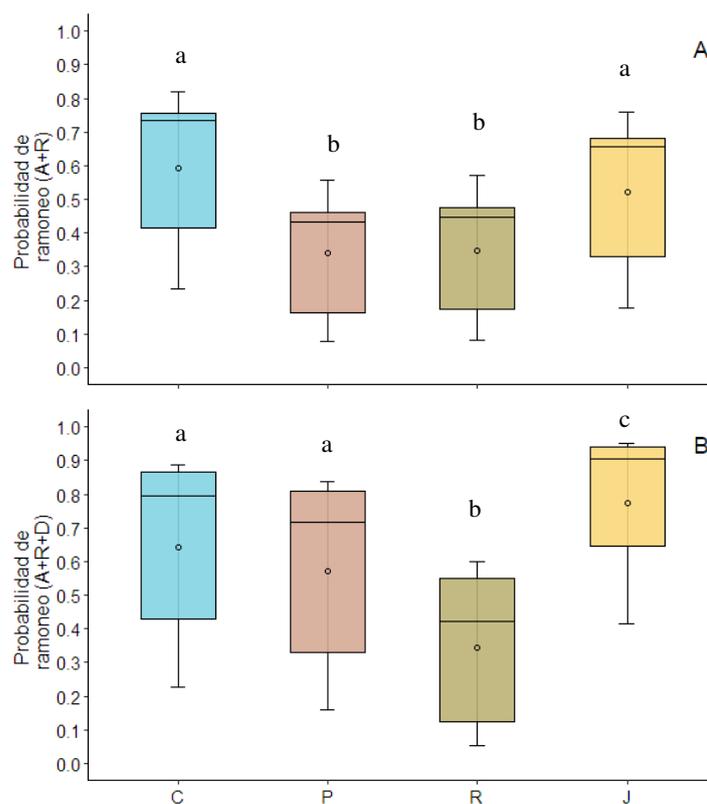


Figura C2.2. Probabilidad de plántulas de cuatro especies de pino con distinta invasividad de ser ramoneadas A) Plántulas con ápices y/o ramas comidas, B) Plántulas con ápices y/o ramas comidas y/o defoliadas. C: *P. contorta* (alta invasividad), P: *P. ponderosa* (moderada invasividad), R: *P. radiata* (moderada invasividad), J: *P. jeffreyi* (baja invasividad). Letras diferentes por encima de las barras indican diferencias estadísticamente significativas (Método Scheffe). El punto en cada caja corresponde a la media, la línea horizontal a la mediana. Los bigotes representan el error estándar.

Se observó una probabilidad de reducción en altura relativa de 2% en *P. contorta* y de 1,6% en *P. ponderosa*, 1,6% *P. radiata* y 1,2% *P. Jeffreyi*, siendo la reducción de *P. contorta* diferente de *P. radiata* y *P. Jeffreyi* y la reducción de *P. ponderosa* diferente estadísticamente de *P. Jeffreyi* (Figura C2.3A). La probabilidad de ramoneo del ápice de *P. contorta* fue 44%, de *P. ponderosa* 29%, de *P. radiata* 31% y de *P. jeffreyi* 19%. Se observaron diferencias estadísticamente significativas entre *P. contorta* y *P. jeffreyi* (Figura C2.3B). La probabilidad de una rama ser ramoneada en relación al número total de ramas del individuo fue 28% en *P. contorta*, 29% en *P. ponderosa*, 27% en *P. radiata* y 18% en *P. jeffreyi*. Se observaron diferencias estadísticamente significativas entre la probabilidad de consumo de ramas de *P. jeffreyi* y *P. contorta* y *P. ponderosa* (Figura C2.3C). La probabilidad de una plántula ser defoliada, es decir que la oveja dañó las acículas pero no hubo un consumo del tallo, fue 10% en *P. contorta*, 30% en *P. ponderosa*, 1% en *P. radiata* y 56% en *P. jeffreyi*. La probabilidad de ser defoliadas difiere entre las cuatro especies (Figura C2.3D). La probabilidad de supervivencia de las cuatro especies fue alta, 92% en *P. contorta*, 90% en *P. ponderosa*, 91% en *P. radiata* y 99% en *P. jeffreyi*, siendo la probabilidad de supervivencia de *P. jeffreyi* diferente de manera estadísticamente significativa de *P. ponderosa* y *P. radiata* (Figura C2.3E).

Los resultados de las pruebas a posteriori en dónde se detalla entre cuáles especies se observaron diferencias estadísticamente significativas se muestran el Apéndice de este capítulo en la Tabla C2.1

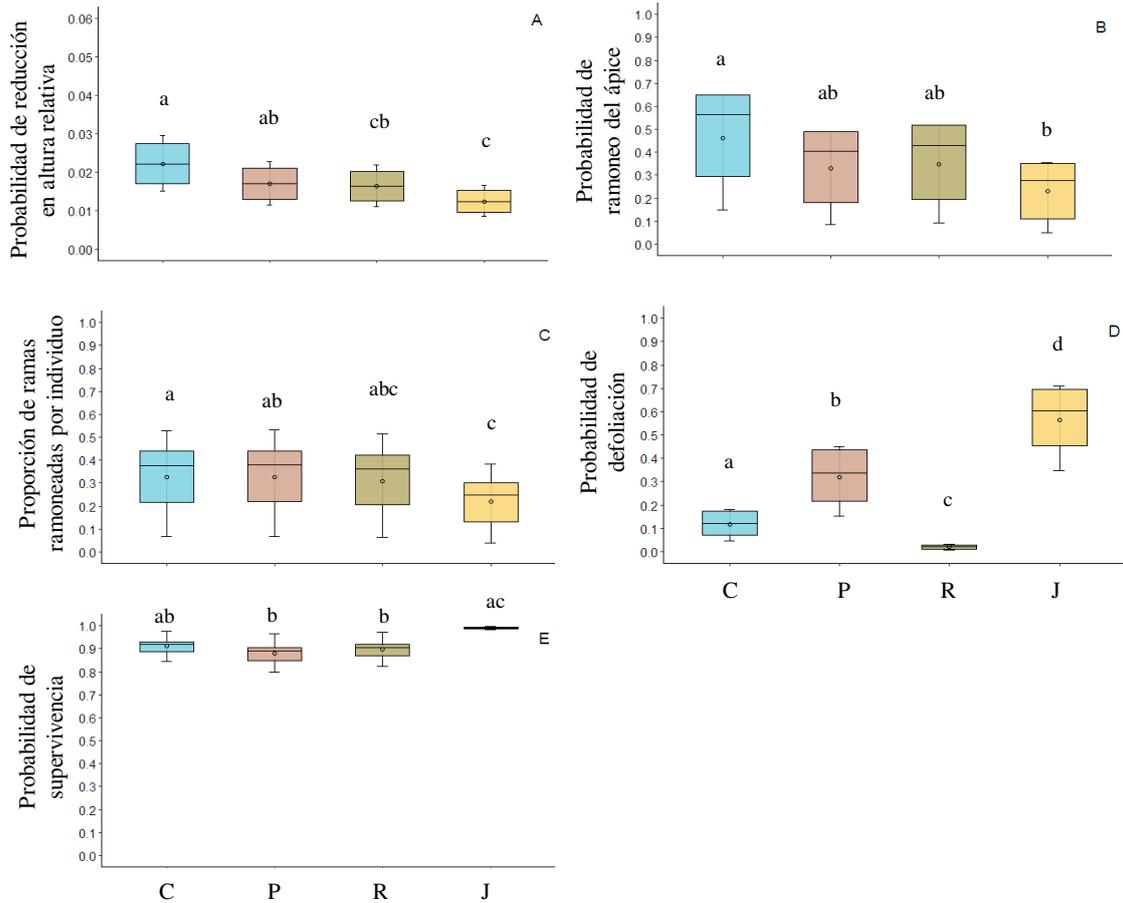


Figura C2.3. A) Probabilidad de Reducción relativa en altura de plántulas de cuatro especies de pino con distinta invasividad; B) Probabilidad de ramoneo de ápices de cuatro especies de pino; C) Probabilidad de una rama ser ramoneada en relación al total de ramas por individuo de cuatro especies de pino; D) Probabilidad de individuos de cuatro especies de pino de ser defoliados; E) Probabilidad de supervivencia al ramoneo de cuatro especies de pino. C: *P. contorta* (alta invasividad), P: *P. ponderosa* (moderada invasividad), R: *P. radiata* (moderada invasividad), J: *P. jeffreyi* (baja invasividad). Reducción relativa en altura= ((altura inicial – altura final) / altura inicial). Letras diferentes por encima de las barras indican diferencias estadísticamente significativas (Método Scheffe). El punto en cada caja corresponde a la media, la línea horizontal a la mediana. Los bigotes representan el error estándar.

Discusión

En este estudio se evaluó la preferencia de consumo de la oveja entre cuatro especies de pino reconocidas a escala global por tener diferente capacidad invasora: *P. contorta* (alta invasividad), *P. ponderosa* (invasividad media), *P. radiata* (invasividad media) y *P. jeffreyi* (baja invasividad). La hipótesis testada fue que los herbívoros podrían ser uno de los componentes que modulen este gradiente de invasión observado. Sin embargo, se observó que todas las especies fueron ramoneadas, aunque el grado de daño y los patrones de herbivoría fueron variables entre las cuatro especies. A nivel general, *P. jeffreyi*, *P. contorta*, y *P. ponderosa* fueron las especies más preferidas, seguidas de *P. radiata*. Es decir, que a partir de los resultados obtenidos en esta tesis se podría pensar que la oveja no estaría modulando el patrón de invasividad observado.

En numerosos estudios se reportó un control de la invasión de plantas con herbivoría (Cadenasso *et al.* 2002; Chauchard *et al.* 2006; Boulant *et al.* 2008; Becerra y Bustamante 2009; Capó *et al.* 2016). Sin embargo, la palatabilidad diferencial puede impedir el control de ciertas especies (Augustine y McNaughton 1998, Mayle 1999, Westoby 1999, Averill *et al.* 2016, Erickson *et al.* 2017, Averill *et al.* 2018). La palatabilidad, más que una definición absoluta es un concepto relativo que puede variar dependiendo de las características químicas y físicas de la planta y estas características, a su vez, varían con la ontogenia (Westoby 1974). La preferencia del herbívoro puede variar en función de la presencia relativa de plantas palatables en la comunidad y en función de las necesidades nutricionales del herbívoro. Con respecto a la oveja, Crozier y Ledgard (1990) observaron un consumo diferencial entre especies de pino, siendo *P. radiata* y *P. contorta* las especies más consumidas, seguidas por *P. sylvestris*, *P. ponderosa*, *Larix decidua*, *Pseudotsuga menziesii*, y *P. nigra*. En este estudio se observó que las especies más preferidas fueron *P. Jeffreyi*, luego *P. contorta* y *P. ponderosa* aproximadamente en igual grado y por ultimo *P. radiata*. Este patrón no se corresponde, sobre todo en el caso de *P. radiata* con los resultados del estudio de Crozier y Ledgard (1990).

Al finalizar el experimento realizado en este estudio, existieron individuos que mantenían el mismo número de ramas y la misma altura que al inicio del experimento, sin embargo, se encontraban totalmente defoliados. Estos diferentes patrones de herbivoría observados (daño en ápice, ramas laterales y/o sólo acículas) pueden deberse

a que los individuos de diferentes especies, aun cuando todos tenían aproximadamente la misma edad, presentaron características morfológicas diferentes. A partir de un estudio de variables químicas y físicas de los mismos individuos utilizados para este trabajo, se observó que *P. jeffreyi* y *P. ponderosa* fueron las especies que presentaron mayor dureza (Zamora Nasca *et al*, datos no publicados). Por esta razón, en primera instancia, se evaluó la probabilidad de ramoneo por individuo de cada especie teniendo en cuenta por un lado solo los casos donde la plántula sufrió daño en el ápice y/o en las ramas (A+R) y por otro lado, cuando la plántula sufrió daños en ápice, ramas y/o acículas (A+R+D). Estos dos análisis arrojan patrones de probabilidades de ramoneo diferentes, en el primer caso (A+R) se observa una tendencia a una mayor preferencia por *P. contorta* y *P. jeffreyi* y luego *P. ponderosa* y *P. radiata*. En el segundo caso (A+R+D) la tendencia fue una mayor preferencia por *P. jeffreyi*, seguido de *P. contorta* y *P. ponderosa* y luego *P. radiata*. Cingolani *et al.*, (2005) midieron diferentes características funcionales de las plantas (altura, área foliar específica y dureza foliar) y estimaron la selectividad de la oveja y el índice de respuesta al pastoreo para 35 especies de plantas. Ellos observaron que características que indican alta calidad, entre ellas, la baja dureza, son de hecho evitadas, sugiriendo que las defensas químicas podrían estar jugando un rol más importante que las defensas físicas. Por otro lado, Villalba y Provenza, (1999) plantearon la hipótesis de que la estructura del alimento y la composición nutricional interactúan para determinar la preferencia de los corderos, así, cuando presentan necesidad de algún nutriente en particular, la composición bioquímica es más importante que la estructura al determinar la preferencia. Este patrón fue también observado por Evju *et al.*, (2009). En este trabajo, los autores investigaron la selectividad de la oveja entre 22 especies de hierbas en un hábitat alpino en el sur de Noruega y observaron que la oveja seleccionó hierbas grandes y de floración tardía que tenían alta calidad nutricional. En nuestro estudio el consumo en alta proporción de *P. jeffreyi*, aun cuando su estructura física no sea la ideal, podría estar explicado por una mayor calidad nutricional para la oveja.

Como se observó en el capítulo anterior, el grado de daño para un control efectivo dependerá también de la carga ganadera. La carga ganadera efectiva para el control de la invasión estará determinada por el grado de invasión, la palatabilidad de la especie invasora y su velocidad de regeneración. Si la especie a controlar no es palatable, puede ser necesario un manejo del ganado concentrando altas cargas en

estaciones claves. Mobæk *et al.*, (2009) observaron que la oveja presentó un uso uniforme del hábitat a altas densidades, mientras que a bajas densidades presentó una mayor selección por tipos de hábitats más productivos. Particularmente, aun cuando *P. contorta* fue preferido por la oveja en este experimento, se observó en el capítulo anterior, que un control efectivo de la invasión que pueda garantizar la mortalidad de las plántulas se daría bajo cargas ganaderas de moderadas a altas (Zamora Nasca *et al.* 2018). Por último, con respecto a la velocidad de regeneración, entre las especies de pinos más plantadas en Nueva Zelanda, Ledgard, (2001) plantea el siguiente gradiente en vigor de regeneración: *P. contorta*, *P. sylvestris* y *Pseudotsuga menziesii*, > *P. nigra*, *Larix decidua* y *P. radiata* > *P. ponderosa* y *P. muricata*. Este patrón de regeneración dependerá de la estación en que se produzca el daño y de comportamientos particulares de algunas especies en respuesta al daño, como una sobrecompensación luego de la herbivoría (Edenius *et al.* 1993). Este último aspecto se abordará en el capítulo 4 de esta tesis.

Por último, otro factor a considerar es que las defensas químicas de las plantas pueden variar con la ontogenia de la planta, influenciando el patrón de herbivoría (Searle y Shipley 2008, Barton y Koricheva 2010). Iason *et al.*, (2011) observaron que el ciervo presentó una relación negativa entre la concentración de δ^3 -careno y el consumo de individuos de *P. sylvestris* mayores a cinco años, sin embargo no hubo una relación entre la concentración de δ^3 -careno y el consumo de individuos *P. sylvestris* menores de tres años. Crozier y Ledgard, (1990) observaron que un daño efectivo se alcanzó sobre plántulas menores a dos años. A partir de los resultados de este capítulo y del capítulo 1 se sugiere que, más importante que la edad, es que las plántulas presenten una baja proporción de ramas lignificadas para garantizar el consumo por debajo del primer ciclo de acículas y así evitar el rebrote y asegurar su mortalidad.

A partir de este estudio, se puede concluir que la herbivoría por oveja podría no ser uno de los componentes que favorecen el gradiente de invasión observado a nivel global y local, ya que se observó que consume las cuatro especies de pino con las que se trabajó en este experimento, aunque el grado de daño observado sobre cada una fue variable. Por el contrario, se puede destacar que el control de la invasión de la especie *P. contorta*, altamente invasiva a nivel global y *P. ponderosa*, con mayor capacidad invasora a escala de Patagonia, es posible por medio de la herbivoría por oveja, sin

embargo se sugiere la aplicación de un manejo del ganado en estaciones claves y con cargas ganaderas de moderadas a altas.

Apéndice Capítulo 2

Tabla C2.1. Estadísticos de los contrastes realizados a posteriori del ajuste de cada modelo, método Scheffe. En negrita valores de $p < 0,005$.

Variable	Contraste	Estimado	SE	gl	valor de z	valor de p
Probabilidad de ramoneo A+R	J - C	-0,363	0,322	Inf	-1,127	0,526
	P - C	-1,282	0,330	Inf	-3,877	0,003
	R - C	-1,221	0,331	Inf	-3,688	0,0007
	R - P	0,060	0,326	Inf	0,186	0,986
	C - P	1,282	0,330	Inf	3,877	0,0003
	J - P	0,918	0,324	Inf	2,831	0,013
	C - R	1,221	0,331	Inf	3,688	0,0007
	J - R	0,858	0,325	Inf	2,638	0,023
	P - R	-0,060	0,326	Inf	-0,186	0,986
	P - J	-0,918	0,324	Inf	-2,831	0,013
	R - J	-0,858	0,325	Inf	-2,638	0,023
	C - J	0,363	0,322	Inf	1,127	0,529
Probabilidad de ramoneo A+R+D	J - C	0,892	0,376	Inf	2,367	0,049
	P - C	-0,427	0,349	Inf	-1,222	0,469
	R - C	-1,667	0,361	Inf	-4,614	<,0001
	R - P	-1,239	0,349	Inf	-3,548	0,001
	C - P	0,427	0,349	Inf	1,222	0,469
	J - P	1,319	0,377	Inf	3,494	0,001
	C - R	1,667	0,361	Inf	4,614	<,0001
	J - R	2,559	0,397	Inf	6,444	<,0001
	P - R	1,239	0,349	Inf	3,548	0,001
	P - J	-1,319	0,377	Inf	-3,495	0,001
	R - J	-2,559	0,397	Inf	-6,444	<,0001
	C - J	-0,892	0,376	Inf	-2,367	0,049
Probabilidad de	J - C	-0,601	0,124	Inf	-4,812	<,0001

reducción en altura relativa	P - C	-0,271	0,119	Inf	-2,266	0,063
	R - C	-0,324	0,120	Inf	-2,688	0,020
	R - P	-0,053	0,123	Inf	-0,430	0,923
	C - P	0,271	0,119	Inf	2,266	0,063
	J - P	-0,329	0,126	Inf	-2,606	0,025
	C - R	0,324	0,120	Inf	2,688	0,020
	J - R	-0,276	0,127	Inf	-2,165	0,081
	P - R	0,053	0,123	Inf	0,430	0,923
	P - J	0,329	0,126	Inf	2,606	0,025
	R - J	0,276	0,127	Inf	2,165	0,081
	C - J	0,601	0,124	Inf	4,812	<,0001
Probabilidad de daño en el ápice	J - C	-1,216	0,335	Inf	-3,623	0,001
	P - C	-0,649	0,318	Inf	-2,040	0,108
	R - C	-0,543	0,318	Inf	-1,709	0,214
	R - P	0,105	0,323	Inf	0,326	0,956
	C - P	0,649	0,318	Inf	2,040	0,108
	J - P	-0,566	0,338	Inf	-1,673	0,229
	C - R	0,543	0,318	Inf	1,709	0,214
	J - R	-0,672	0,339	Inf	-1,980	0,123
	P - R	-0,105	0,323	Inf	-0,326	0,956
	P - J	0,566	0,338	Inf	1,673	0,229
	R - J	0,672	0,339	Inf	1,980	0,123
	C - J	1,216	0,335	Inf	3,623	0,001
	Probabilidad de una rama ramoneada	J - C	-0,600	0,144	Inf	-4,142
P - C		0,009	0,183	Inf	0,054	0,998
R - C		-0,066	0,242	Inf	-0,273	0,969
R - P		-0,076	0,265	Inf	-0,288	0,966
C - P		-0,009	0,183	Inf	-0,054	0,998
J - P		-0,610	0,180	Inf	-3,374	0,002
C - R		0,066	0,242	Inf	0,273	0,969
J - R		-0,533	0,240	Inf	-2,221	0,070

	P - R	0,076	0,265	Inf	0,288	0,966
	P - J	0,610	0,180	Inf	3,374	0,002
	R - J	0,533	0,2403	Inf	2,221	0,070
	C - J	0,600	0,144	Inf	4,142	0,0001
Probabilidad de ser defoliado	J - C	2,406	0,385	Inf	6,245	<,0001
	P - C	1,312	0,385	Inf	3,407	0,001
	R - C	-1,913	0,780	Inf	-2,451	0,039
	R - P	-3,225	0,750	Inf	-4,299	0,0001
	C - P	-1,312	0,385	Inf	-3,407	0,001
	J - P	1,093	0,310	Inf	3,519	0,001
	C - R	1,913	0,780	Inf	2,451	0,0393
	J - R	4,319	0,751	Inf	5,749	<,0001
	P - R	3,225	0,750	Inf	4,298	0,0001
	P - J	-1,093	0,310	Inf	-3,519	0,0013
	R - J	-4,319	0,751	Inf	-5,749	<,0001
	C - J	-2,406	0,385	Inf	-6,245	<,0001
Probabilidad de supervivencia	J - C	2,314	1,049	Inf	2,206	0,073
	P - C	-0,333	0,467	Inf	-0,714	0,788
	R - C	-0,160	0,484	Inf	-0,332	0,954
	R - P	0,173	0,456	Inf	0,379	0,940
	C - P	0,333	0,467	Inf	0,714	0,788
	J - P	2,648	1,036	Inf	2,554	0,029
	C - R	0,160	0,484	Inf	0,332	0,954
	J - R	2,475	1,044	Inf	2,369	0,048
	P - R	-0,173	0,456	Inf	-0,379	0,940
	P - J	-2,648	1,036	Inf	-2,554	0,029
	R - J	-2,475	1,044	Inf	-2,370	0,048
	C - J	-2,314	1,049	Inf	-2,206	0,073

Nota: C: *P. contorta*, P: *P. ponderosa*, R: *P. radiata*, J: *P. jeffreyi*

○ Generalidades

○ Capítulo 1

○ Capítulo 2

○ **Capítulo 3 - Ramoneo diferencial sobre *Pinus contorta* en función de la comunidad de plantas: implicancias para el proceso de invasión y el manejo.**

○ Capítulo 4

○ Discusión General



Introducción

Las causas y las condiciones necesarias para la invasión exitosa de especies de plantas no nativas son el foco de numerosos estudios (Lockwood *et al.* 2013c). Existen tres factores que pueden determinar el éxito del comportamiento invasor de una especie: el número de individuos que llegan (presión de propágulos), las características intrínsecas de las especies invasoras (invasividad) y la susceptibilidad de una comunidad a ser invadida (invasibilidad) (Lonsdale 1999). Con respecto a este último factor, se ha propuesto que uno de los mecanismos que determinan la invasibilidad de una comunidad es la resistencia biótica (Elton 1958). Esta hipótesis predice que las interacciones negativas entre las especies residentes de una comunidad y las especies no nativas pueden prevenir las invasiones. Sin embargo, desde que Elton (1958) acuñó el término, se han llevado a cabo numerosos estudios teóricos y empíricos con resultados controversiales. Por ejemplo, Stotz *et al.* (2016), a partir de un meta análisis encontraron gran soporte a la resistencia biótica, pero a su vez, observaron que la magnitud de la resistencia biótica fue variable, encontrando una relación positiva con la temperatura y la precipitación, pero no encontraron evidencia de que varíe en función de la productividad primaria neta. Por otro lado, Jeschke *et al.* (2012) evaluaron el soporte de las principales hipótesis formuladas en el marco de la biología de las invasiones y sólo encontraron sustento para la hipótesis de la resistencia biótica en el 30% de los estudios empíricos revisados, aun cuando fue la hipótesis con mayor número de estudios empíricos.

La evidencia variable a favor de la resistencia biótica llevó al planteo del concepto de “paradoja de la invasión” (Fridley *et al.* 2007) el cual se refiere al cambio en la dirección de la relación entre la diversidad de especies nativas y la invasión a medida que cambia la escala espacial de estudio, siendo generalmente negativa a pequeña escala y positiva a mayor escala. Esto sugiere que existen diferentes procesos influenciando el éxito en la invasión a diferentes escalas (Tarasi y Peet 2017). Así, Nunez-Mir *et al.* (2017) sostienen que las causas de los resultados variables pueden deberse a procesos como la facilitación y la aceptación biótica a pequeña escala, o artefactos estadísticos a medida que va variando la escala de estudio. Es decir que, si bien generalmente se asume que los ecosistemas diversos y estructuralmente complejos son menos invadidos (Levine 2000; Naeem *et al.* 2000; Loydi *et al.* 2010; Iannone *et al.* 2016), algunos estudios sugieren, particularmente para ambientes de bosques, que esto

puede deberse a ciertos aspectos que están enmascarando su invasibilidad, como características propias de las especies que son introducidas deliberadamente (tolerantes a la sombra, de rápido crecimiento y sucesionalmente tempranas), fenómenos de *lag-phase* más prolongados, aislamiento de los parches y distancias a la fuente de propágulos (Martin *et al.* 2009; Essl *et al.* 2011, 2012). Es decir que la invasibilidad, más allá de la diversidad del sistema, puede ser variable entre ecosistemas en función del grupo funcional que invade o del ensamble de especies de la comunidad residente, entre otros factores.

La invasión de especies de pináceas en el Hemisferio Sur (Australia, Nueva Zelanda, Sudáfrica y más recientemente en Sudamérica) está ampliamente descrita (Richardson *et al.* 1994, 2007; Nuñez *et al.* 2017). Como se mencionó en la Introducción general, entre las especies de pino se observó una diferencia en el grado de invasividad explicada por una serie de características que las convierten en dominantes, como la masa de las semillas pequeña, un periodo juvenil corto e intervalos entre producciones de semillas cortos y con una producción abundante (Rejmánek y Richardson 1996). Sin embargo, existen muchos otros factores a tener en cuenta que influyen la invasión de pinos, como la presión de propágulos (Pauchard *et al.* 2016), factores climáticos (*i.e.* valores medios y extremos de temperatura y precipitación, número medio de heladas anuales) (Nuñez y Medley 2011) e interacciones bióticas como ectomicorrizas o endófitos (Nuñez *et al.* 2013; Gundale *et al.* 2016), herbivoría (Relva *et al.* 2010), predación de semillas (Nuñez *et al.* 2008b) o el tipo de vegetación (Taylor *et al.* 2016). En estudios previos, se observó que el patrón de invasión de pináceas varía en función de la comunidad de plantas, siendo los bosques y matorrales las comunidades con menor invasibilidad, luego los pastizales y por último las dunas y el suelo desnudo (Richardson *et al.* 1994). Sin embargo, se observaron casos de invasión en bosques nativos abiertos, claros de bosques y matorrales con vegetación baja (Sarasola *et al.* 2006; Simberloff *et al.* 2010; Taylor *et al.* 2016). Este patrón puede estar afectado por múltiples factores interactuando de manera compleja, como el régimen de disturbios (Hobbs y Huenneke 1992, Lonsdale 1999), la cobertura del suelo, la estructura y composición de la vegetación donde invade (Richardson *et al.* 1994; Taylor *et al.* 2016) y la herbivoría (Relva *et al.* 2010).

Particularmente, la herbivoría por mamíferos es un fuerte regulador de la comunidad de plantas, influenciando entre otros atributos, la estructura y abundancia de

la población de plantas (Huntly 1991; Augustine y McNaughton 1998; Danell y Bergström 2003) y la invasión de plantas (Knapp *et al.* 2008; Loydi y Zalba 2009; Loydi *et al.* 2010; Moe *et al.* 2016; Russell *et al.* 2017; Weller *et al.* 2018). En el caso de las Pináceas, como se mencionó en la Introducción general de esta tesis y en los capítulos anteriores, existen estudios que reportan efectos positivos de los ungulados sobre la invasión (Bartolomé *et al.* 2008; Nuñez *et al.* 2008a; Relva *et al.* 2010; de Villalobos *et al.* 2011; Osem *et al.* 2011) y estudios con efectos negativos (Chauchard *et al.* 2006; Sarasola *et al.* 2006; Boulant *et al.* 2008; Becerra y Bustamante 2009). Probablemente, estos resultados contradictorios pueden explicarse por medio del estudio controlado de las diferentes variables que juegan en la interacción planta-herbívoro, como el tipo de herbívoro, la carga del herbívoro, la especie de planta y la comunidad de plantas residente, variables que resultaron significativas en estudios previos (Loydi y Distel 2010).

Para conocer el rol de los herbívoros en el gradiente de invasión de pináceas observado en este estudio se llevó a cabo un experimento donde se controló la especie de herbívoro, la carga ganadera y la especie de pino y se puso a prueba la influencia de la comunidad de plantas residente. A partir de esto se evaluó si los herbívoros, particularmente las ovejas, estarían actuando como un factor que promueve la invasión o como un factor que podría estar mitigando la invasión diferencial entre estos sitios. Para esto se establecieron corrales en dos comunidades de plantas, pastizal y matorral abierto, con una carga de ovejas recomendada para cada sitio en función de la disponibilidad de forraje y se evaluó el daño por herbivoría sobre plántulas de *Pinus contorta* menores a dos años. Se sabe que la preferencia de la oveja, como todo herbívoro, varía en función del contexto de la vegetación (Villagra *et al.* 2013); si prefieren consumir un mayor número de plántulas de pino en la comunidad de matorral que en el pastizal, podrían estar favoreciendo al patrón de invasión observado (mayor invasión en pastizal que matorral). Por el contrario, si la oveja consume un mayor número de plántulas de pino en pastizal que en matorral, podrían estar actuando como un factor clave para mitigar el gradiente de invasión observado. En el capítulo 1 se observó que efectivamente se pueden controlar las plántulas de pino en pastizales con la herbivoría por ovejas. El conocimiento de la preferencia diferencial por el pino en relación a la comunidad circundante es una información clave para la comprensión de esta interacción y para el manejo de la invasión de pinos.

Métodos

Diseño experimental

Con el fin de evaluar el ramoneo de pináceas por ungulados en diferentes comunidades, se llevó a cabo un experimento en la Estancia Fortín Chacabuco, en donde se establecieron cinco corrales como los descritos en la sección Diseño experimental en Métodos generales en una comunidad de pastizal y cinco corrales en una comunidad de matorral abierto (Figura C3.1; Ver Tabla 1 y Tabla 2 del Apéndice de este capítulo para una descripción de las especies presentes en cada comunidad). Cada corral en las diferentes comunidades correspondió a una réplica. En cada corral se colocó un número de ovejas correspondiente a la carga recomendada de acuerdo a la oferta forrajera del sitio (0,2 – 0,3 capones/ha/año en pastizal y 0,1 – 0,2 capones/ha/año para matorral abierto) lo que correspondió a dos capones por corral en pastizal durante cuatro días y dos capones por corral en matorral durante tres días. En cada corral se plantaron 40 plántulas de *P. contorta* provenientes de invernadero menores a dos años (35,8 cm de altura media, DE 7,9) de manera sistemática. Se registró el número de plántulas ramoneadas, presencia de daño en el ápice, número de ramas totales al comienzo del experimento y el número de ramas al final del experimento, la altura máxima antes y después del tratamiento y la probabilidad de supervivencia inmediatamente después del tratamiento. Para estimar la supervivencia se consideró que los individuos que sufrieron daño en el 100% de las ramas no sobrevivieron. El experimento se llevó a cabo en primavera, en Octubre de 2016, estación con oferta de forraje circundante de alta calidad en ambas comunidades.

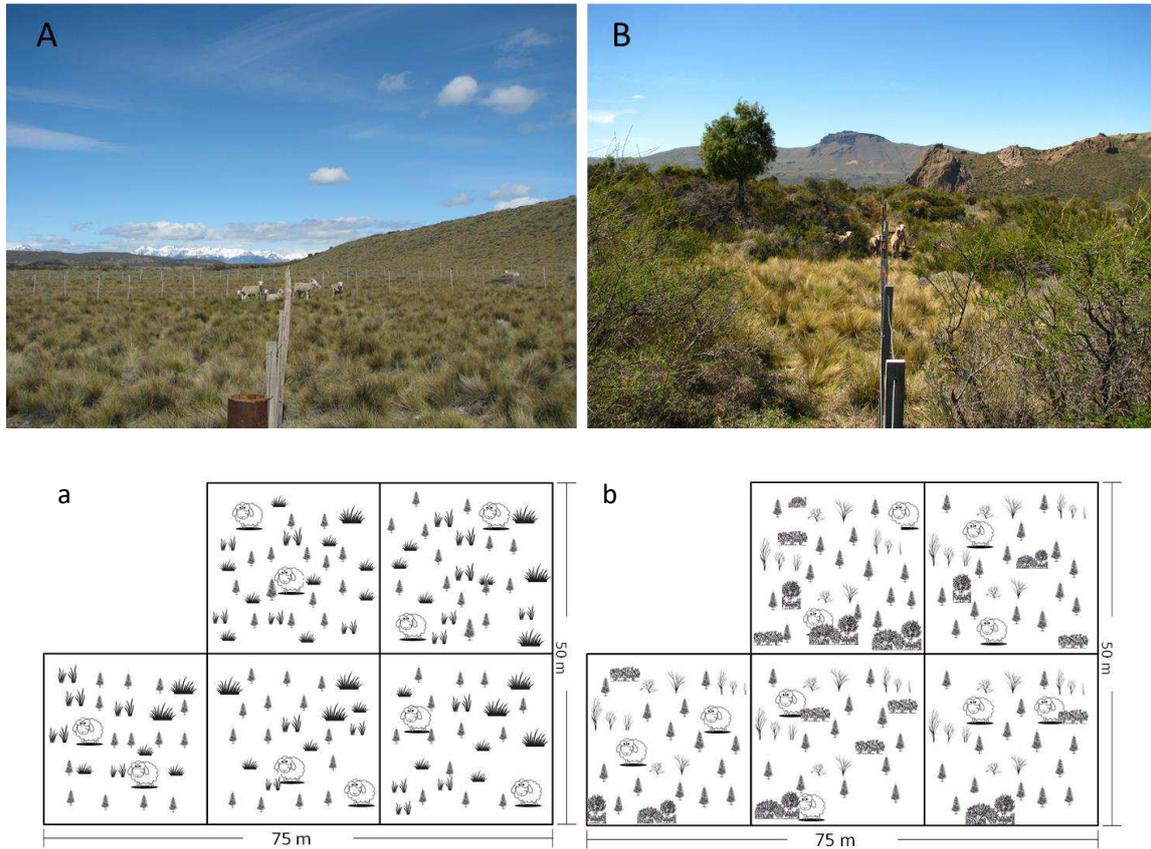


Figura C3.1. El diseño experimental consistió en cinco corrales de 25 x 25 m ubicados en pastizal (A, a) y cinco corrales de 25 x 25 m ubicados en matorral (B, b). En cada uno se plantaron 40 individuos de *P. contorta* y se colocó la carga ganadera recomendada para el sitio.

Análisis de datos

Para probar si la herbivoría por oveja afectó diferencialmente a las plántulas de *P. contorta* en la comunidad de pastizal o matorral se ajustaron Modelos Lineares Generalizados Mixtos (GLMM) (Zuur *et al.* 2009; Crawley 2013). Los modelos fueron ajustados considerando la variable corral como efecto aleatorio para contemplar la variación posible entre las réplicas que corresponden a corrales diferentes pero adyacentes. La variable explicativa fue el tipo de comunidad. Los datos de las variables respuesta plántulas ramoneadas, ápices dañados, número de ramas comidas y supervivencia se ajustaron a una distribución binomial, mientras que la variable diferencia de altura a una distribución beta. Todos los modelos fueron ajustados a una función de enlace *logit*. Se modeló para cada tipo de comunidad a) la probabilidad de

ramoneo de las plántulas; b) la probabilidad de daño en el ápice; c) la probabilidad de ramoneo de una rama en función del número total de ramas del individuo; d) la reducción relativa en altura (altura inicial – altura final / altura inicial) y e) la probabilidad de supervivencia al finalizar el experimento. Para los análisis de los modelos c y d se excluyeron las plántulas no comidas. Los análisis se realizaron con el programa R versión 3.3.2 (R Development Core Team 2018). Para realizar los GLMM se utilizó la función “glmer” del paquete “lme4” (Bates *et al.* 2015).

Resultados

En promedio, las ovejas consumieron más plántulas de *P. contorta* en pastizal que en matorral. La altura media inicial de las plántulas fue $35,97 \pm 0,62$ cm en pastizal y $35,8 \pm 0,52$ cm en matorral, mientras que la altura final de las plántulas fue $25,55 \pm 0,64$ cm en pastizal y $29,05 \pm 0,58$ cm en matorral. La probabilidad de una plántula de ser ramoneada estimada por el modelo fue significativamente mayor en pastizal que en matorral, 93% y 62% respectivamente ($z=-6,1$, $p<0,05$; Figura C3.2A). De forma similar, la probabilidad de ramoneo del ápice estimada por el modelo fue significativamente mayor en pastizal que matorral, 93% y 60% respectivamente ($z=-6,26$, $p<0,05$; Figura C3.2B).

Entre los individuos ramoneados, la probabilidad de ramoneo de una rama en relación al número total de ramas de la plántula estimada por el modelo fue 64% en matorral y 53% en pastizal, siendo las diferencias estadísticamente significativas ($z=3,45$, $p<0,05$; Figura C3.2C).

Entre los individuos ramoneados, la reducción relativa en altura (altura inicial – altura final / altura inicial) estimada por el modelo como resultado de la herbivoría fue similar en ambas comunidades 29% y 31% para matorral y pastizal respectivamente ($z=-0,92$, $p= 0,36$; Figura C3.2D). De igual manera, se observó una probabilidad de supervivencia de las plántulas de *P. contorta* al terminar el experimento de 80% para ambos tipos de vegetación ($z= 0,2$, $p=0,84$; Figura C3.2E).

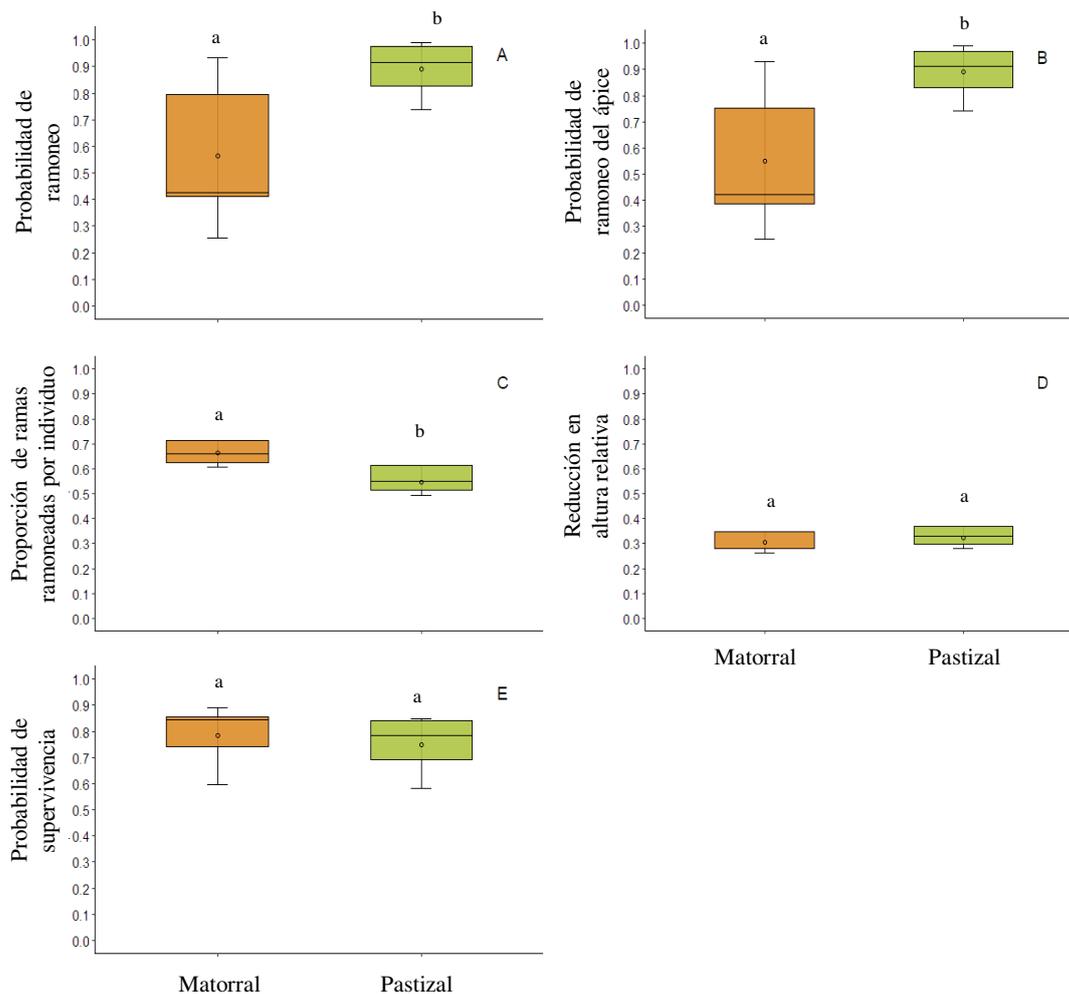


Figura C3.2. Herbivoría por oveja sobre plántulas de *Pinus contorta* en dos comunidades de plantas: matorral y pastizal. A) Probabilidad de ramoneo ($z_{(gl: 1)}=-6,1$, $p<0,05$). B) Probabilidad de ramoneo del ápice ($z_{(gl: 1)}=-6,26$, $p<0,05$). C) Probabilidad de ramoneo de una rama en función del número total de ramas del individuo ($z_{(gl: 1)}=3,45$, $p<0,05$). D) Reducción relativa en altura luego del experimento (altura inicial – altura final / altura inicial) ($z_{(gl: 1)}=-0,92$, $p= 0,36$). E) Probabilidad de supervivencia inmediatamente al finalizar el experimento ($z= 0,2$, $p=0,84$). Letras diferentes por encima de las barras indican diferencias estadísticamente significativas ($p<0,05$). El punto en cada caja corresponde a la media de los datos, la línea horizontal a la mediana. Los bigotes corresponden al error estándar.

Discusión

Los resultados obtenidos en este estudio sugieren que la herbivoría por oveja podría afectar el proceso de invasión de *Pinus contorta* por medio del ramoneo de plántulas tanto en matorral como pastizal. Si bien la probabilidad de supervivencia es similar entre ambientes, el patrón de daño observado entre ambientes difiere y esto podría afectar de manera diferencial las poblaciones de ambos ambientes a largo plazo. En el caso del pastizal, podría afectar a toda la población por igual y en el caso del matorral, podría afectar una fracción menor de la población pero de manera más intensa, lo que podría provocar mayores cambios morfológicos en las plantas. Las comunidades que carecen de especies leñosas, como los pastizales templados, son reconocidos globalmente por ser relativamente más susceptibles a la invasión por pináceas que comunidades más diversas y estructuralmente más complejas (e.g. matorrales) (Richardson *et al.* 1994; Rundel *et al.* 2014). Así, el mayor número de plántulas dañadas por herbivoría en pastizal que en matorral observado en este trabajo podría contribuir a disminuir la vulnerabilidad a la invasión de los pastizales. Sin embargo, al momento de interpretar los resultados obtenidos en este estudio se debe tener en cuenta que el trabajo se llevó a cabo en un tipo particular de pastizal y de matorral con las características de vegetación descritas en las secciones “Área de estudio” del capítulo de generalidades y “Diseño experimental” de este capítulo. Probablemente en otros ambientes con otras características estos resultados diferirían.

Aun cuando la proporción de plántulas ramoneadas en pastizal fue mayor que en matorral, cuando una plántula fue encontrada y ramoneada en el matorral, la severidad del daño fue mayor ya que la oveja dañó más ramas por plántula que en el pastizal. Esta medición (proporción de ramas ramoneadas por plántula) es un factor importante a tener en cuenta en el control de las invasiones ya que bajos niveles de daño pueden producir un retardo en el crecimiento y la maduración de los pinos (Zamora *et al.* 2001) pero no garantiza la mortalidad de la plántula (Crozier y Ledgard 1990). Con el grado de daño observado bajo la carga ganadera recomendada utilizada en este experimento (0,2 – 0,3 capones/ha/año en pastizales y 0,1 – 0,2 capones/ha/año en matorrales), las plántulas presentaron 80% de probabilidad de supervivencia en ambas comunidades (asumiendo que sólo las plántulas 100% dañadas no sobreviven). Si el acceso de las ovejas al sector de invasión de plántulas en la estación de crecimiento es dificultoso, la eficiencia del control de los pinos probablemente será baja.

Los factores principales que reducen el éxito en el establecimiento de las especies no nativas son la competencia con las plantas nativas, la riqueza de especies de la comunidad local y la herbivoría por insectos y mamíferos (Levine *et al.* 2004). El ensamble de vegetación de la comunidad donde invade puede ejercer una competencia diferencial de pastos y de arbustos sobre las plántulas de pino tanto a nivel superficial (*e. g.* competencia por luz) como a nivel subterráneo (*e. g.* competencia de las raíces) (Saunders & Puettmann 1999; Grotkopp *et al.* 2002; Rebollo *et al.* 2002; Buckley *et al.* 2005; Baraza *et al.* 2006; Graff *et al.* 2007). Futuros estudios deberían llevarse a cabo para evaluar posibles relaciones de facilitación o competencia que pueda haber entre la vegetación local y los renovales de pinos. También es importante tener en cuenta la historia de pastoreo de la comunidad y los cambios en la frecuencia de disturbios (Vila *et al.* 2007; Chytrý *et al.* 2008). Jeschke *et al.* (2012) observaron que las hipótesis dentro del marco de la biología de las invasiones con mayor sustento en estudios empíricos son aquellas que tienen en cuenta la interacción de la especie exótica invasora con el ambiente donde invade. Es decir que ninguno de los factores detallados anteriormente actúa de manera independiente, sino más bien su combinación y las características específicas del contexto son importantes (Lockwood *et al.* 2013d). A partir de los resultados de este experimento se podría pensar en la herbivoría por oveja como un factor importante que determina el establecimiento de las pináceas pero posiblemente no es una de las causas del gradiente de invasión observado entre comunidades (donde los pastizales son más invadidos que los matorrales y los matorrales que los bosques) es decir que, posiblemente, hay otros factores modelando este patrón de invasión. Recientemente, Taylor *et al.* (2016) cuantificaron la abundancia y tamaño de individuos de *P. contorta* en seis ecoregiones invadidas y observaron que el gradiente de invasión pastizal > matorral > bosque no es tan claro ya que en el caso del matorral, el establecimiento de los pinos difiere si la estructura del matorral varía. Así, características específicas del hábitat y factores bióticos (*e.g.* estructura y tipo de la vegetación, herbivoría o mutualismos) podrían ser más importantes en la determinación del éxito en el establecimiento ya que la tasa de invasión y su extensión es contexto-dependiente (Chytrý *et al.* 2008; Taylor *et al.* 2016).

En numerosos estudios se observó que la invasión de plantas puede controlarse con la herbivoría (Cadenasso *et al.* 2002; Chauchard *et al.* 2006; Boulant *et al.* 2008; Becerra y Bustamante 2009; Capó *et al.* 2016). Sin embargo, la preferencia del

herbívoro va a variar dependiendo de la presencia relativa de plantas palatables y de la estructura y composición de la comunidad de plantas. Se observaron casos donde la herbivoría sobre especies no nativas fue menor cuando los individuos se encontraban bajo arbustos nativos que cuando se encontraban en sitios abiertos (Facelli y Temby 2002). Boulant *et al.* (2008) observaron que el pastoreo reduce la tasa de reclutamiento tanto de *P. nigra* (no nativo) como de *P. sylvestris* (nativo) en pastizales, sin embargo, en áreas pastoreadas con presencia de arbustos, estos favorecieron el establecimiento. Si la vegetación circundante es menos palatable, esto puede aumentar el riesgo de herbivoría porque el herbívoro puede preferir el pino o puede protegerlo por medio de la “resistencia asociativa” (Hjältén *et al.* 1993; Gómez *et al.* 2001; Baraza *et al.* 2006; Kuijper *et al.* 2010). Este último proceso podría estar actuando en el presente sistema de estudio. Los arbustos podrían estar protegiendo las plántulas de *P. contorta* dificultando el acceso de la oveja a las plántulas. Bertiller y Ares (2008) observaron que la selección del alimento por la oveja es, en primer lugar, dependiente de características estructurales/visuales y, en segunda instancia, de las defensas anti herbívoros y la oferta de plantas preferidas. Pietrzykowski *et al.* (2003) observaron que la altura de la vegetación circundante de plántulas de *P. radiata* afectó la tasa de descubrimiento, la severidad y la intensidad del daño por ramoneo por herbívoros mamíferos generalistas. A su vez, Taylor *et al.* (2016) observaron a lo largo de seis regiones donde *P. contorta* está presente, que las áreas forestadas y áreas dominadas por arbustos altos presentaban menores densidades de *P. contorta* que los pastizales, mientras que áreas dominadas por arbustos de altura baja presentaron mayores densidades de individuos de pino que los pastizales. Esta protección de la plántula en presencia de arbustos de mayor altura podría permitir a los individuos de pino sobrepasar la altura de mayor susceptibilidad a la herbivoría y dificultar el control de la invasión con herbívoros en estos ambientes. Futuros estudios deberían realizarse en el área de estudio para testear el grado de protección contra la herbivoría por ovejas de los arbustos sobre plántulas de *P. contorta*.

Dos aspectos importantes para recalcar de este estudio son, por un lado, los resultados diferentes obtenidos en función de la variable respuesta analizada (número de plántulas ramoneadas o número de ramas ramoneadas por plántulas). Y por otro lado, el abordaje experimental llevado a cabo comparando diferentes comunidades. Estos dos aspectos permiten pensar en que posiblemente el patrón de invasión entre comunidades no es una línea clara, sino más bien existen numerosas variables interactuando. A su

vez, en este estudio no se midieron variables que describan la estructura de cada uno de los ambientes, ni se midió la herbivoría sobre las especies circundantes. Es decir que no es posible separar el efecto de la fisonomía de la vegetación circundante del efecto de la posible palatabilidad diferencial entre especies de los distintos ambientes. Futuros estudios deberían llevarse a cabo en donde se consideren, controlen y aborden detalladamente estas variables para poder extender las conclusiones obtenidas en este estudio a otros ambientes de pastizal y matorral.

Apéndice Capítulo 3

Lista de especies registradas en cada comunidad.

Tabla 1. Especies de plantas registradas en el pastizal, presencia de espinas y su uso como forrajeras por la oveja. Para la caracterización de cada especie se consultó la siguiente bibliografía: Bonvissuto *et al.* 2008; Zuloaga *et al.* 2008; Green & Ferreyra 2012; Siffredi 2012; Siffredi *et al.* 2013; Velasco & Siffredi 2013. Las especies sobre las que no se encontró información en la bibliografía acerca de su uso como forrajera por la oveja se denotan con un guión.

PASTIZAL

especie	espinas	uso por la oveja
<i>Acaena caespitosa</i>	frutos espinosos	no forrajera
<i>Acaena pinnatifida</i>	frutos espinosos	-
<i>Achillea millefolium</i>		-
<i>Agrostis inconspicua</i>		-
<i>Apera interrupta</i>		-
<i>Arjona patagonica</i>		-
<i>Boopis gracilis</i>		-
<i>Bromus setifolius</i>		-
<i>Carex argentina</i>		buena forrajera
<i>Carex gayana</i>		buena forrajera
<i>Carex subantarctica</i>		buena forrajera
<i>Collomia biflora</i>		
<i>Discaria articulata</i>	espinosa	-
<i>Distichlis scoparia</i>		uso de primavera-verano
<i>Draba verna</i>		-
<i>Festuca argentina</i>		no forrajera
<i>Festuca pallescens</i>		buena forrajera
<i>Holosteum umbellatum</i>		-
<i>Juncus balticus</i>		buena forrajera
<i>Mullinum spinosum</i>	espinosa	uso de primavera-verano
<i>Myosotis stricta</i>		-
<i>Ochetophilla trinervis</i>	espinosa	-

<i>Olsynium junceum</i>	-
<i>Pappostipa humillis</i>	no preferida por la oveja
<i>Pappostipa speciosa major</i>	no preferida por la oveja
<i>Pappostipa speciosa speciosa</i>	forrajera media
<i>Poa lanuginosa</i>	buena forrajera
<i>Poa ligularis</i>	buena forrajera
<i>Poa pratensis</i>	buena forrajera
<i>Rosa rubiginosa</i>	uso de primavera-verano
<i>Rumex acetostella</i>	no forrajera
<i>Senecio filaginoides</i>	no forrajera
<i>Senecio bracteolatus</i>	no forrajera
<i>Solidago chilensis</i>	no forrajera
<i>Taraxacum officinale</i>	buena forrajera
<i>Trifolium repens</i>	buena forrajera
<i>Vulpia bromoides</i>	-

Tabla 2. Especies de plantas registradas en el matorral, presencia de espinas y su uso como forrajeras por la oveja. Para la caracterización de cada especie se consultó la siguiente bibliografía: Bonvissuto *et al.* 2008; Zuloaga *et al.* 2008; Green & Ferreyra 2012; Siffredi 2012; Siffredi *et al.* 2013; Velasco & Siffredi 2013. Las especies sobre las que no se encontró información en la bibliografía acerca de su uso como forrajera por la oveja se denotan con un guión.

MATORRAL

especie	espinas	uso por la oveja
<i>Acaena caespitosa</i>	frutos espinosos	no forrajera
<i>Acaena pinnatifida</i>	frutos espinosos	-
<i>Achillea millefolium</i>		-
<i>Apera interrupta</i>		-
<i>Berberis microphylla</i>		forrajera media
<i>Bromus tectorum</i>		uso eventual en primavera
<i>Carduus thoermeri</i>		-
<i>Carex gayana</i>		buena forrajera

<i>Carex subantarctica</i>		buena forrajera
<i>Discaria articulata</i>	espinosa	-
<i>Ephedra ochreatea</i>		uso de primavera-verano
<i>Euphorbia collina</i>		no forrajera
<i>Festuca pallescens</i>		buena forrajera
<i>Gallium richardianum</i>		-
<i>Holosteum umbellatum</i>		-
<i>Hypochaeris radicata</i>		no forrajera
<i>Imperata condensata</i>		forrajera media
<i>Leymus arenarius</i>		-
<i>Maytenus boaria</i>		forrajera
<i>Mullinum spinosum</i>	espinosa	uso de primavera-verano
<i>Ochetophilla trinervis</i>	espinosa	-
<i>Pappostipa humillis</i>		no preferida por la oveja
<i>Pappostipa speciosa major</i>		no preferida por la oveja
<i>Poa lanuginosa</i>		buena forrajera
<i>Poa ligularis</i>		buena forrajera
<i>Poa pratensis</i>		buena forrajera
<i>Rosa rubiginosa</i>		uso de primavera-verano
<i>Rumex acetostella</i>		no forrajera
<i>Senecio filaginoides</i>		no forrajera
<i>Senecio bracteolatus</i>		no forrajera
<i>Solidago chilensis</i>		no forrajera
<i>Taraxacum officinale</i>		buena forrajera
<i>Viola maculata</i>		-
<i>Vulpia bromoides</i>		-

○ Generalidades

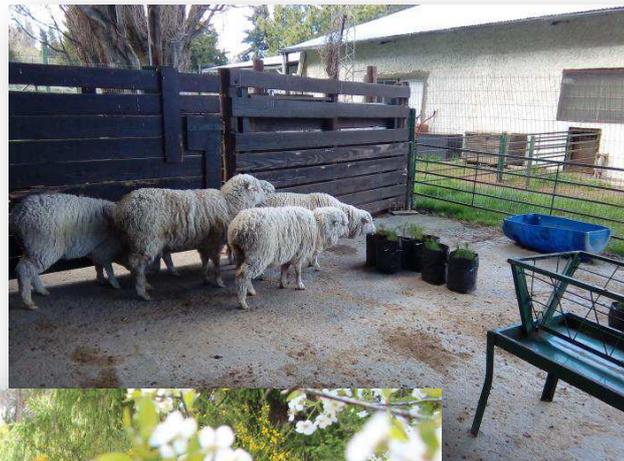
○ Capítulo 1

○ Capítulo 2

○ Capítulo 3

○ **Capítulo 4 - Respuesta diferencial de Pináceas, en función del grado de daño, a la herbivoría por ungulados domésticos y simulada**

○ Discusión General



Introducción

Las plantas y los herbívoros han co-evolucionado presentando las plantas adaptaciones a la herbivoría (*e. g.* reproducción vegetativa, meristemas a nivel del suelo) y los herbívoros adaptaciones al consumo de plantas (*e. g.* anatomía del sistema digestivo, tipos de comportamientos de alimentación) (Belsky 1986). En la interacción planta-herbívoro existen numerosos factores en juego que van a determinar el tipo de respuesta de la planta (Crawley 1997). En la mayoría de los estudios se asume una visión antagonista de esta interacción, donde la planta desarrolla diversos mecanismos de defensa contra la herbivoría (*e. g.* resistencia, tolerancia, escape temporal). Sin embargo, existe una visión alternativa que considera a estas interacciones desde el concepto de mutualismo (Agrawal 2000). Bajo este marco, las plantas en ciertas circunstancias podrían beneficiarse por la acción de los herbívoros presentando una respuesta de sobrecompensación del daño (Agrawal 2000). Se considera que existe compensación cuando el crecimiento de la planta dañada es igual al crecimiento de las plantas control no dañadas, asimismo, se considera que existió sobrecompensación y subcompensación cuando la planta dañada aumentó o disminuyó en biomasa en relación al control, respectivamente (Belsky 1986). Es decir, que en líneas generales éstas pueden presentar tres tipos de respuestas en crecimiento y adecuación a la herbivoría: A) pueden sub-compensar, en dichos casos el crecimiento y adecuación declina de forma lineal a medida que aumenta el daño por herbivoría; B) pueden compensar la pérdida de tejido hasta cierta intensidad de herbivoría pero luego de cierta intensidad la adecuación comienza a decrecer; o C) pueden sobrecompensar a moderados niveles de herbivoría, pero luego de cierto umbral, la adecuación comienza a declinar (McNaughton 1983) (Figura C4.1.). En los tres casos la respuesta correspondiente se daría a niveles bajos a medios de daño; a niveles altos de daño, la pérdida de tejido fotosintético no permitiría mantener la tasa de crecimiento. En la práctica, los resultados encontrados son variables (Edenius *et al.* 1993; Honkanen y Haukioja 1994; Relva y Sancholuz 2000; O'Reilly-Wapstra *et al.* 2014; Lurie *et al.* 2017). Los factores que pueden influir en la variabilidad de la respuesta de las plantas a la herbivoría son la especie de herbívoro, el método de consumo, la forma de la mordida, el daño por pisoteo, el depósito de orina y heces y la saliva, entre otros (Crawley 1997; Hester *et al.* 2006). Estos aspectos deben tenerse en cuenta al momento de estudiar esta interacción.

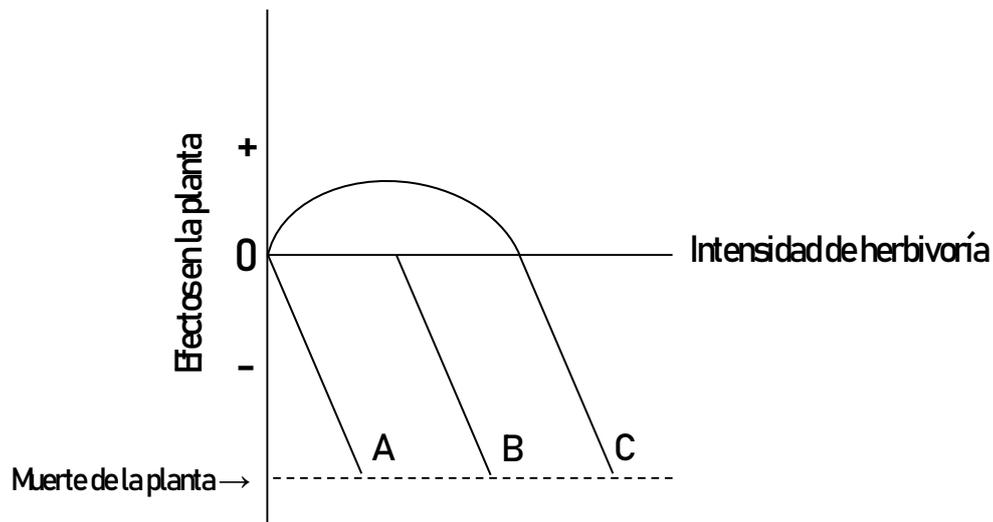


Figura C4.1. Tres hipótesis alternativas de respuesta de las plantas en función de la intensidad de herbivoría. A) la adecuación de la planta declina a medida que aumenta la intensidad de la herbivoría. B) las plantas son capaces de compensar el daño hasta cierta intensidad de herbivoría y luego la adecuación decrece con el incremento de la intensidad de herbivoría. C) la adecuación de la planta aumenta a valores moderados de herbivoría hasta cierta intensidad donde la adecuación comienza a decrecer a medida que aumenta la intensidad de herbivoría (Figura tomada de McNaughton 1983).

De los factores que pueden regular la respuesta de las plantas a distintos niveles de herbivoría, en este capítulo se abordarán el daño producido por la mordida natural (daño mecánico y deposición de saliva) y la respuesta al daño simulado manualmente (mecánico). La respuesta en ambos casos puede diferir, por un lado porque el herbívoro selecciona qué partes de la planta va a comer y el daño mecánico que produce no es homogéneo a lo largo de la planta como el daño mecánico manual. Y por otro lado porque el herbívoro al dañar la planta deposita compuestos de la saliva que pueden influenciar la respuesta de la planta. Algunos estudios han observado un efecto positivo de la saliva de los animales sobre el crecimiento y rebrote de las plantas (McNaughton 1979; Bergman 2002; Rooke 2003; Liu *et al.* 2012). Esta respuesta es atribuida a compuestos químicos presentes en la saliva, como por ejemplo la tiamina, que pueden estimular el crecimiento (McNaughton 1985). Sin embargo, la respuesta de las plantas a la saliva de los herbívoros encontrada en diferentes estudios también fue variable (Belsky 1986).

La mayoría de los estudios acerca de las respuestas de compensación de las plantas y acerca de la influencia de la saliva en el rebrote fueron realizados con

gramíneas o con especies de cultivos anuales productivos y existe poca información de la respuesta de plantas leñosas en función de la intensidad de daño (Edenius *et al.* 1993; Honkanen y Haukioja 1994; Relva y Sancholuz 2000; Liu *et al.* 2012; O'Reilly-Wapstra *et al.* 2014; Lurie *et al.* 2017). Particularmente en el marco de la invasión de plantas, ciertos estudios discuten la influencia de la resistencia a la herbivoría (defensas químicas y físicas) en la invasividad de las especies (Agrawal & Kotanen 2003; Agrawal *et al.* 2005). Sin embargo, otros estudios demuestran que la mayor invasividad de algunas especies de plantas está dada por una mayor tolerancia a la herbivoría (Rogers & Siemann 2004, 2005; Murren *et al.* 2005; Stastny *et al.* 2005; Ashton & Lerdau 2008). La tolerancia a la herbivoría es entendida como la habilidad de mantener el crecimiento y la adecuación a pesar del daño (Agrawal 2000). La capacidad compensatoria de las plantas, que es la habilidad para rebrotar luego del daño en relación a una planta no dañada, es una aproximación útil para medir la tolerancia de una planta a la herbivoría (Rogers & Siemann 2005). En los experimentos llevados a cabo en los capítulos anteriores de esta tesis se estimó la probabilidad de supervivencia de las plántulas al terminar cada experimento suponiendo que sólo las plántulas 100% dañadas no sobrevivirían. Sin embargo, no se reportan estudios donde se evalúe la respuesta en crecimiento, supervivencia y adecuación a mediano plazo de plántulas de pináceas expuestas a herbivoría por ungulados. La presencia de habilidades compensatorias en una especie exótica puede otorgarle ventajas competitivas en la nueva comunidad donde se establece e incrementar ampliamente su capacidad de invasión (Rogers y Siemann 2002). Estudiar la respuesta a mediano plazo y un posible comportamiento de compensación de los pinos a la herbivoría es clave en el estudio de la invasión de los mismos y en la búsqueda de su control (Järemo y Palmqvist 2001).

En base a lo detallado anteriormente la hipótesis de este estudio es que la respuesta a la herbivoría varía en función de la intensidad del daño y que el herbívoro puede determinar esa respuesta por medio de la forma en que realice el daño mecánico con la mandíbula y del depósito de saliva. Los objetivos específicos de este capítulo son: 1) evaluar la respuesta en crecimiento y supervivencia de plántulas de pino con comportamiento invasor sometidas a diferentes intensidades de daño por ovinos, 2) evaluar la respuesta en crecimiento y supervivencia de plántulas de pino con comportamiento invasor bajo herbivoría simulada. De acuerdo a McNaughton (1983), se espera que las plántulas con daño bajo y medio muestren una respuesta de

compensación mientras que los individuos con daño alto no compensen. Establecer los umbrales de intensidades de daño a partir de los cuales las plántulas no rebrotan ni sobreviven es importante para correlacionarlos con los niveles de daño observados bajo las diferentes cargas ganaderas en los capítulos anteriores y así evaluar la factibilidad del uso de esas cargas ganaderas en sistemas productivos. Conocer la respuesta diferencial de las plántulas ante el daño natural por un herbívoro o a experimentos de herbivoría simulada permite tomar las precauciones que sean necesarias al momento de extrapolar datos obtenidos de experimentos de herbivoría simulada. A partir de esto, se pueden realizar predicciones más acertadas acerca de la respuesta de las plantas y de la efectividad del control por herbivoría en condiciones naturales. Si las ovejas funcionan como un control efectivo de la expansión de pinos alrededor de las plantaciones podrían usarse como una valiosa herramienta de manejo y conservación.

Métodos

Diseño experimental

Procedencia de las plántulas

Los experimentos de este capítulo se realizaron con plántulas menores a dos años de tres especies: *P. contorta*, *P. ponderosa* y *P. radiata*. Las plántulas de las especies *P. radiata* y *P. contorta* fueron extraídas de sitios de regeneración masiva cercanos a plantaciones (Lago Puelo, Chubut). Se sabe que estas plántulas tenían menos de dos años por poseer un solo ciclo de acículas y porque provenían de sitios de regeneración post fuego monitoreados por investigadores que se encuentran trabajando en el área. Las plántulas de *P. ponderosa* fueron obtenidas de vivero (Los Chucaos, Lago Puelo, Chubut). Las plántulas de las tres especies fueron colectadas, plantadas en macetas y colocadas en el exterior en un jardín común bajo las mismas condiciones ocho meses antes de comenzar el experimento. Durante la recolección de las plántulas de *P. radiata* y *P. contorta*, se extrajo todo el bloque de suelo procurando afectar las raíces lo menos posible. Como sustrato de las plántulas de *P. ponderosa* se utilizó suelo extraído de estas plantaciones. La altura media de las plántulas de *P. contorta* al iniciar el experimento fue de 18,36 cm (DE: 5,1), la altura media de las plántulas de *P. ponderosa* fue 11,65 cm (DE: 1,87) y la altura media de las plántulas de *P. radiata* fue 17,73 cm (DE: 4,66).

Experimento 1: Respuesta de plántulas de diferentes especies a distintos niveles de daño por herbivoría de oveja.

Con el objetivo de evaluar la respuesta de plántulas de pino a diferentes intensidades de herbivoría por ovejas se trabajó con 65 individuos de tres especies de pino (195 plantas en total), *P. contorta*, *P. ponderosa* y *P. radiata* que fueron dispuestos de a cinco en macetas. De estos 65 individuos se separaron en primera instancia 10 individuos como control del crecimiento sin daño por herbivoría y al resto de los individuos se los presentó a cinco ovejas durante tiempos variables, siendo el mínimo tres días y el máximo cinco, hasta obtener un gradiente de daño de las plántulas entre aproximadamente 10% y 100%. Posteriormente se agrupó a los individuos en tres categorías para el análisis de datos: 1) daño bajo, plántulas con 10% a 30% de daño, 2) daño medio, plántulas con 30% a 60% de daño y 3) daño alto, plántulas con 60% a 100% de daño. Las plántulas fueron presentadas en las macetas a las ovejas en un corral donde además disponían de alimento balanceado seco y pasturas. El método de estimación de los porcentajes de daño se describe en la sección “*Variables registradas en ambos experimentos*”.

En este experimento no es posible separar únicamente el efecto de la saliva de otros disturbios provocados por la oveja, como ser el daño mecánico producido por la forma de mordida del herbívoro. Se debe tener en cuenta que durante el experimento todos los individuos fueron arrancados por la oveja por el modo en que produce el bocado y por el tipo de sustrato de donde se colectaron los pinos. La primera capa de suelo del sitio donde se extrajeron las plántulas tenía una profundidad aproximada de 20 cm, estaba poco compactado y contenía abundante deposición de material orgánico suelto, probablemente en este tipo de sustrato los individuos también habrían sido arrancados por las ovejas y posiblemente habrían muerto. Durante las horas en que los pinos fueron presentados a las ovejas se replantó constantemente a los individuos arrancados y la temperatura del día fue baja, de modo de disminuir al máximo la desecación de las mismas. Al final de cada día cada maceta fue regada.

Experimento 2: Respuestas de plántulas de P. ponderosa a distintos niveles de daño por herbivoría simulada y comparación con herbivoría por oveja.

Con el fin de evaluar la influencia del grado de daño por herbivoría simulada y compararla con la respuesta de los individuos dañados por oveja detallados anteriormente, se realizó un experimento simulando tres patrones de daño por herbivoría. Este experimento se realizó con una sola especie de pino debido a una limitante de espacio y de plántulas. Se trabajó con 48 individuos de *P. ponderosa* a los cuales se les asignó tres tratamientos: 1) daño bajo: se recortó con tijera de podar entre 10% y 20% el largo de las acículas de la parte apical de la plántula; 2) daño medio: se cortó el ápice y se cortaron las acículas entre un 40% y un 60%; y 3) daño alto: se cortaron todas las acículas de cada individuo y se cortó entre 50% y 60% del tallo.

Luego de efectuado el daño por herbívoros y manual a las plántulas, las macetas se trasladaron a un jardín común en el Laboratorio Ecotono, San Carlos de Bariloche. De esta manera se mantuvieron a lo largo de los seis meses en condiciones climáticas naturales en el exterior sobre una mesada de 1,20 metros de altura para evitar el daño por otros herbívoros. Durante la época seca las plántulas fueron regadas dos veces por semana.

Variables registradas en ambos experimentos

A continuación, se detallan las variables medidas y los momentos en que se registró cada una de ellas:

Variable respuesta	Pre herb.	Post herb 0	Post herb 6m
Altura	x	x	x
Nº de ramas	x	x	x
Diámetro	x		x
% D		x	
% D A		x	
% D T		x	

Nota: Pre herb.: se refiere antes de realizar los cortes o de presentarles las plántulas a las ovejas (al comienzo de la temporada de crecimiento, noviembre 2017).

Post herb 0: se refiere a las variables medidas inmediatamente después de cada experimento (comienzo de la temporada de crecimiento, noviembre 2017).

Post herb 6m: se refiere a las variables medidas seis meses después de realizado el experimento (al final de la temporada de crecimiento, marzo 2018)

Altura: Altura de la plántula.

Nº ramas: número total de ramas de primer orden.

Diámetro: diámetro a la base del tallo.

% DA: Porcentaje de acículas dañadas por herbivoría.

% DT: Porcentaje de tallo dañado por herbivoría.

% D: Porcentaje de daño de la plántula completa.

Las variables “porcentaje de daño de acículas” y “porcentaje de daño del tallo” fueron estimadas de manera visual, estimando las proporciones de daño en relación a la altura inicial de la plántula antes del daño para la variable “porcentaje de daño en tallo”; y en relación al número de acículas iniciales sin daño para el caso de la variable “porcentaje de daño de acículas”. La variable “Porcentaje de daño de la plántula completa” es un promedio del daño estimado para acículas y tallo.

Análisis de datos

Para evaluar la influencia de la intensidad de daño (variable predictora, cuatro niveles: control, daño bajo, daño medio, daño alto) en el crecimiento en altura, el desarrollo de ramas y el crecimiento en diámetro (variables respuestas) entre individuos de una misma especie se realizaron análisis estadísticos no paramétricos de comparación de medianas (prueba de Kruskal – Wallis) ya que las variables no presentaron distribución normal ni homogeneidad de varianzas. Luego se realizaron pruebas de comparaciones múltiples a posteriori.

Para evaluar la influencia de la especie (variable predictora, tres niveles: *P. contorta*, *P. ponderosa*, *P. radiata*) en el crecimiento en altura, el desarrollo de ramas y el crecimiento en diámetro (variables respuestas) entre individuos bajo una misma categoría de daño se realizaron análisis estadísticos no paramétricos de comparación de medianas (prueba de Kruskal – Wallis) ya que las variables no presentaron distribución normal ni homogeneidad de varianzas. Luego se realizaron pruebas de comparaciones múltiples a posteriori.

Para evaluar la influencia del tipo de daño (variable predictora, dos niveles: herbivoría simulada o por oveja) en el crecimiento en altura, el desarrollo de ramas y el crecimiento en diámetro (variables respuestas) entre individuos de *P. ponderosa* se realizaron pruebas no paramétricas de comparación de medianas Wilcoxon-Mann-Whitney ya que las variables no presentaron distribución normal ni homogeneidad de varianzas.

Para estos análisis estadísticos no se tuvieron en cuenta los individuos que presentaron una diferencia de cero en las variables respuestas medidas luego de los seis meses. Es decir que se compararon los individuos que respondieron al daño en alguna medida.

Los análisis se realizaron con el programa R versión 3.3.2 (R Development Core Team 2018). Se utilizó la función “*posthoc.kruskal.conover.test*” del paquete “*PMCMR*” (Pohlert 2018) para realizar las comparaciones múltiples luego de realizar las pruebas de Kruskal-Wallis. El valor de *p* se ajustó con el método “*False Discovery Rate*”.

Resultados

Experimento 1: Respuesta de plántulas de diferentes especies a distintos niveles de daño por herbivoría de oveja

En la siguiente tabla se detalla el porcentaje de plantas de cada especie y el porcentaje total de plantas que no presentaron respuesta en las variables medidas a los seis meses de efectuado el daño.

	<i>P. contorta</i> (n=64)	<i>P. ponderosa</i> (n=64)	<i>P. radiata</i> (n=64)	Todas las especies (n=193)
Altura	32,8%	20,3%	46,9%	33,2%
Nº de ramas	50%	14,1%	54,7%	39,4%
Diámetro	39,1%	18,7%	40,6%	32,6%

Si se tiene en cuenta la proporción de individuos de cada especie que crecieron en altura bajo los tres niveles de daño del tratamiento y el control, se puede observar que, a mayores niveles de daño, mayor proporción de individuos no presentaron crecimiento

en altura. Mientras que la totalidad de los individuos control presentó crecimiento en altura. El número de individuos que presentó y no presentó crecimiento en altura se detalla en la Figura C4.2.

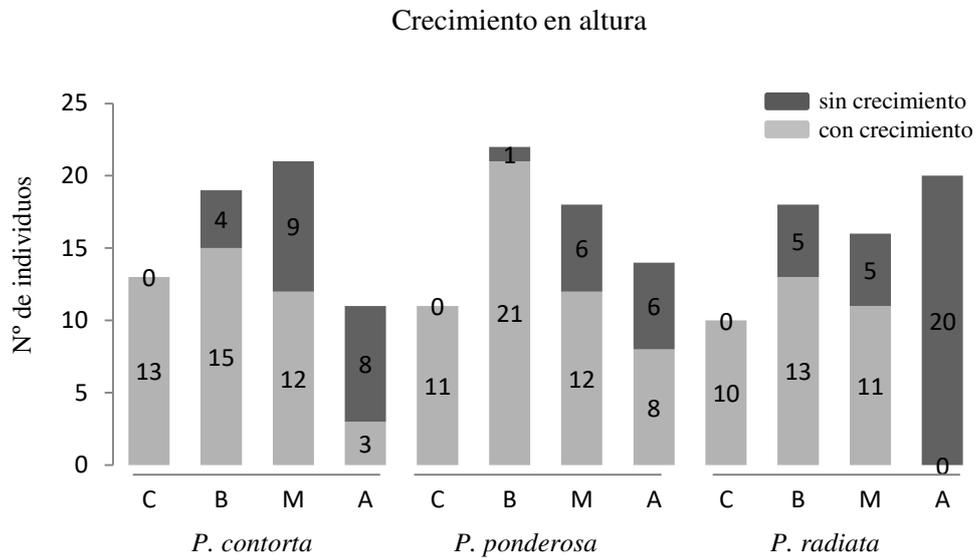


Figura C4.2. Número de individuos por especie y por tratamiento que crecieron y no crecieron en altura seis meses después del daño por herbivoría. C= plántulas control, B= daño bajo, M= daño medio, A= daño alto.

Si se considera la proporción de individuos de cada especie que desarrolló ramas bajo los tres niveles de daño del tratamiento y el control, se puede observar que, a mayores niveles de daño, una mayor proporción de individuos no presentó desarrollo de ramas. Una proporción de individuos control no presentó desarrollo de ramas, sin embargo, para el caso de las tres especies esa proporción fue menor que las plántulas dañadas. El número de individuos que presentó y no presentó desarrollo de ramas se detalla en la Figura C4.3.

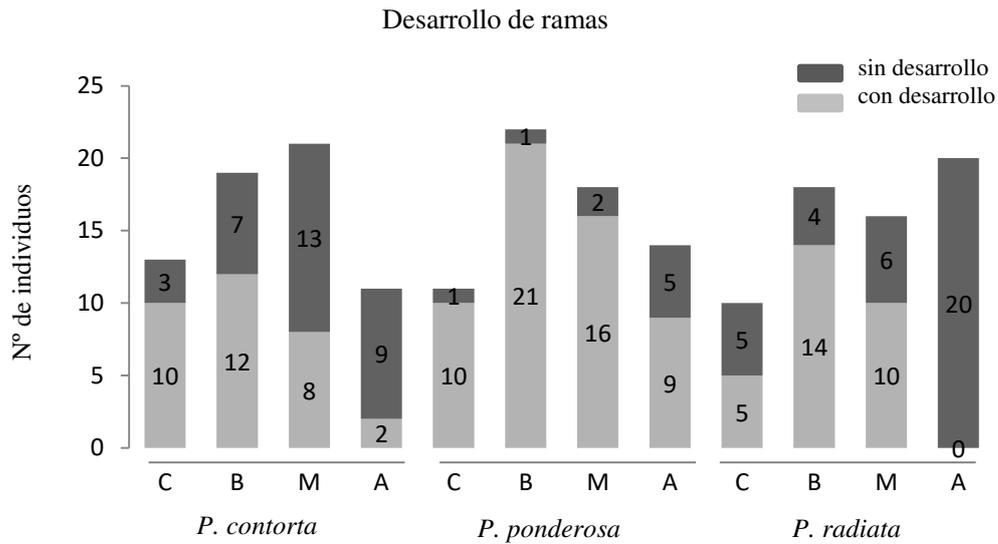


Figura C4.3. Número de individuos por especie y por tratamiento que desarrollaron y no desarrollaron ramas seis meses después del daño por herbivoría. C= plántulas control, B= daño bajo, M= daño medio, A= daño alto.

Analizando la proporción de individuos de cada especie que presentó crecimiento en diámetro bajo los tres niveles de daño del tratamiento y el control, se puede observar que, a mayores niveles de daño, mayor proporción de individuos no presentaron crecimiento en diámetro. Mientras que casi la totalidad de los individuos control presentó crecimiento en diámetro. El número de individuos que presentó y no presentó crecimiento en diámetro se detalla en la Figura C4.4.

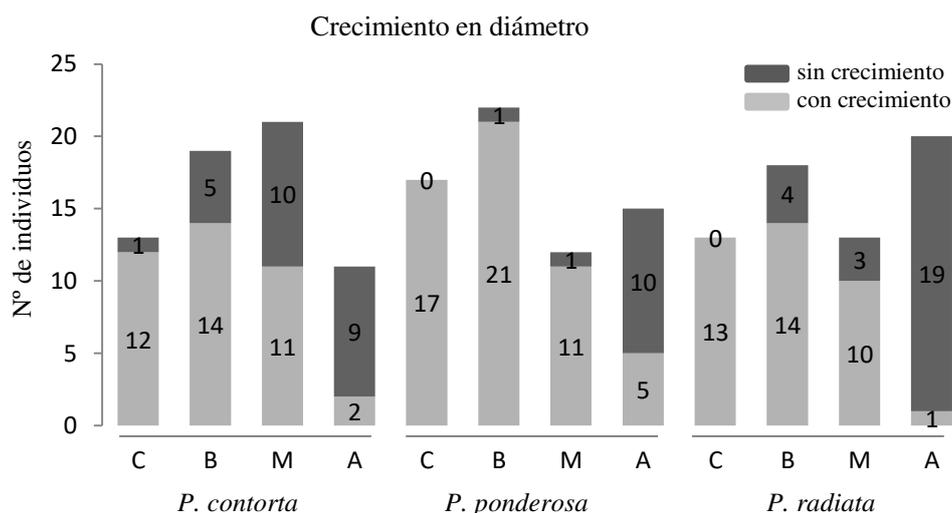


Figura C4.4. Número de individuos por especie y por tratamiento que crecieron y no crecieron en diámetro seis meses después del daño por herbivoría. C= plántulas control, B= daño bajo, M= daño medio, A= daño alto.

A continuación se detalla y se compara el grado de crecimiento en altura, desarrollo de ramas y crecimiento en diámetro de los individuos que mostraron una respuesta positiva en estas variables luego de seis meses del daño por herbivoría. Para estas comparaciones no se tuvo en cuenta a los individuos que no crecieron en altura o diámetro o no desarrollaron ramas.

Respuesta de P. contorta al daño por herbivoría de oveja

El crecimiento medio en altura de las plántulas con daño bajo fue de 2,8 cm, 2,2 cm los individuos con daño medio y 1,5 cm los individuos con daño alto. El crecimiento medio en altura de los individuos control fue de 4,2 cm. Las diferencias son estadísticamente significativas (Kruskal-Wallis chi-cuadrado= 8,6308, gl= 3, p= 0,034) (Figura C4.5). Las plántulas con niveles bajos de herbivoría desarrollaron en promedio 5 ramas, las plántulas con niveles medios y altos presentaron un desarrollo medio de 2,5 ramas, mientras que los individuos control desarrollaron en promedio 1,3 ramas. Las diferencias son estadísticamente significativas (Kruskal-Wallis chi-cuadrado= 13,633, gl= 3, p= 0,003) (Figura C4.6). El diámetro en la base del tallo aumentó en promedio 0,74 mm en las plántulas con niveles bajos de herbivoría, 0,5 mm en plántulas con niveles medios y 0,19 mm en las plántulas con niveles altos de herbivoría. El diámetro en los individuos control aumentó en promedio 0,89 mm. Las diferencias son

estadísticamente significativas (Kruskal-Wallis chi-cuadrado= 9,381, gl= 3, p= 0,024) (Figura C4.7).

Respuesta de P. ponderosa al daño por herbivoría de oveja

El crecimiento medio en altura de las plántulas con intensidad de daño bajo fue de 2,55 cm, los individuos con daño medio crecieron en promedio 2,33 cm y los individuos con daño alto 0,94 cm. El crecimiento medio en altura de los individuos control fue de 2 cm. Las diferencias son estadísticamente significativas (Kruskal-Wallis chi-cuadrado= 11,744, gl= 3, p= 0,008) (Figura C4.5). Las plántulas con niveles bajos de herbivoría desarrollaron en promedio 4,48 ramas, las plántulas con niveles medios 8,75 ramas y las plántulas con niveles altos de herbivoría desarrollaron en promedio 8,66 ramas; los individuos control desarrollaron en promedio 3,7 ramas (Figura C4.6). Las diferencias son estadísticamente significativas (Kruskal-Wallis chi-cuadrado= 10,383, gl= 3, p= 0,015). El diámetro en la base del tallo aumentó en promedio 0,79 mm en las plántulas con niveles bajos de herbivoría, 0,5 mm en plántulas con niveles medios y 0,54 mm en las plántulas con niveles altos. El diámetro en los individuos control aumentó en promedio 1,23 mm. Las diferencias son estadísticamente significativas (Kruskal-Wallis chi-cuadrado= 13,22, gl= 3, p= 0,004) (Figura C4.7).

Respuesta de P. radiata al daño por herbivoría de oveja

El crecimiento promedio en altura de las plántulas con daño bajo fue de 4,88 cm, y de 6,73 cm los individuos con daño medio, mientras que los individuos con daño alto no crecieron. El crecimiento en altura de los individuos control fue de 4,45 cm. Las diferencias de crecimiento entre los tratamientos que reportaron crecimiento no son estadísticamente significativas (Kruskal-Wallis chi-cuadrado= 3,442, gl= 2, p= 0,178) (Figura C4.5). En promedio, las plántulas con niveles bajos de herbivoría desarrollaron 14,78 ramas, las plántulas con niveles medios desarrollaron 9,4 ramas, mientras que las plántulas con niveles altos de herbivoría no desarrollaron ramas; los individuos control desarrollaron en promedio 2,6 ramas (Figura C4.6). Las diferencias son estadísticamente significativas (Kruskal-Wallis chi-cuadrado= 12,037, gl= 2, p= 0,002). El diámetro en la base del tallo en las plántulas con niveles bajos de herbivoría aumentó

en promedio 1,04 mm, en las plántulas con niveles medios el aumento fue de 0,86 mm y en las plántulas con niveles altos 0,36 mm. El diámetro en los individuos control aumentó 1,31 mm. Las diferencias de crecimiento en diámetro entre los tratamientos no son estadísticamente significativas (Kruskal-Wallis chi-cuadrado= 5,557, gl= 3, p= 0,135) (Figura C4.7).

Diferencias de respuestas entre individuos de las tres especies bajo un mismo nivel de daño.

Se observó que la diferencia de altura entre individuos bajo el tratamiento con niveles bajos y medios de herbivoría entre las tres especies fue diferente (bajo=Kruskal-Wallis chi-cuadrado= 6,203, gl= 2, p= 0,0449; medio= Kruskal-Wallis chi-cuadrado= 17,152, gl= 2, p= 0,000), mientras que entre niveles altos no se observaron diferencias (Kruskal-Wallis chi-cuadrado= 2,2018, gl= 1, p= 0,137). Los controles de las tres especies difirieron en crecimiento en altura (Kruskal-Wallis chi-cuadrado= 7,447, gl= 2, p= 0,0241) (Figura C4.5).

El desarrollo de ramas entre individuos de las tres especies bajo el tratamiento de nivel bajo y medio de herbivoría fue diferente (bajo=Kruskal-Wallis chi-cuadrado= 19,116, gl= 2, p= 7,064e-05; medio=Kruskal-Wallis chi-cuadrado= 8,679, gl= 2, p= 0,013) , mientras que no se observaron diferencias entre especies bajo el tratamiento de nivel alto de herbivoría (Kruskal-Wallis chi-cuadrado= 3,689, gl= 1, p= 0,054). Los controles de las tres especies presentaron diferencias en cuanto al desarrollo de ramas (Kruskal-Wallis chi-cuadrado= 7,753, gl= 2, p= 0,020) (Figura C4.6).

Las diferencias de diámetro fueron similares entre las tres especies bajo una misma categoría de daño y entre los controles de las tres especies (bajo= Kruskal-Wallis chi-cuadrado= 3,735, gl= 2, p= 0,154; medio= Kruskal-Wallis chi-cuadrado= 2,463, gl= 2, p= 0,291; alto= Kruskal-Wallis chi-cuadrado= 4,017, gl= 2, p= 0,134; control= Kruskal-Wallis chi-cuadrado= 3,198, gl= 2, p= 0,202) (Figura C4.7).

Los resultados de los test a posteriori dónde se detalla entre cuáles niveles de daño para cada especie y entre cuáles especies para cada nivel de daño se observaron diferencias se muestran el Apéndice de este capítulo en la Tabla C4.1 para la variable

Diferencia en altura, Tabla C4.2 para la variable Diferencia en número de ramas y Tabla C4.3 para la variable Diferencia en diámetro.

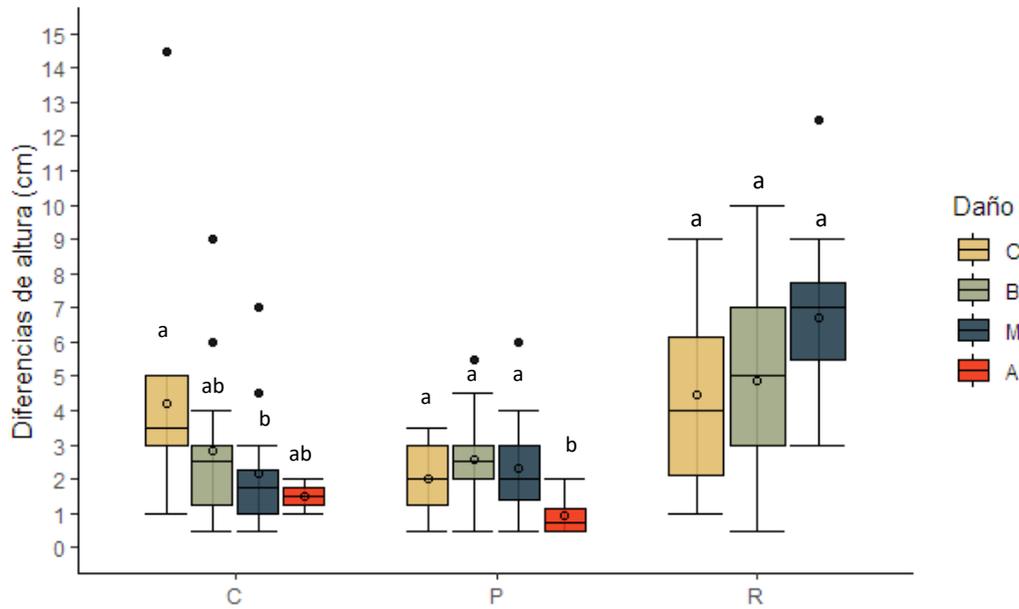


Figura C4.5. Diferencias de altura seis meses después del daño por herbivoría de plántulas de C= *P. contorta*, P= *P. ponderosa* y R= *P. radiata* sometidas a distintos niveles de daño por herbivoría de oveja. C= plántulas control, B= daño bajo, M= daño medio, A= daño alto. Letras diferentes por encima de las barras indican diferencias estadísticamente significativas ($p < 0.05$) entre niveles de daños para cada especie. El punto en cada caja corresponde a la media de los datos, la línea horizontal a la mediana. Los bigotes corresponden al error estándar.

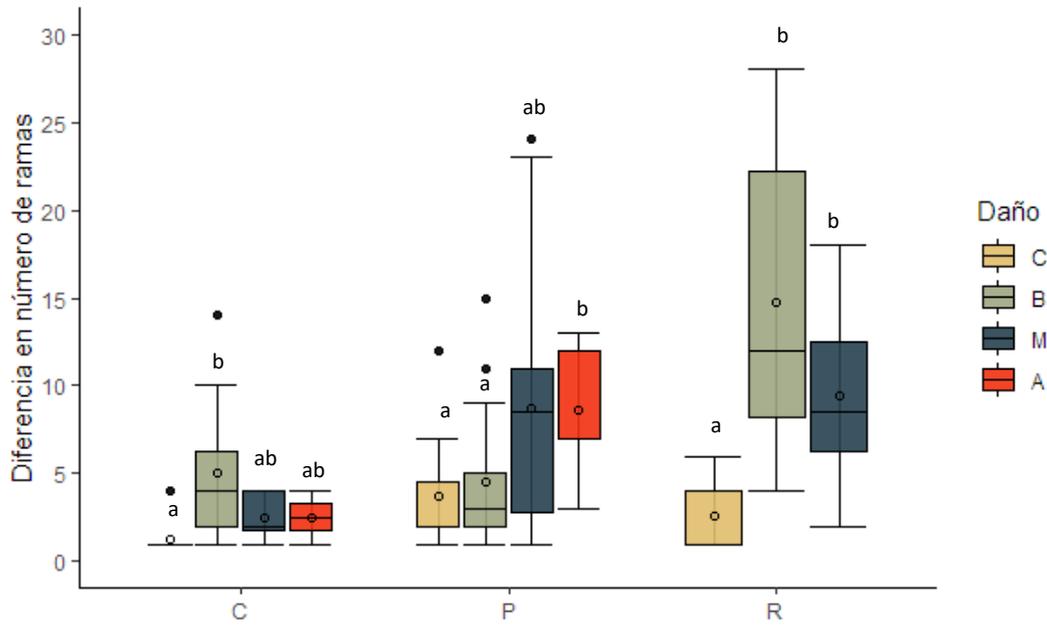


Figura C4.6. Diferencia en el número de ramas laterales seis meses después del daño por herbivoría de plántulas de C= *P. contorta*, P= *P. ponderosa* y R= *P. radiata* sometidas a distintos niveles de daño por herbivoría de oveja. C= plántulas control, B= daño bajo, M= daño medio, A= daño alto. Letras diferentes por encima de las barras indican diferencias estadísticamente significativas ($p < 0,05$) entre niveles de daños para cada especie. El punto en cada caja corresponde a la media de los datos, la línea horizontal a la mediana. Los bigotes corresponden al error estándar.

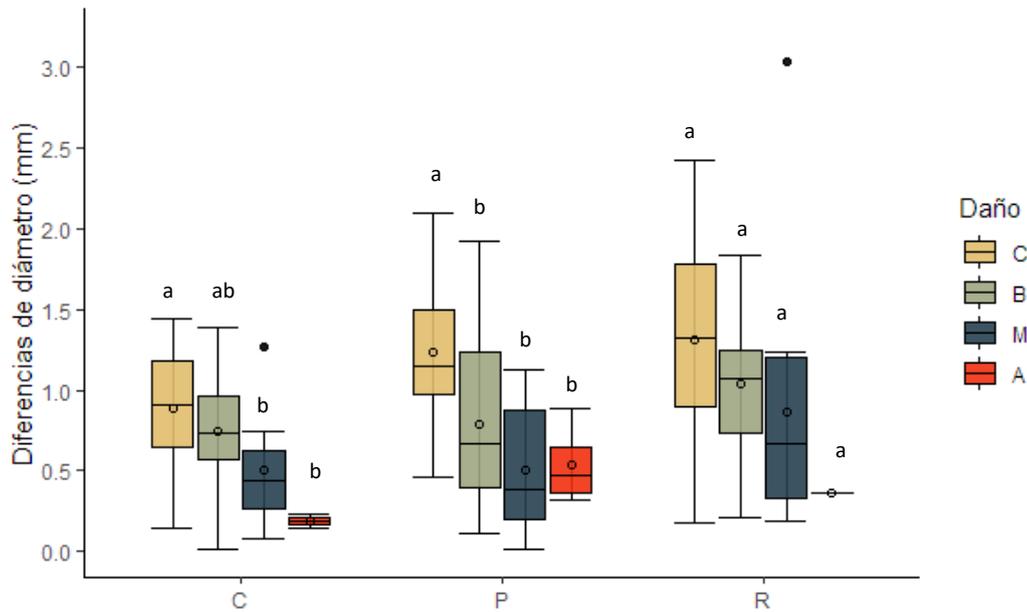


Figura C4.7. Respuesta en crecimiento en diámetro seis meses después del daño por herbivoría de plántulas de C= *P. contorta*, P= *P. ponderosa* y R= *P. radiata* sometidas a distintos niveles de daño por herbivoría de oveja. C= plántulas control, B= daño bajo, M= daño medio, A= daño alto. Letras diferentes por encima de las barras indican diferencias estadísticamente significativas ($p < 0,05$) entre niveles de daños para cada especie. El punto en cada caja corresponde a la media de los datos, la línea horizontal a la mediana. Los bigotes corresponden al error estándar.

Experimento 2: Respuestas de plántulas de P. ponderosa a distintos niveles de daño por herbivoría simulada y comparación con herbivoría por oveja.

Respuesta de P. ponderosa al daño por herbivoría simulada

Del total de 64 individuos de *P. ponderosa* con daño simulado, 12 no presentaron crecimiento en altura, 15 no presentaron desarrollo de ramas y 12 no presentaron crecimiento en diámetro.

Considerando la proporción de individuos que respondieron con crecimiento en altura bajo cada tratamiento y el control, se puede observar que, a mayores niveles de daño, mayor proporción de individuos no presentaron crecimiento en altura tanto para los individuos bajo herbivoría simulada como por oveja. Mientras que la totalidad de los

individuos control presentó crecimiento en altura. El número de individuos que presentaron y no presentaron crecimiento en altura se detalla en la Figura C4.8.

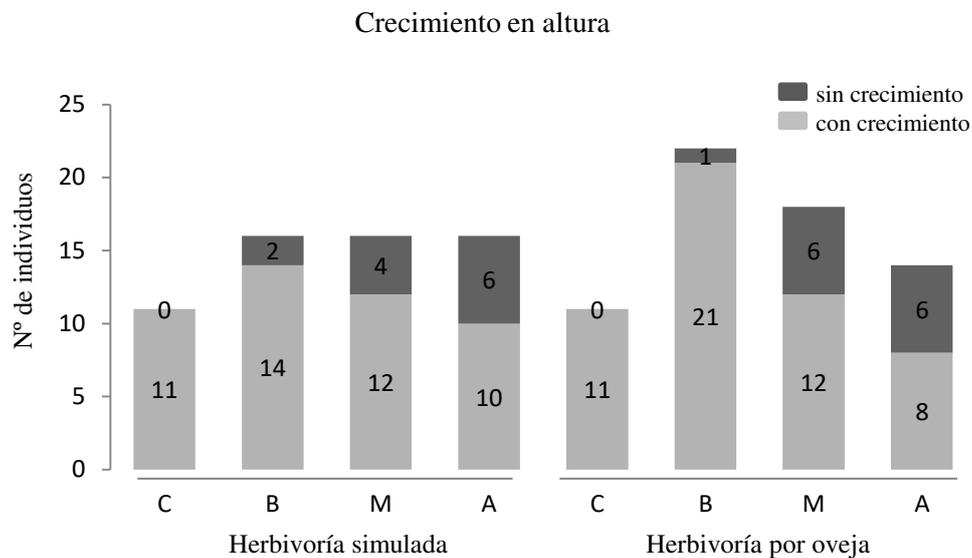


Figura C4.8. Número de individuos de *P. ponderosa* por tratamiento de herbivoría y por nivel de daño que crecieron y no crecieron en altura seis meses después de realizado el daño. C= plántulas control, B= daño bajo, M= daño medio, A= daño alto.

Si se tiene en cuenta la proporción de individuos que respondieron con desarrollo de ramas bajo cada tratamiento y el control, se puede observar que una mayor proporción de plántulas con daño manual bajo y alto no presentaron desarrollo de ramas. Mientras que casi la totalidad de plántulas con daño manual medio presentó desarrollo de ramas. Mientras que en el caso de las plántulas dañadas por oveja se observa que a mayores niveles de daño, una mayor proporción de individuos no presentó desarrollo de ramas. El número de individuos control que presentaron desarrollo de ramas fue casi nulo. El número de individuos que presentaron y no presentaron desarrollo de ramas se detalla en la Figura C4.9.

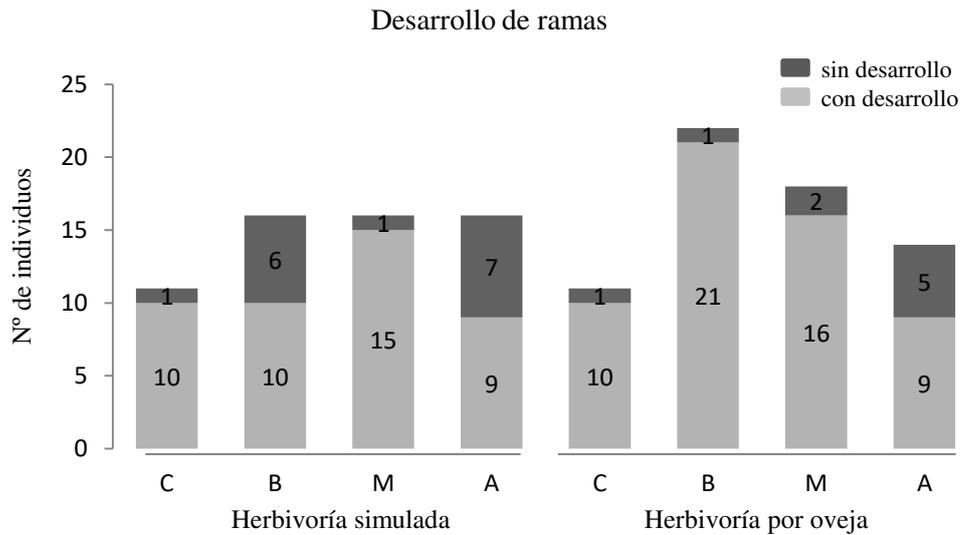


Figura C4.9. Número de individuos de *P. ponderosa* por tratamiento de herbivoría y por nivel de daño que desarrollaron y no desarrollaron ramas seis meses después de realizado el daño. C= plántulas control, B= daño bajo, M= daño medio, A= daño alto.

Analizando la proporción de individuos que respondieron con crecimiento en diámetro bajo cada tratamiento y el control, se puede observar que, a mayores niveles de daño, una mayor proporción de individuos no presentó crecimiento en diámetro en el caso de ambos tratamientos de herbivoría. Sin embargo la proporción de individuos con daño alto que no presentó crecimiento en diámetro fue mayor bajo herbivoría por oveja. La totalidad de los individuos control presentó crecimiento en diámetro. El número de individuos que presentaron y no presentaron crecimiento en diámetro se detalla en la Figura C4.10.

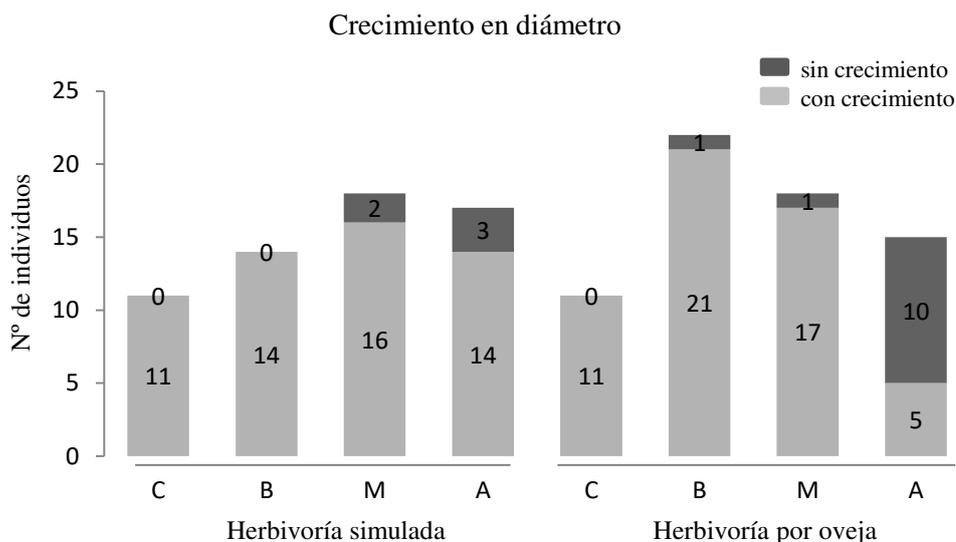


Figura C4.10. Número de individuos de *P. ponderosa* por tratamiento de herbivoría y por nivel de daño que crecieron y no crecieron en diámetro a los seis meses luego de realizado el daño. C= plántulas control, B= daño bajo, M= daño medio, A= daño alto.

A continuación se detalla y se compara el grado de crecimiento en altura, desarrollo de ramas y crecimiento en diámetro de los individuos que mostraron una respuesta positiva en estas variables luego de seis meses del daño por herbivoría. Para estas comparaciones no se tuvo en cuenta a los individuos que no crecieron en altura o diámetro o no desarrollaron ramas.

El crecimiento medio en altura de las plántulas con daño bajo fue de 1,5 cm, los individuos con daño medio crecieron en promedio 1,6 cm y los individuos con daño alto 1,3 cm. El crecimiento medio en altura de los individuos control fue de 2 cm. Las diferencias no fueron estadísticamente significativas (Kruskal-Wallis chi-cuadrado= 3,031, gl= 3, p= 0,386) (Figura C4.11). Las plántulas con niveles bajos de herbivoría simulada desarrollaron en promedio 1,8 ramas, las plántulas con niveles medios desarrollaron en promedio 12,3 ramas y las plántulas con niveles altos de herbivoría desarrollaron en promedio 5,7 ramas; el aumento medio de ramas en los individuos control fue 3,7 ramas. Las diferencias son estadísticamente significativas (Kruskal-Wallis chi-cuadrado= 23,842, gl= 3, p= 2,696e-05) (Figura C4.12). El crecimiento promedio en diámetro en la base del tallo de las plántulas con niveles bajos de herbivoría simulada fue de 0,5 mm, el crecimiento medio de las plántulas con niveles medios fue de 0,68 mm y el de las plántulas con niveles altos 0,53 mm. El diámetro en

los individuos control aumentó en promedio 1,23 mm. Las diferencias son estadísticamente significativas (Kruskal-Wallis chi-cuadrado= 14,415, gl= 3, p= 0,002) (Figura C4.13).

Diferencias en la respuesta de plántulas de P. ponderosa dañadas manualmente y plántulas de P. ponderosa dañadas por oveja.

A niveles bajos de daño, el crecimiento en altura de las plántulas dañadas por oveja fue mayor que las plántulas dañadas manualmente, siendo las diferencias estadísticamente significativas ($Z= 2,225$, $p= 0,026$). A niveles de daño medio no se observaron diferencias en el crecimiento entre plántulas dañadas manualmente y por oveja. A niveles altos de daño, el crecimiento en altura de las plántulas dañadas manualmente fue mayor que el de las plántulas dañadas por oveja, siendo las diferencias estadísticamente significativas ($Z= -2,138$, $p= 0,0325$) (Figura C4.11). A niveles bajos de daño, el aumento del número de ramas de las plántulas dañadas por oveja fue mayor que el de las plántulas dañadas manualmente, siendo las diferencias estadísticamente significativas ($Z= 2,754$, $p= 0,005$). A niveles de daño medio y alto no se observaron diferencias en el aumento del número de ramas entre plántulas dañadas manualmente y por oveja (medio= $Z= -1,584$, $p= 0,113$; alto= $Z= 1,6962$, $p= 0,089$) (Figura C4.12). No se observaron diferencias en el crecimiento en diámetro en ninguno de los tres niveles de daño entre tratamientos (bajo= $Z= 1,397$, $p= 0,162$; medio= $Z= -0,991$, $p= 0,321$; alto= $Z= 0,793$, $p= 0,427$) (Figura C4.13).

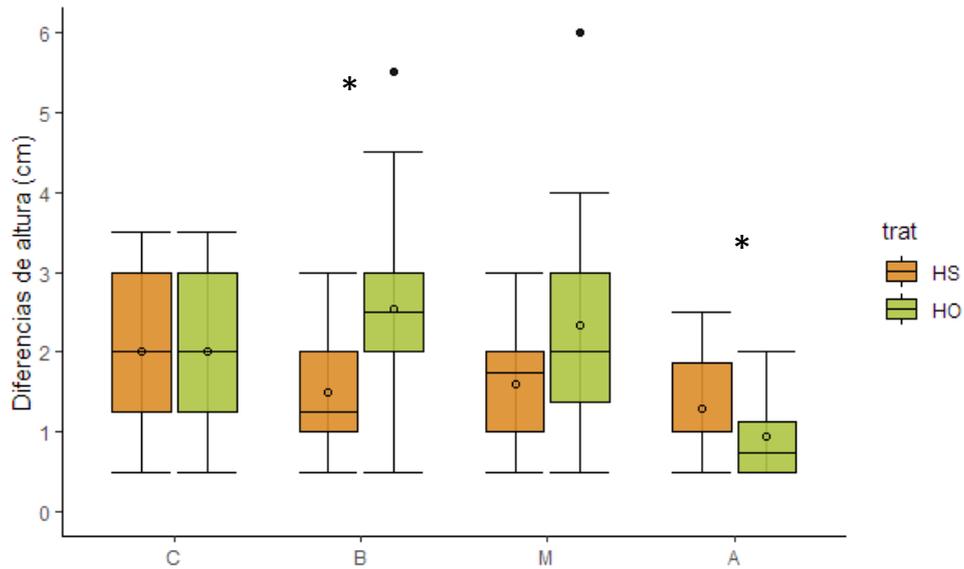


Figura C4.11. Respuesta en crecimiento en altura de plántulas de *P. ponderosa* sometidas a distintos niveles de daño por herbivoría simulada (HS) y herbivoría por oveja (HO). C= plántulas control, B= daño bajo, M= daño medio, A= daño alto. El asterisco por encima de las barras indican diferencias estadísticamente significativas ($p < 0,05$). El punto en cada caja corresponde a la media de los datos, la línea horizontal a la mediana. Los bigotes corresponden al error estándar.

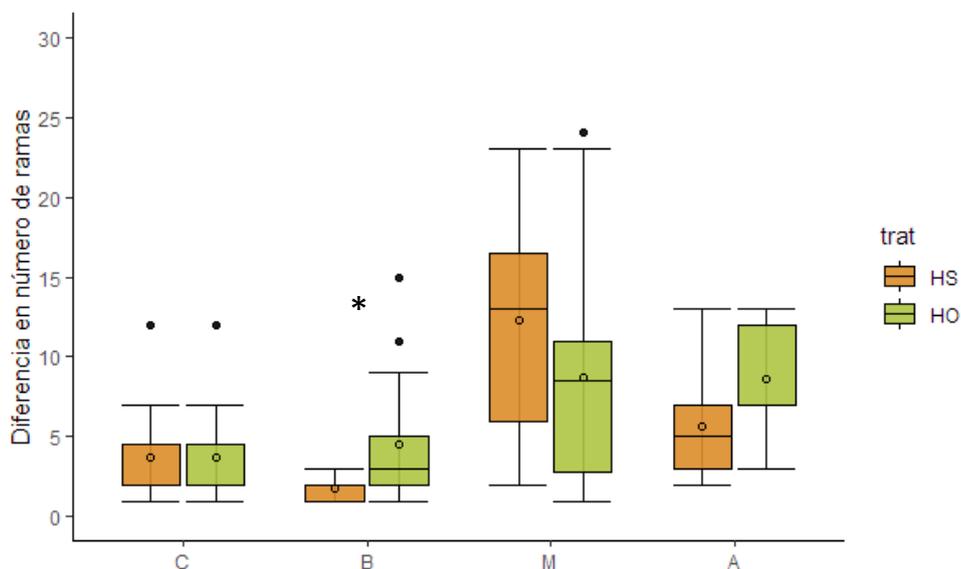


Figura C4.12. Respuesta en desarrollo de ramas laterales de plántulas de *P. ponderosa* sometidas a distintos niveles de daño por herbivoría simulada (HS) y herbivoría por oveja (HO). C= plántulas control, B= daño bajo, M= daño medio, A= daño alto. El asterisco por encima de las barras indican diferencias estadísticamente

significativas ($p < 0,05$). El punto en cada caja corresponde a la media de los datos, la línea horizontal a la mediana. Los bigotes corresponden al error estándar.

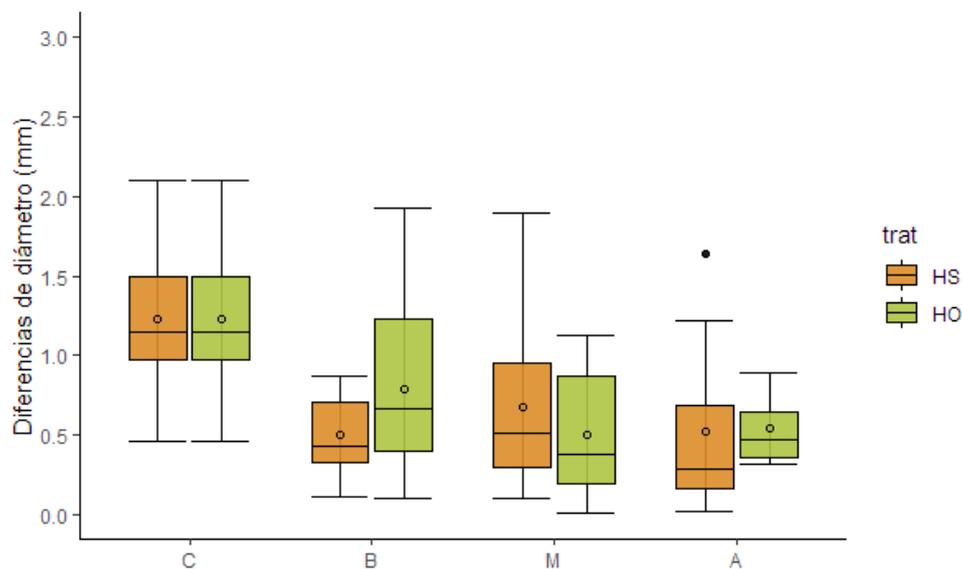


Figura C4.13. Respuesta en crecimiento en diámetro de plántulas de *P. ponderosa* sometidas a distintos niveles de daño por herbivoría simulada (HS) y herbivoría por oveja (HO). C= plántulas control, B= daño bajo, M= daño medio, A= daño alto. El punto en cada caja corresponde a la media de los datos, la línea horizontal a la mediana. Los bigotes corresponden al error estándar.

Discusión

En este estudio se observó que la respuesta de las plántulas al daño fue variable en función del grado de daño, de la variable respuesta que se analice, de la especie de pino y del agente que lo produce. Las plantas en ciertas circunstancias podrían beneficiarse por la acción de los herbívoros presentando una respuesta de compensación del daño (Belsky 1986; Agrawal 2000). La compensación puede darse por distintos factores que pueden generar efectos positivos de la herbivoría sobre la planta. Estos factores pueden ser: la inducción del escape fenológico, la pérdida de dominancia apical o verse favorecidas por sustancias promotoras de crecimiento depositados por el herbívoro (Agrawal 2000). En este estudio, se observó en cuanto a la respuesta en crecimiento en altura, que la mayoría de los individuos de las tres especies con daños

medios y altos no presentaron crecimiento en altura. Para el caso de *P. contorta*, se observa que los individuos con daños bajos y los tres individuos con daño alto que crecieron compensaron el crecimiento en altura, mientras que las plántulas con daño medio no compensaron el crecimiento en altura. En el caso de *P. ponderosa* y *P. radiata* se observó otro patrón. Las plántulas con daños bajos y medios por oveja compensaron el crecimiento en altura, mientras que las plántulas sometidas a daño alto no. Por su parte, O'Reilly-Wapstra *et al.* (2014) observaron que plantas de *Pinus sylvestris* dañadas por ciervo presentaron sobrecompensación en el crecimiento de la rama principal. Es decir que probablemente la respuesta de las plantas a la herbivoría no sea un patrón fijo, sino que cada especie posea una respuesta plástica particular (Edenius *et al.* 1993).

En cuanto al desarrollo de ramas laterales, se observó que a mayor nivel de daño, menor número de individuos presentaron desarrollo de ramas. Los individuos de *P. contorta* con daños medios y altos que presentaron desarrollo de ramas, mostraron compensación, mientras que los individuos con daños bajos mostraron un comportamiento de sobrecompensación. Las plántulas de *P. ponderosa* con daños bajos y medios por oveja compensaron el desarrollo de ramas. Mientras que las plántulas de *P. radiata* con daños bajos y medios por oveja sobrecompensaron el desarrollo de ramas. A su vez, las plántulas bajo daños altos de *P. ponderosa* sobrecompensaron el desarrollo de ramas, mientras que ningún individuo de *P. radiata* con daño alto desarrolló ramas. Se sabe que entre los factores intrínsecos que determinan la tolerancia de las plantas a la herbivoría, se encuentran características morfológicas como la presencia de meristemas ampliamente distribuidos a lo largo de la planta que permiten el desarrollo de numerosas ramas laterales como respuesta al daño (Hester *et al.* 2006). La presencia de meristemas activos luego del daño por herbivoría es claramente una característica crucial. Esta respuesta, a corto plazo, va a producir un cambio en la morfología de la planta y la pérdida de la dominancia apical, promoviendo el crecimiento de ramas secundarias, mientras que a largo plazo, el daño puede retrasar el crecimiento y la edad reproductiva (Zamora *et al.* 2001). Se ha observado que el daño crónico por herbivoría puede producir cambios arquitecturales que resultan en plantas funcionalmente masculinas debido a una pérdida total de la producción de conos femeninos (Whitham y Mopper 1985). Estas consecuencias son importantes cuando se

estudia la respuesta de las plantas a la herbivoría para llevar a cabo un control biológico de la invasión, como es el caso de este estudio.

El grosor del tallo y su grado de lignificación podrían tener una gran influencia en la probabilidad de daño de las ovejas sobre las plántulas. En cuanto al crecimiento en diámetro del tallo se observó en las tres especies que la mayor proporción de individuos con daño alto no presentó crecimiento en diámetro. De los individuos que sí crecieron en diámetro, se observó que las plántulas de *P. contorta* con daños bajos compensaron el crecimiento, mientras que las plántulas con daños medios y altos no. En el caso de *P. ponderosa*, las plántulas con los tres niveles de daño no compensaron el crecimiento. Por último, en el caso de *P. radiata* todos los individuos dañados que crecieron en diámetro mostraron una respuesta de compensación. Es probable que se observe un patrón más claro de respuesta en esta variable a plazos de tiempos más largos, mientras que a corto plazo las plantas tiendan a priorizar la redistribución de recursos para el crecimiento en altura y número de ramas, ya que esto les garantiza un mejor acceso a la luz y la consecuente producción de recursos (Honkanen *et al.* 1994).

Es importante tener en cuenta cuál es la especie foco a controlar y sus características particulares, ya que las respuestas fueron variables entre las especies estudiadas. En este trabajo, se observó que las tres especies estudiadas, *P. contorta*, *P. ponderosa* y *P. radiata*, compensaron los niveles de daños bajos, tanto en crecimiento en altura como en desarrollo de ramas. Mientras que una proporción baja de individuos con daño alto mostró este tipo de respuesta de compensación en el caso de *P. contorta* para la variable crecimiento en altura y en el caso de *P. ponderosa* en el desarrollo de ramas durante una temporada de crecimiento. Se debe recordar que en algunos casos las plántulas que respondieron fueron pocas (*i.e.* *P. contorta* 3 o 2 individuos de 11 con daño alto, dependiendo de la variable analizada; *P. radiata* 1 de 20 individuos con daño alto). Estos individuos fueron los que se contrastaron con los individuos control. Posiblemente con un mayor número de plántulas las pruebas estadísticas serían más potentes y los resultados de los análisis varíen. Por último, se debe tener en cuenta que a lo largo de toda la temporada los individuos fueron regados, probablemente a campo esta minoría de individuos no hubiera presentado esta respuesta de compensación debido al estrés hídrico del verano.

A su vez, la respuesta al daño fue variable en función del agente que lo produjo ya que se observó, para el caso estudiado de *P. ponderosa*, que los individuos dañados por oveja en nivel bajo presentaron mayor crecimiento en altura y mayor número de ramas que los dañados mecánicamente. Sin embargo, los individuos con daño alto presentaron el patrón opuesto en crecimiento en altura, los individuos dañados por oveja crecieron menos que los dañados manualmente. El daño por el herbívoro implica numerosos factores que no se tienen en cuenta y son difíciles de abarcar en los estudios de herbivoría simulada, como ser el comportamiento de ramoneo de los herbívoros, el patrón de daño que produce con la forma de la mordida o el depósito de saliva en la zona dañada. En cuanto al comportamiento de pastoreo del herbívoro, se debe tener en cuenta que este es heterogéneo, ya que el mismo no se detiene en un lugar y consume toda la planta, luego avanza y consume otra, sino que va caminando y consumiendo partes de plantas distintas. Es por esto que se han observado diferencias en el efecto de la herbivoría en experimentos de herbivoría simulada, donde generalmente el daño se realiza a todas las plantas de una vez en la misma proporción. Se observó que la presencia de un 10% de hojas intactas, aun cuando todo el resto de la planta haya sido defoliado intensamente, cambia la recuperación de la planta (Matches 1966). Por otro lado, Honkanen y Haukioja (1994) en un experimento de herbivoría simulada, observaron respuestas diferentes de plántulas de *Pinus sylvestris* en función del patrón de daño. Si sólo una rama fue defoliada, su crecimiento se retrasó más que cuando otras ramas del mismo árbol fueron defoliadas también. Estas autoras observaron también que ramas más viejas y de crecimiento lento compensaron mejor la pérdida de follaje en el caso de árboles totalmente defoliados que ramas jóvenes y de crecimiento lento, sin embargo no observaron este patrón en árboles donde sólo una rama fue defoliada. Es decir que, no solo la intensidad del daño, sino también el patrón espacial de herbivoría influyen ampliamente en la respuesta de las plantas al daño.

En este estudio no se puede separar el efecto del daño mecánico de la mandíbula del herbívoro del depósito de la saliva. Sin embargo se observó en numerosos estudios que compuestos de la saliva de los herbívoros podrían promover el crecimiento de la planta luego del daño (Bergman 2002; Rooke 2003). En este estudio se puede analizar el efecto en conjunto el daño mecánico de la mandíbula y el depósito de saliva y compararlos con el daño producido por el corte manual con tijera de podar. Esta comparación permite destacar que el desarrollo de experimentos en donde se logre el

daño por herbivoría por animales en pequeñas parcelas puede dar una imagen más realista de la respuesta de la planta que los experimentos con cortes simulados (Matches 1992). A partir del experimento comparado llevado a cabo en este estudio, se puede observar que si se tomaran las conclusiones sólo a partir del experimento con herbivoría simulada, se estaría sobreestimando la eficiencia de la oveja como herramienta de control de las plántulas de pino en el caso de las intensidades de daño bajas, ya que las plántulas dañadas por el herbívoro presentaron respuestas más favorables a los seis meses que las plántulas dañadas manualmente. Sin embargo a daños altos las respuestas de crecimiento en altura se estarían subestimando, ya que las plántulas dañadas manualmente crecieron más que las dañadas por oveja. Estas respuestas diferentes obtenidas a partir de ambos experimentos deben tenerse en cuenta en el momento de extrapolar resultados obtenidos en experimentos de herbivoría simulada.

Se debe recordar que en este trabajo se llevó a cabo un abordaje experimental y que su extrapolación y aplicación en ambientes productivos requerirían ampliar los estudios realizados acá. Algunos aspectos que se deben tener en cuenta en futuros estudios son: la influencia de la estacionalidad, la competencia por recursos con especies vecinas, la respuesta de la planta a más de un evento de herbivoría y al daño por diferentes herbívoros. Por ejemplo, en este estudio no se evaluó la respuesta de las plantas en función de la estacionalidad pero debe tenerse en cuenta que es un factor importante que puede afectar la respuesta de las plantas. Este estudio se llevó a cabo al comienzo de la temporada de crecimiento, es probable que los daños observados sean más severos si se realizan al final de la temporada antes de la realocación de nutrientes. En este sentido, Crozier y Ledgard (1990) observaron que las plántulas de pino dañadas en otoño presentaron mayor mortalidad que las dañadas en verano.

Determinar las cargas ganaderas que produzcan los niveles de daño adecuados para un control eficiente y tener en cuenta las respuestas variables de cada especie y la posible compensación o sobrecompensación a la herbivoría, es un aspecto clave que está poco estudiado. A partir de este estudio se puede observar que, bajo las condiciones de este experimento, una proporción muy baja de individuos con grados de daño alto presentó algún tipo de respuesta en crecimiento a seis meses de realizado el daño (una temporada de crecimiento), probablemente esos individuos a largo plazo y en condiciones de campo no sobrevivan o si sobreviven sean muy vulnerables a otro evento de herbivoría.

Apéndice Capítulo 4

Tabla C4.1. Test de comparaciones múltiples entre niveles de daño por especie y entre especies por nivel de daño luego del test de Kruskal-Wallis para la variable Diferencia en altura.

Diferencias de altura			
Valores de p de las comparaciones múltiples entre niveles de daño por especie.			
Valores de $p < 0,05$ en negrita. C: control; B: daño bajo; M: daño medio; A: daño alto.			
<i>P. contorta</i>	C	B	M
	B 0,130	-	-
	M 0,046	0,363	-
	A 0,094	0,363	0,636
<i>P. ponderosa</i>	C	B	M
	B 0,3493	-	-
	M 0,7513	0,4631	-
	A 0,0402	0,0027	0,0258
<i>P. radiata</i>	C	B	
	B 0,68	-	
	M 0,23	0,23	
<i>P. ponderosa</i> simulados	C	B	M
	B 0,62	-	-
	M 0,62	0,80	-
	A 0,58	0,65	0,62
Valores de p de las comparaciones múltiples entre especies por nivel de daño.			
Valores de $p < 0,05$ en negrita. C: <i>P. Contorta</i> , P: <i>Pinus ponderosa</i> ; R: <i>Pinus radiata</i>			
Controles	C	P	
	P 0,021	-	
	R 0,887	0,021	
Daño bajo	C	P	
	P 0,972	-	
	R 0,048	0,048	
Daño medio	C	P	
	P 0,55	-	
	R 2,9e-05	8,2e-05	
Daño alto	C		
	P 0,15		

Tabla C4.2. Test de comparaciones múltiples entre niveles de daño por especie y entre especies por nivel de daño luego del test de Kruskal-Wallis para la variable Diferencia en número de ramas.

Diferencias en número de ramas	
Valores de p de las comparaciones múltiples entre niveles de daño por especie.	
Valores de $p < 0,05$ en negrita. C: control; B: daño bajo; M: daño medio; A: daño	

alto.				
<i>P. contorta</i>		C	B	M
	B	0,0004	-	-
	M	0,0617	0,1531	-
	A	0,2698	0,2698	0,7990
<i>P. ponderosa</i>		C	B	M
	B	0,430	-	-
	M	0,051	0,099	-
	A	0,031	0,036	0,390
<i>P. radiata</i>		C	B	
	B	0,00047	-	
	M	0,01222	0,08900	
<i>P. ponderosa simulados</i>		C	B	M
	B	0,1230	-	-
	M	5,3e-05	4,1e-07	-
	A	0,0832	0,0031	0,0158

Valores de p de las comparaciones múltiples entre especies por nivel de daño.

Valores de $p < 0,05$ en negrita. C: *P. Contorta*, P: *Pinus ponderosa*; R: *Pinus radiata*

Controles		C	P
	P	0,011	-
	R	0,227	0,227
Daño bajo		C	P
	P	0,64171	-
	R	0,00017	9,6e-06
Daño medio		C	P
	P	0,0183	-
	R	0,0094	0,3711
Daño alto		C	
	P	0,047	

Tabla C4.3. Test de comparaciones múltiples entre niveles de daño por especie y entre especies por nivel de daño luego del test de Kruskal-Wallis para la variable Diferencia en diámetro.

Diferencias en diámetro				
Valores de p de las comparaciones múltiples entre niveles de daño por especie.				
Valores de $p < 0,05$ en negrita. C: control; B: daño bajo; M: daño medio; A: daño alto.				
<i>P. contorta</i>		C	B	M
	B	0,332	-	-
	M	0,039	0,133	-
	A	0,039	0,079	0,292
<i>P. ponderosa</i>		C	B	M
	B	0,0407	-	-
	M	0,0014	0,0804	-
	A	0,0407	0,4190	0,8167
<i>P. radiata</i>		C	B	M
	B	0,52	-	-
	M	0,24	0,30	-
	A	0,30	0,37	0,54

<i>P. ponderosa</i> simulados		C	B	M
	B	0,0016	-	-
	M	0,0084	0,4619	-
	A	0,0016	0,8101	0,4095

Valores de p de las comparaciones múltiples entre especies por nivel de daño.

Valores de $p < 0,05$ en negrita. C: *P. Contorta*, P: *Pinus ponderosa*; R: *Pinus radiata*

Controles		C	P
	P	0,26	-
	R	0,26	0,74
Daño bajo		C	P
	P	0,79	-
	R	0,15	0,15
Daño medio		C	P
	P	0,97	-
	R	0,30	0,30
Daño alto		C	P
	P	0,14	-
	R	0,38	0,50

- Generalidades
- Capítulo 1
- Capítulo 2
- Capítulo 3
- Capítulo 4
- **Discusión General**



Discusión general

Resultados generales

Los resultados generales a destacar obtenidos a partir de este estudio son los siguientes. Se observó que la respuesta al incremento de la intensidad de herbivoría no fue lineal sino que presentó un umbral, con daños mayores al 80% a partir de cargas ganaderas medias a altas. Si se comparan los resultados de la herbivoría sobre *P. contorta* obtenidos bajo las cargas recomendadas en el primer y tercer experimento de esta tesis se observa que no hubo diferencias en el número medio de plántulas ramoneadas (Experimento 1: 88% y Experimento 3: 89%; T= 29870, p= 0,74) pero sí se observaron diferencias en el número medio de ramas comidas (Experimento 1: 72% y Experimento 3: 54%; T= 24292, p< 0,001) y en la media de individuos que sobrevivieron (Experimento 1: 48% y Experimento 3: 71%; T= 27859, p< 0,001). Es decir que debe tenerse en cuenta que la herbivoría por oveja sobre pinos es variable bajo cargas recomendadas, pudiendo diferir la efectividad como control de la invasión bajo esas cargas.

En cuanto a la preferencia entre especies con distinta invasividad; *P. contorta* (alta invasividad), *P. ponderosa* y *P. radiata* (invasividad moderada) y *P. jeffreyi* (baja invasividad); se observó un número relativamente alto de plántulas consumidas de las cuatro especies, pero grados de daño diferentes entre ellas. A nivel general, *P. jeffreyi*, *P. contorta* y *P. ponderosa* fueron las especies más preferidas, seguidas de *P. radiata*. En cuanto a la influencia del ambiente en el consumo de pinos, se observó que el número de plántulas ramoneadas fue mayor en el pastizal que en el matorral. Sin embargo, la intensidad del daño por plántula (número de ramas dañadas por plántula) fue mayor en el matorral que en el pastizal. Por último, se observó que las tres especies estudiadas, *P. contorta*, *P. ponderosa* y *P. radiata*, compensaron los niveles de daños bajos, tanto en crecimiento en altura como en desarrollo de ramas. Mientras que una proporción baja de individuos con daño alto mostró este tipo de respuesta de compensación en el caso de *P. contorta* para la variable crecimiento en altura y en el caso de *P. ponderosa* en el desarrollo de ramas durante una temporada de crecimiento. En cuanto a la respuesta de las plántulas a distintos niveles de daño por herbivoría simulada en comparación con el daño producido por oveja, se observó que las plántulas con niveles de daño bajo por oveja presentaron mayor crecimiento en altura y mayor desarrollo de ramas que las

plántulas con herbivoría simulada, mientras que las plántulas con daño alto por oveja crecieron menos en altura que las plántulas dañadas manualmente (Figura 1). En base a estos resultados, se podría concluir que las ovejas no serían parte de los factores que promueven el patrón de invasividad observado en el campo de las especies con las que se trabajó, ni la diferente invasibilidad entre ecosistemas, sino que, por el contrario, estarían actuando como controladores de la invasión de pinos. Sin embargo, el grado de control de la invasión está fuertemente determinado por la carga animal y la variabilidad en la intensidad del daño que ésta produzca.

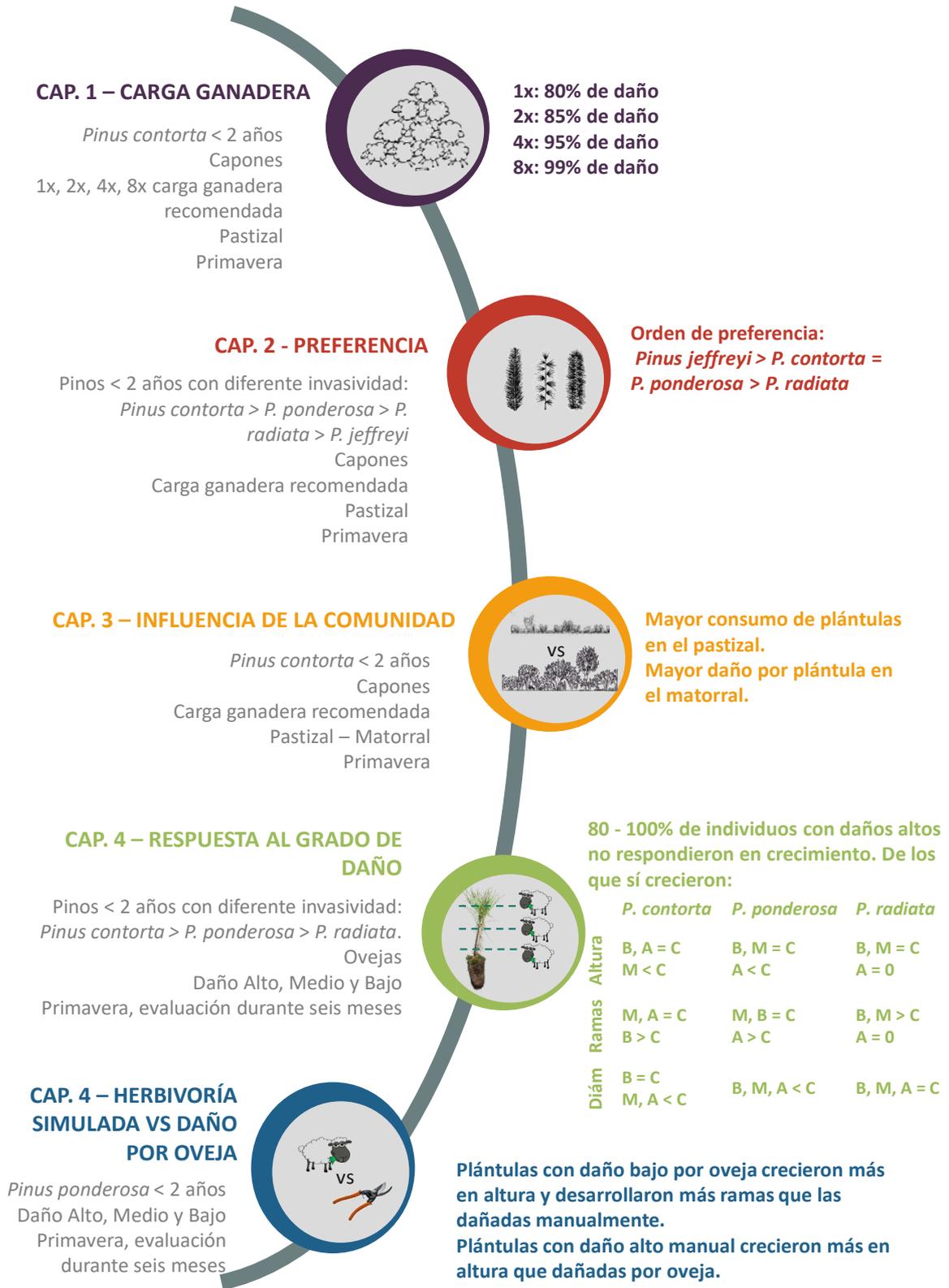


Figura 1. Esquema general de los objetivos de la tesis y los resultados principales.

Rol ecológico de los herbívoros en el control de la invasión de pináceas

Los grandes herbívoros son fuertes reguladores de la estructura y la dinámica de una comunidad (Nuttle *et al.* 2011). La interacción planta-herbívoro está modulada entre otras cosas, por las decisiones de forrajeo a distintas escalas espaciales, desde el tamaño del bocado a la escala de paisaje y a distintas escalas temporales. A su vez, la respuesta de las plantas a la herbivoría también es variable de acuerdo al nivel de organización biológica que se observe, desde una rama de un individuo hasta la escala de comunidad (Hester *et al.* 2006). Las plantas pueden evitar, resistir o tolerar los impactos de los herbívoros. Analizando el efecto observado de los herbívoros en las plántulas de pino en el marco de las estrategias de defensa planteadas por Rosenthal y Kotanen (1994), se puede evaluar el posible rol ecológico de los mismos como controladores de la invasión (Figura 2).

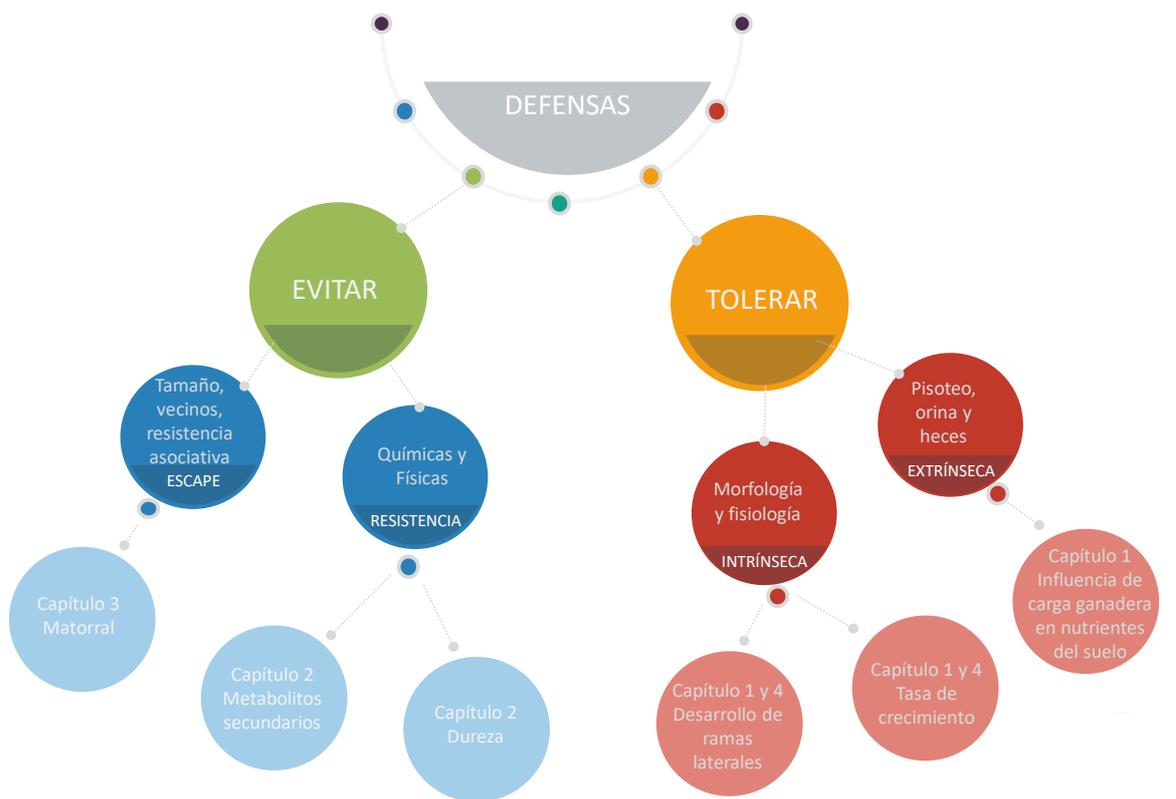


Figura 2. Mapa conceptual de los mecanismos de defensa de las plantas a la herbivoría en el contexto de los estudios realizados en esta tesis y de futuros posibles estudios que podrían plantearse a partir de los resultados obtenidos. Adaptado de Rosenthal y Kotanen 1994 y Hester *et al.* 2006.

Por un lado, se establece que las plantas pueden evitar el daño por herbivoría por medio del escape de los herbívoros en función de su ubicación en el espacio. Pudiendo variar su susceptibilidad a ser encontradas por características propias de la planta o por características del vecindario, por ejemplo la abundancia de alimentos preferidos que tenga alrededor (Augustine y Jordan 1998, Horsley *et al.* 2003). Así, pueden evitar la herbivoría si crecen en sitios con baja accesibilidad de los herbívoros, o pueden evitar a los herbívoros por medio del proceso denominado resistencia asociativa, donde la planta crece en la cercanía de plantas vecinas cuya presencia reduce la probabilidad de herbivoría (Hjältén *et al.* 1993; Gómez *et al.* 2001; Baraza *et al.* 2006; Kuijper *et al.* 2010). Esta situación podría ser la causa de los resultados obtenidos en el capítulo 3 de esta tesis, en donde se observó que las ovejas tendieron a consumir más individuos de pino en zonas de pastizal, sin embargo cuando una plántula fue ramoneada en el matorral, la intensidad de ramoneo fue mayor. Esto podría sugerir que el bajo número de individuos ramoneados no se debe a una baja preferencia en relación a las especies de plantas de la vegetación circundante sino a un posible fenómeno de resistencia asociativa, donde los arbustos estarían actuando como protectores de las plántulas (Zamora Nasca *et al.*, artículo aceptado pendiente de cambios). Futuros estudios en donde se evalúe la herbivoría sobre plántulas ubicadas en parches sin vegetación y plántulas bajo arbustos son necesarios para probar la ocurrencia de este fenómeno.

Por otro lado, las plantas pueden evitar la herbivoría por medio de su estructura física y por medio de compuestos metabólicos secundarios que actúan como compuestos de defensa. Estos aspectos no están detallados en esta tesis, sin embargo en otro estudio se analizaron variables físicas y químicas de las mismas especies con las que se trabajó en el capítulo 2 para estudiar cómo estaría actuando este aspecto en la interacción ungulado – invasión de pinos. A modo general, se observó que los compuestos metabólicos secundarios estudiados tuvieron poco efecto detractor de la herbivoría por oveja en estas plántulas y que, también contrariamente a lo que podría esperarse, las especies que presentaron mayor dureza foliar fueron las especies más defoliadas (*P. ponderosa* y *P. jeffreyi*) (Zamora Nasca *et al.* datos no publicados). Posiblemente otros compuestos no analizados estén actuando como defensas, sobre todo en el caso de *P. radiata*, la especie menos preferida en este estudio; o existan otros factores que determinan la preferencia de la oveja entre estas cuatro especies estudiadas.

Otro mecanismo de respuesta de las plantas a la herbivoría es la tolerancia. Este término, definido por numerosos autores, básicamente se refiere a la capacidad de la planta de mantener su adecuación por medio del crecimiento y la reproducción luego de un daño sostenido por herbivoría (Rosenthal y Kotanen 1994). La tolerancia puede variar entre formas de vida, especies, entre individuos de la misma especie y con la edad de la planta (Rosenthal y Kotanen 1994, Haukioja y Koricheva 2000). En general, plantas jóvenes presentan menos tolerancia que plantas adultas, aunque las jóvenes pueden estar mejor defendidas (Huntly 1991). En relación a este factor, la edad de la plántula, se ha observado en la bibliografía, que las plántulas de pino menores a dos años son más vulnerables al daño por herbivoría (Monfore 1986; Crozier y Ledgard 1990; Newsome *et al.* 1995; Smit *et al.* 2006). Si los pinos son mayores, el herbívoro puede dañar la plántula y retrasar su crecimiento (Zamora *et al.* 2001) pero es más probable que la planta sobreviva en comparación con plántulas menores a dos años.

La tolerancia puede estar determinada por factores intrínsecos o extrínsecos (Hester *et al.* 2006). Entre los factores intrínsecos se encuentran factores morfológicos como ser la capacidad de desarrollo de meristemas que culminan en numerosas ramas laterales en respuesta al daño por herbivoría. Este factor se estudió en el capítulo 4 de esta tesis en donde se observó que la respuesta fue variable en función de la intensidad de daño y a su vez las tres especies estudiadas presentaron tolerancias diferentes. Los individuos de *P. contorta* y *P. radiata* con niveles de daño bajos desarrollaron mayor número de ramas que los controles, mientras en el caso de la especie *P. ponderosa*, los individuos con daños altos desarrollaron mayor número de ramas que los controles. Por otro lado, esta respuesta fue variable en función del agente que produjo el daño ya que se observó, para el caso de *P. ponderosa*, que los individuos dañados por oveja presentaron mayor número de ramas que los dañados mecánicamente. Entre los factores intrínsecos que denotan la tolerancia de las plantas a la herbivoría también se encuentran los factores fisiológicos, como ser las tasas de crecimiento. En este trabajo, en el capítulo 4, se observó que la respuesta en crecimiento en altura fue variable en función el grado de daño, siendo el crecimiento en respuesta a daños bajos y medios casi igual que el crecimiento de los controles en las tres especies. Mientras que a daños altos, el crecimiento de *P. contorta* fue similar al control mientras que el crecimiento de *P. ponderosa* fue muy bajo y el crecimiento de *P. radiata* nulo. Es decir, que estas

últimas especies estarían adaptadas para tolerar niveles bajos y medios de herbivoría pero no niveles altos.

Como se puede concluir de lo discutido en los párrafos anteriores, los mecanismos de tolerancia van a estar fuertemente condicionados por la intensidad de daño. A su vez, la intensidad de daño es dependiente de la carga de herbívoros. Este aspecto se abordó en el primer capítulo de esta tesis, donde se observó que cargas ganaderas bajas producen 80% de daño a las plántulas, mientras que cargas medianas a altas producen entre 85% y 100% de daño. Como se mencionó anteriormente, frente a porcentajes de daño bajos y medios (10% al 60% de la plántula), se observó que las especies de pino con las que se trabajó pueden rebrotar y crecer en la temporada siguiente, sin embargo luego de daños altos, el crecimiento en altura fue prácticamente nulo para *P. ponderosa* y *P. radiata*, mientras que las plántulas de *P. contorta* con daños altos que crecieron lo hicieron en la misma medida que los controles. Es decir, que el control más eficiente de las plántulas de pino se daría bajo las cargas ganaderas medianas a altas estudiadas, sin embargo la intensidad de herbivoría debería ser la mayor posible en el caso que se busque el control de *P. contorta* ya que se observó que fue la especie menos afectada por el daño.

Por otro lado, los factores extrínsecos que determinan la tolerancia se refieren a aquellos factores externos que pueden promover el crecimiento, la absorción de nutrientes o la llegada de luz luego del accionar directo (herbivoría) o indirecto (pisoteo, defecación u orina) del herbívoro (Hester *et al.* 2006). Si bien este aspecto no fue abordado en esta tesis, cabe mencionar que estos efectos extrínsecos estarán directamente relacionados con la carga ganadera (Gill 2006; Pastor *et al.* 2006). Por un lado, la influencia de los herbívoros en la disponibilidad de nutrientes del suelo podría tener importantes implicancias para la regeneración de las plántulas pero por otro lado el pisoteo puede afectar severamente el establecimiento por medio de la compactación del suelo o del daño directo sobre las plántulas (Milchunas *et al.* 1992).

Por último, la tolerancia está muy relacionada con las capacidades de compensación de las especies y los factores extrínsecos e intrínsecos que la determinan son similares (Hester *et al.* 2006). Se considera que existe compensación cuando el crecimiento de una rama dañada es igual al crecimiento de las ramas control no dañadas, asimismo, se considera que existió sobrecompensación y subcompensación

cuando la rama dañada aumentó o disminuyó en biomasa en relación al control, respectivamente (Belsky 1986). En este estudio, se observó que las tres especies estudiadas en el capítulo 4, *P. contorta*, *P. ponderosa* y *P. radiata*, compensaron los niveles de daños bajos y medios producidos por las cargas ganaderas recomendadas utilizada en los experimentos anteriores (0.2 – 0.3 capones/ha/año en pastizales y 0.1 – 0.2 capones/ha/año en matorrales) o el doble de esta carga, ya que presentaron un crecimiento en altura similar a los controles. Mientras que este tipo de respuesta de compensación no se observó en *P. ponderosa* y *P. radiata*, luego del daño alto a las plántulas como el observado bajo las mayores cargas ganaderas.

Consideraciones acerca de los ungulados como controladores o dispersores de especies de plantas exóticas

En cuanto a las características del sistema digestivo de los rumiantes, sus capacidades digestivas y el consumo de alimentos más eficiente, existen teorías opuestas y ampliamente discutidas en los años '80 y '90 (Demment y Van Soest 1985; Hofmann R R 1989). Hofmann R R (1989) en un trabajo pionero planteó una diferenciación funcional entre rumiantes clasificándolos en tres categorías de acuerdo al mecanismo de alimentación: ramoneadores (*concentrate feeders* en inglés), pastoreadores e intermedios o mixtos. El tipo de mecanismo de alimentación es el resultado de adaptaciones evolutivas en la anatomía del sistema digestivo que resultan en un menor tiempo de retención del alimento en el rumen en los ramoneadores que en los pastoreadores. A su vez, los ramoneadores, al poseer rumen de mayor tamaño presentan una menor eficiencia en la digestión de fibras en relación a los pastoreadores. En el caso de la oveja, si bien podría considerarse un herbívoro predominantemente pastoreador, en base a las características de su sistema digestivo, presentaría menor dificultad en consumir arbustos que los ramoneadores en consumir pastos (Clauss *et al.* 2008). Así, debido a que la oveja procesa mejor plantas con altas cantidades de fibra que otros herbívoros, se ha utilizado exitosamente como control de malezas (Newsome *et al.* 1995; Fraser *et al.* 2001; Frost y Launchbaugh 2003). Teniendo en cuenta que por su fisiología, la oveja podría preferir pastos antes que pinos, nuestros resultados están en consistencia con el modelo planteado por Westoby (1999), en el cual sostiene que el pastoreo selectivo favorece a las especies menos palatables, mientras que densidades de

pastoreo más altas y no selectivo favorecería a las plantas más palatables. Mobæk *et al.* (2009) encontraron el mismo patrón con ovejas; a bajas densidades mostraron mayor selección de áreas más productivas, mientras que a altas densidades de pastoreo las ovejas presentaron un uso del hábitat más uniforme.

Se debe tener en cuenta que el ganado puede actuar no solo como controlador de la invasión, sino también como dispersor de semillas de otras especies exóticas y que este rol de dispersor puede ser más nocivo que el de herbívoros nativos. En este sentido, Bartuszevige y Endress (2008) observaron que muestras fecales de ganado vacuno presentaron mayor riqueza y densidad de semillas de pastos exóticos que muestras de ciervos nativos (*Cervus elaphus* y *Odocoileus sp.*). A su vez, estos autores estiman que el ganado vacuno puede dispersar aproximadamente un orden de magnitud más de semillas por animal que las otras dos especies nativas estudiadas. Sin embargo, debido a la diferencia en sus patrones de movimiento y en su forma de interacción con el medio, la dispersión generada por los herbívoros domésticos se da a menores distancias que la de herbívoros nativos, al tener movimientos restringidos.

Por último, se debe considerar que el uso de las cargas ganaderas adecuadas para un control exitoso de la invasión puede provocar cambios en la estructura y composición del suelo, debido al pisoteo y a la deposición de orina y heces. También puede generar impactos negativos en la vegetación circundante (Blossey & Gorchov 2017; Granger *et al.* 2017). En el plan de manejo de ganado que se lleve a cabo, deben evaluarse continuamente estos aspectos para asegurarse que un control de la invasión de pinos no vaya en detrimento del ambiente que se quiere proteger.

Aspectos del diseño de muestreo llevado a cabo en este estudio

La mayoría de los estudios del efecto de los ungulados en las comunidades de plantas se realizaron a partir del establecimiento de clausuras donde se restringe el acceso de los ungulados, comparando luego su recuperación en sitios con ungulados y sitios sin ungulados. Si bien este abordaje presenta numerosos beneficios, también presenta una serie de desventajas (Bergström y Edenius 2003). Una de ellas es que generalmente se colocan en sitios donde había herbívoros anteriormente, por lo tanto, lo que se está estudiando es una fase de recuperación post herbivoría. Horsley *et al.* (2003)

plantean que el uso de clausuras permite identificar con cierta confianza situaciones de impacto de los ungulados en el desarrollo general de una comunidad, sin embargo este abordaje no permite el estudio más detallado e informativo acerca de tiempos hasta impactos significativos, umbrales de impacto o tipos y formas de respuestas al impacto. El testeo de mayores detalles en este abordaje metodológico, como la densidad de ungulados en los sitios de presencia o el efecto de la variación de la densidad de los ungulados, no solo su presencia o ausencia, es dificultoso (Bergström y Edenius 2003) pudiendo existir un umbral de impacto, como se observa en los resultados del primer capítulo de esta tesis. Otra desventaja del uso de clausuras, es que debido a los altos costos, generalmente no presentan un número adecuado de réplicas. Por otro lado, el abordaje experimental de los estudios de esta tesis llevado a cabo mediante el establecimiento de corrales o encierros es una poderosa herramienta poco utilizada para realizar estudios con ganado doméstico (Tilghman 1989; Scott *et al.* 2000; Bergström y Edenius 2003) que permite el estudio detallado de numerosas variables. En este caso, permitió el control de la carga animal, la edad y especie de planta y de herbívoro y el control de la vegetación de la comunidad circundante. Las desventajas de este abordaje son, sobre todo, la dificultad para realizarse a mayores escalas espaciales y temporales y las precauciones que por esto se deben tener en cuenta al momento de extrapolar los resultados. Se debe tener la precaución de que los resultados pueden variar en ambientes con otra estructura de la vegetación, con la competencia con las especies circundantes o con la variabilidad climática.

Por último, dentro del estudio experimental, se debe mencionar que los resultados a partir de estudios de herbivoría simulada o de herbivoría natural pueden diferir y llevar a conclusiones diferentes. Se debe tener en cuenta que la herbivoría simulada mecánicamente no tiene en cuenta la heterogeneidad en el espacio de la actividad de herbivoría natural del ungulado. Este aspecto se observó en el estudio llevado a cabo en el capítulo 4 de esta tesis, donde se ve una diferencia en la respuesta de las plántulas bajo herbivoría simulada y bajo herbivoría natural. Sin embargo en este caso, el testeo de ambos abordajes en conjunto brinda información valiosa acerca de los beneficios de aplicar un control mecánico o biológico a la invasión de plántulas de pino.

Consideraciones acerca del manejo del ganado y de la invasión de pinos

La invasión de especies introducidas con fines comerciales plantea una situación de compromiso entre la retribución económica, el impacto ambiental negativo que pueden causar y la percepción social de la producción de esa especie y su invasión; esto debería considerarse a nivel político, productivo y social (Richardson 1998; Zengeya *et al.* 2017; Nahuelhual *et al.* 2018). Una propuesta de aplicación concreta de los estudios realizados en esta tesis podría ser la implementación de sistemas productivos agroforestales. Para que las prácticas agroforestales sean completamente exitosas, deben cumplir con ciertos requisitos, como ser ecológicamente sustentables, posibles tanto biológica como económicamente y deben ser socialmente aceptables (Clason y Sharrow 2000, Chara *et al.* 2018). Se reconoce que la aplicación de este sistema productivo tiene influencia positiva en los procesos hidrológicos, aumentando la protección y el uso sustentable del agua, mejora el ciclaje de nutrientes y el flujo de energía, aumenta la fijación de nitrógeno atmosférico, favorece la conversión de energía solar en biomasa y ayuda en la rehabilitación de suelos degradados, entre otros aspectos (Murgueitio *et al.* 2015). La estrategia básica es combinar la práctica forestal con la práctica ganadera contando con pasturas adecuadas para el ganado de manera que cada componente cumpla funciones productivas, contribuya a la estabilidad y conservación de los ecosistemas y a su vez también cumpla de manera eficiente con la generación de productos y servicios (Verzino *et al.* 2015; Chara *et al.* 2018). Particularmente, esta práctica agroforestal se reconoce como exitosa en el control de malezas (Fraser *et al.* 2001) y a partir de lo observado en este estudio, podría también ser útil para frenar procesos de invasión temprana de pináceas. Por último, se deben mencionar una serie de aspectos a considerar en el uso de la práctica ganadera ovina como control de la invasión de pináceas:

- Garantizar la presencia de cierta proporción de especies palatables para asegurar el consumo de las especies objetivo a controlar y no provocar el movimiento de las ovejas hacia sitios con presencia de especies palatables (Fraser *et al.* 2001).
- Presencia de características topográficas que faciliten el movimiento exitoso de las ovejas (Fraser *et al.* 2001).
- La estacionalidad puede afectar la intensidad del daño por herbivoría en las plántulas. Si bien este es un factor que no se comparó en estos experimentos, es un factor clave a tener en cuenta cuando se quiere estudiar los efectos de los herbívoros en

el establecimiento de plántulas por dos razones. Por un lado porque la calidad nutricional del forraje circundante disponible varía con la estaciones (Cavagnaro y Golluscio 2017). Se sabe que la oveja presenta una plasticidad alimentaria en función de las variaciones estacionales, complementando su dieta con arbustos en otoño o invierno si es necesario (Posse *et al.* 1996; Villagra *et al.* 2013). Todos los experimentos realizados a lo largo de esta tesis se realizaron en primavera, con una disponibilidad de forraje circundante alta, pero las proporciones de daño observadas pueden variar en otras estaciones (pudiendo ser mayores). Y por otro lado, el grado de daño y las respuestas de las plántulas al ramoneo van a diferir dependiendo del estado fenológico del pino y las funciones del follaje en el momento en que son removidos (Honkanen *et al.* 1994; Cingolani *et al.* 2005). En este sentido, Crozier y Ledgard (1990) observaron que las plántulas de pino ramoneadas en otoño presentaron mayor mortalidad que las ramoneadas en verano.

- La aplicación de sistemas agroforestales requiere de ciertas condiciones de plantación y del manejo del ganado particulares (Peri *et al.* 2016). Futuros estudios deberían realizarse para evaluar la factibilidad del uso de estos sistemas para el control de las invasiones de pináceas.

Conclusiones generales

Los grandes herbívoros domésticos juegan un rol clave en el proceso de invasión de pináceas. Los resultados de este estudio sugieren que la oveja podría no ser uno de los factores que promueven la invasión en el campo de las especies con las que se trabajó, ni la diferente invasibilidad entre ecosistemas, sino que por el contrario podrían estar actuando como controladores de la invasión de pinos mitigando la invasión tanto en ambientes de pastizal como de matorral. Así, el manejo ganadero en áreas susceptibles de invasión, como los pastizales o los matorrales abiertos de la Patagonia, podría ser una herramienta clave para el control de la expansión de pináceas, siempre y cuando se tenga en cuenta la aplicación de las cargas ganaderas adecuadas para la especie a controlar y la estación donde se lleve a cabo.

Como futuras líneas de trabajo se puede pensar en la evaluación a campo, a una mayor escala espacial, de la efectividad de la aplicación de regímenes de pastoreo que incluyan rotaciones continuas de altas cargas en sitios con invasión de pinos. Además, teniendo en cuenta que en algunos sectores de la Patagonia la producción bovina está en aumento, futuros estudios deberían realizarse para probar la eficacia del ganado vacuno en el control de pináceas. Se sabe que el consumo de plantas leñosas por estos herbívoros es menor que en el caso de ovejas, sin embargo el daño mecánico por pisoteo que pueden realizar es mayor. Las pruebas a campo podrían realizarse evaluando la aplicación de manejos ganaderos como el Manejo Holístico que recomienda, además de cargas altas por breves períodos, la combinación de distintos tipos de herbívoros ya que el uso que realizan del espacio y de la vegetación es diferente. En este sentido, en el otro extremo se encontrarían los caprinos, con los cuales se esperaría que el control de pináceas sea más efectivo debido a su comportamiento de alimentación menos selectivo. Estos estudios deberían considerar a su vez el efecto de este manejo del ganado en la compactación y nutrientes del suelo, en la vegetación circundante y en su posible influencia como dispersores de otras especies exóticas. Por otro lado, futuros estudios deberían evaluar la influencia de la estacionalidad en el control de la invasión de pináceas con herbívoros, con el fin de determinar el momento del año más adecuado para realizar las rotaciones del ganado.

Por último, se debe destacar la importancia del abordaje experimental del estudio del control y manejo de las invasiones con herbívoros, en donde se monitoreen

adecuadamente las variables de interés, ya que las conclusiones pueden diferir si se planifica un manejo a partir de observaciones a campo o a partir de experimentos controlados con diseños diferentes (*i.e.* herbivoría natural *versus* simulada).

Bibliografía

- Adams, S.N. (1975) Sheep and cattle grazing in forest: A review. *J Appl Ecol* **12**, 143–152.
- Agrawal, A.A. (2000) Overcompensation of plants in response to herbivory and the by-product benefits of mutualism. *Trends Plant Sci* **5**, 309–313.
- Agrawal, A.A. & Kotanen, P.M. (2003) Herbivores and the success of exotic plants: A phylogenetically controlled experiment. *Ecol Lett* **6**, 712–715.
- Agrawal, A.A., Kotanen, P.M., Mitchell, C.E., Power, A.G., Godsoe, W. & Klironomos, J. (2005) Enemy Release ? An Experiment with Congeneric Plant Pairs and Diverse above- and Belowground Enemies. *Ecology* **86**, 2979–2989.
- Ashton, I.W. & Lerdau, M.T. (2008) Tolerance to herbivory, and not resistance, may explain differential success of invasive, naturalized, and native North American temperate vines. *Divers Distrib* **14**, 169–178.
- Atsatt, P.R. & O’Dowd, D.J. (1976) Plant Defense Guilds. *Sci* **193** 24–29.
- Augustine, D.J. & Jordan, P.A. (1998) Predictors of White-Tailed Deer Grazing Intensity in Fragmented Deciduous Forests. *J Wildl Manage* **62**, 1076–1085.
- Augustine, D.J. & McNaughton, S.J. (1998) Ungulate effects on the functional species composition of plant communities: Herbivore selectivity and plant tolerance. *J Wildl Manage* **62**, 1165–1183.
- Averill, K.M., Mortensen, D.A., Smithwick, E.A.H., Kalisz, S., McShea, W.J., Bourg, N.A., Parker, J., Royo, A., Abrams, M., Apsley, D., Blossey, B., Boucher, D., Caraher, K., DiTommaso, A., Johnson, S., Masson, R. & Nuzzo, V. (2018) A regional assessment of white-tailed deer effects on plant invasion. *AoB Plants* **10**, plx047.
- Averill, K.M., Mortensen, D.A., Smithwick, E.A.H. & Post, E. (2016) Deer feeding selectivity for invasive plants. *Biol Invasions* **18**, 1247–1263.
- Bailey, D.W. (2004) Management strategies for optimal grazing distribution and use of arid rangelands. *J Anim Sci* **82**, E147–E153.

- Baraza, E., Zamora, R. & Hódar, J.A. (2006) Conditional outcomes in plant-herbivore interactions: Neighbours matter. *Oikos* **113**, 148–156.
- Bartolomé, J., Boada, M., Saurí, D., Sánchez, S. & Plaixats, J. (2008) Conifer Dispersion on Subalpine Pastures in Northeastern Spain: Characteristics and Implications for Rangeland Management. *Rangel Ecol Manag* **61**, 218–225.
- Barton, K.E. & Koricheva, J. (2010) The Ontogeny of plant defense and herbivory: characterizing general patterns using meta-analysis. *Am Nat* **175**, 481–493.
- Bartuszevige, A.M. & Endress, B.A. (2008) Do ungulates facilitate native and exotic plant spread?. Seed dispersal by cattle, elk and deer in northeastern Oregon. *J Arid Environ* **72**, 904–913.
- Bates, D.M., Machler, M., Bolker, B. & Walker, S. (2015) Fitting linear mixed-effects models using lme4. *J Stat Softw* **67**, 1–48.
- Bava, J.O., Loguercio, G.A. & Salvador, G. (2015) ¿Por qué plantar en Patagonia? Estado actual y el rol futuro de los bosques plantados. *Ecol Austral* **25**, 101–111.
- Beaumont, D. & Dugan, D. (1995) Deer management and tree regeneration in the RSPB reserve at Abernethy Forest. *Scottish For.*
- Becerra, P.I. & Bustamante, R.O. (2009) The effect of herbivory on seedling survival of the invasive exotic species *Pinus radiata* and *Eucalyptus globulus* in a Mediterranean ecosystem of Central Chile. *For Ecol Manage* **256**, 1573–1578.
- Bellingham, P.J. & Coomes, D.A. (2003) Grazing and community structure as determinants of invasion success by Scotch broom in a New Zealand montane shrubland. *Divers Distrib* **9**, 19–28.
- Bellingham, P.J., Richardson, S.J., Mason, N.W.H., Veltman, C.J., Allen, R.B., Allen, W.J., Barker, R.J., Forsyth, D.M., Nicol, S.J. & Ramsey, D.S.L. (2016) Introduced deer at low densities do not inhibit the regeneration of a dominant tree. *For Ecol Manage* **364**, 70–76.
- Belsky, A.J. (1986) Does Herbivory Benefit Plants? A Review of the Evidence. *Am Nat* **127**, 870.

- Bergman, M. (2002) Can saliva from moose, *Alces alces*, affect growth responses in the willow, *Salix caprea*? *Oikos* **96**, 164–168.
- Bergström, R. & Edenius, L. (2003) From twigs to landscapes – methods for studying ecological effects of forest ungulates. *J Nat Conserv* **10**, 203–211.
- Bertiller, M.B. & Ares, J.O. (2008) Sheep Spatial Grazing Strategies at the Arid Patagonian Monte, Argentina. *Rangel Ecol Manag* **61**, 38–47.
- Blossey, B. & Gorchov, D.L. (2017) Introduction to the Special Issue: Ungulates and invasive species: quantifying impacts and understanding interactions. *AoB Plants* **9**, plx063.
- Bolker, B. (2007) *Ecological Models and Data in R*. Princeton University Press.
- Bond, W.J. & Midgley, J.J. (2001) Ecology of sprouting in woody plants: The persistence niche. *Trends Ecol Evol* **16**, 45–51.
- Bonvissuto, G.L., Somlo, R.C., Lanciotti, M.L., Carteau, A.G. & Busso, C.A. (2008) *Guías de Condición para Pastizales Naturales de “Precordillera”, “Sierras y Mesetas” y “Monte Austral” de Patagonia*. Instituto Nacional de Tecnología Agrpecuaria - INTA, Buenos Aires.
- Borrelli, P., Boggio, F., Sturzenbaum, P., Paramidani, M., Heinken, R., Pague, C., Stevens, M. & Nogués, A. (2013) *Grassland Regeneration and Sustainability Standard (GRASS)*. The Nature Conservancy - Ovis XXI S.A., Buenos Aires.
- Boulant, N., Kunstler, G., Rambal, S. & Lepart, J. (2008) Seed supply, drought, and grazing determine spatio-temporal patterns of recruitment for native and introduced invasive pines in grasslands. *Divers Distrib* **14**, 862–874.
- Bran, D., Ayesa, J. & Lopez, C. (2002) *Áreas ecológicas de Neuquen*. Instituto Nacional de Tecnología Agropecuaria - INTA, Bariloche.
- Briske, D.D., Bestelmeyer, B.T., Brown, J.R., Fuhlendorf, S.D. & Wayne Polley, H. (2013) The Savory Method can not green deserts or reverse climate change. *Rangelands* **35**, 72–74.
- Buckley, Y.M., Brockerhoff, E., Langer, L., Ledgard, N.J., North, H. & Rees, M. (2005)

- Slowing down a pine invasion despite uncertainty in demography and dispersal. *J Appl Ecol* **42**, 1020–1030.
- Butterfield, J., Bingham, S. & Savory, A. (2006) *Holistic Management Handbook. Healthy Land, Healthy Profits*. Island Press.
- Cadenasso, M.L., Pickett, S.T.A. & Morin, P.J. (2002) Experimental test of the role of mammalian herbivores on old field succession: Community structure and seedling survival. *J Torrey Bot Soc* **129**, 228–237.
- Canham, C.D., McAninch, J.B. & Wood, D.M. (1994) Effects of the frequency, timing, and intensity of simulated browsing on growth and mortality of tree seedlings. *Can J For Res* **24**, 817–825.
- Capó, E.A., Aguilar, R. & Renison, D. (2016) Livestock reduces juvenile tree growth of alien invasive species with a minimal effect on natives: a field experiment using exclosures. *Biol Invasions* **18**, 2943–2950.
- Cavagnaro, F.P. & Golluscio, R.A. (2017) Structural anti-herbivore defense reduction of two Patagonian spiny shrubs in response to long time exclusion of large herbivores. *J Arid Environ.*
- Chara, J., Reyes, E., Peri, P., Otte, J., Arce, E. & Schneider, F. (2018) *Silvopastoral Systems and their Contribution to Improved Resource Use and Sustainable Development Goals: Evidence from Latin America*. CIPAV, Cali.
- Chauchard, S., Pille, G. & Carcaillet, C. (2006) Large herbivores control the invasive potential of nonnative Austrian black pine in a mixed deciduous Mediterranean forest. *Can J For Res* **36**, 1047–1053.
- Chytrý, M., Jarošík, V., Pyšek, P., Hájek, O., Knollová, I., Tichý, L. & Danihelka, J. (2008) Separating habitat invasibility by alien plants from the actual level of invasion. *Ecology* **89**, 1541–1553.
- Cibils, A.F., Lira Fernández, R.J., Oliva, G.E. & Escobar, J.M. (2014) Is Holistic Management really saving patagonian rangelands from degradation? A response to Teague. *Rangelands* **36**, 26–27.
- Cingolani, A.M., Posse, G. & Collantes, M.B. (2005) Plant functional traits, herbivore

- selectivity and response to sheep grazing in Patagonian steppe grasslands. *J Appl Ecol* **42**, 50–59.
- Clason, T. & Sharrow, S. (2000) Silvopastoral Practices. In *North American Agroforestry: An Integrated Science and Practice*, American Society Agronomy, Madison, pp. 119–147.
- Clauss, M., Kaiser, T. & Hummel, J. (2008) The Morphophysiological Adaptations of Browsing and Grazing Mammals. In Gordon, I.J. & Prins, H. (eds), *The Ecology of Browsing and Grazing*, Springer, pp. 46–88.
- Coop, J.D. & Givnish, T.J. (2008) Constraints on tree seedling establishment in montane grasslands of the Valles Caldera, New Mexico. *Ecology* **89**, 1101–1111.
- Corley, J.C., Dimarco, R.D., Fischbein, D., Lantschner, M. V., Martínez, A.S., Masciocchi, M., Mattiacci, A., Paritsis, J. & Villacide, J.M. (2018) A synthesis on the impact of non-native conifer plantations on ant and beetle diversity in north-western Patagonia. *South For a J For Sci* 1–7.
- Coronato, F. (2010) *El rol de la ganadería ovina en la construcción del territorio de la Patagonia*. Institut des Sciences et Industries du Vivant et de l'Environnement (Agro Paris Tech).
- Coronato, F., Fasioli, E., Schweitzer, A. & Tourrand, J.-F. (2015) Rethinking the role of sheep in local development of Patagonia, Argentina **68**, 1–27.
- Crawley, M.J. (1997) Plant-Herbivore Dynamics. In Crawley, M.J. (ed), *Plant Ecology*, Blackwell publishing, UK, pp. 401–474.
- Crawley, M.J. (2013) Mixed-effect models. In *The R Book*, Wiley, pp. 681–714.
- Crozier, E.R. & Ledgard, N.J. (1990) Palatability of wilding conifers and control by simulated sheep browsing. In Basset, C., Whitehouse, L.J. & Zabkiewicz, J.A. (eds), *Alternatives to the chemical control of weeds. Proceedings of International Conference, Rotorua, July 1989. Bulletin No 155*, Ministry of Forestry, Forest Research Institute, Christchurch, New Zealand, pp. 139–143.
- Daehler, C.C. (2003) Performance comparisons of co-occurring native and alien invasive plants: Implications for conservation and restoration. *Annu Rev Ecol Evol*

Syst **34**, 183–211.

- Danell, K. & Bergström, R. (2003) Mammalian herbivory in terrestrial environments. In Herrera, C.M. & Pellmyr, O. (eds), *Plant - Animal Interactions. An evolutionary Approach*, Blackwell publishing, UK, pp. 107–131.
- Danell, K., Bergström, R. & Edenius, L. (1994) Effects of large mammalian browsers on architecture, biomass, and nutrients of woody plants. *Source J Mammal* **75**, 833–844.
- Danell, K., Bergström, R., Edenius, L. & Ericsson, G. (2003) Ungulates as drivers of tree population dynamics at module and genet levels. *For Ecol Manage* **181**, 67–76.
- Demment, M.W. & Van Soest, P.J. (1985) A Nutritional Explanation for Body-Size Patterns of Ruminant and Nonruminant Herbivores. *Am Nat* **125**, 641–672.
- Derner, J.D. & Hart, R.H. (2007) Livestock and Vegetation Responses To Rotational Grazing in Short-Grass Steppe. *West North Am Nat* **67**, 359–367.
- Díaz, S., Lavorel, S., McIntyre, S., Falczuk, V., Casanoves, F., Milchunas, D.G., Skarpe, C., Rusch, G., Sternberg, M., Noy-Meir, I., Landsberg, J., Zhang, W., Clark, H. & Campbell, B.D. (2007) Plant trait responses to grazing - A global synthesis. *Glob Chang Biol* **13**, 313–341.
- Dzikiti, S., Schachtschneider, K., Naiken, V., Gush, M. & Le Maitre, D. (2013) Comparison of water-use by alien invasive pine trees growing in riparian and non-riparian zones in the Western Cape Province, South Africa. *For Ecol Manage* **293**, 92–102.
- Easdale, M.H., Aguiar, M.R., Roman, M. & Villagra, S. (2009) Comparación socio-económica de dos regiones biofísicas: los sistemas ganaderos de la provincia de Río Negro, Argentina. *Cuad Desarro Rural* **6**, 173–198.
- Edenius, L., Danell, K. & Bergström, R. (1993) Impact of herbivory and competition on compensatory growth in woody plants: winter browsing by moose on Scots pine. *Oikos* **66**, 286–292.
- Elton, C.S. (1958) *The ecology of invasions by plants and animals*. Methuen, London.

- Erickson, D.L., Reed, E., Ramachandran, P., Bourg, N.A., McShea, W.J. & Ottesen, A. (2017) Reconstructing a herbivore's diet using a novel rbcL DNA mini-barcode for plants. *AoB Plants* **9**.
- Eschtruth, A.K. & Battles, J.J. (2008) Deer herbivory alters forest response to canopy decline caused by an exotic insect pest. *Ecol Appl* **18**, 360–376.
- Essl, F., Mang, T. & Moser, D. (2012) Ancient and recent alien species in temperate forests: Steady state and time lags. *Biol Invasions* **14**, 1331–1342.
- Essl, F., Milasowszky, N. & Dirnböck, T. (2011) Plant invasions in temperate forests: Resistance or ephemeral phenomenon? *Basic Appl Ecol* **12**, 1–9.
- Evju, M., Austrheim, G., Halvorsen, R. & Myrnes, A. (2009) Grazing responses in herbs in relation to herbivore selectivity and plant traits in an alpine ecosystem. *Oecologia* **161**, 77–85.
- Facelli, J.M. & Temby, A.M. (2002) Multiple effects of shrubs on annual plant communities in arid lands of South Australia. *Austral Ecol* **27**, 422–432.
- Forsyth, D.M., Scroggie, M.P., Arthur, A.D., Lindeman, M., Ramsey, D.S.L., McPhee, S.R., Bloomfield, T. & Stuart, I.G. (2015) Density-dependent effects of a widespread invasive herbivore on tree survival and biomass during reforestation. *Ecosphere* **6**, 71.
- Franzese, J., Urrutia, J., García, R.A., Taylor, K. & Pauchard, A. (2016) Pine invasion impacts on plant diversity in Patagonia: invader size and invaded habitat matter. *Biol Invasions*.
- Fraser, E.C., Kabzems, R. & Lieffers, V.J. (2001) Sheep grazing for vegetation management in the northern forests of British Columbia and Alberta. *For Chron* **77**, 713–719.
- Fridley, J.D., Stachowicz, J.J., Naeem, S., Sax, D.F., Seabloom, E.W., Smith, M.D., Stohlgren, T.J., Tilman, D. & Von Holle, B. (2007) The Invasion Paradox: Reconciling Pattern and Process in Species Invasions. *Ecology* **88**, 3–17.
- Frost, R.A. & Launchbaugh, K.L. (2003) Grazing for Rangeland Weed Management: A new look at an old tool. *Rangelands* **25**, 43–47.

- Gelman, A. & Hill, J. (2007) Why? In Gelman, A. & Hill, J. (eds), *Data analysis using regression and multilevel/hierarchical models*, Cambridge University Press, Cambridge, pp. 1–11.
- Gill, R. (2006) The influence of large herbivores on tree recruitment and forest dynamics. In Danell, K., Bergström, R., Duncan, R.P. & Pastor, J. (eds), *Large Herbivore Ecology, Ecosystem and Conservation*, Cambridge University Press, Cambridge, pp. 170–202.
- Golluscio, R.A., Bottaro, H., Rodano, D.R., Garbulsky, M.F., Bobadilla, S., Buratovich, O. & Villa, M. (2009) Divergencias en la estimación de receptividad ganadera en el noroeste de la Patagonia: diferencias conceptuales y consecuencias prácticas. *Ecol Austral* **19**, 3–18.
- Gómez, J.M., Hódar, J.A., Zamora, R., Castro, J. & García, D. (2001) Ungulate damage on Scots pines in Mediterranean environments: effects of association with shrubs. *Can J Bot* **79**, 739–746.
- Graff, P., Aguiar, M.R. & Chaneton, E.J. (2007) Shifts in positive and negative plant interactions along a grazing intensity gradient. *Ecology* **88**, 188–199.
- Granger, J.J., Rothenberger, S.J., Buckley, D.S. & Zobel, J.M. (2017) Impacts of Cattle, Deer, Small Mammals, and Drought on Bur Oak (*Quercus macrocarpa* Michx.) Seedling Survival in Remnant Savannas in Central Nebraska. *Nat Areas J* **37**, 58–68.
- Green, L. & Ferreyra, M. (2012) *Flowers of the Patagonian Steppe*. Vazquez Mazzini, Buenos Aires.
- Grotkopp, E., Rejmánek, M. & Rost, T.L. (2002) Toward a Causal Explanation of Plant Invasiveness: Seedling Growth and Life-History Strategies of 29 Pine (*Pinus*) Species. *Am Nat* **159**, 396–419.
- Gundale, M.J., Almeida, J.P., Wallander, H., Wardle, D.A., Kardol, P., Nilsson, M.C., Fajardo, A., Pauchard, A., Peltzer, D.A., Ruotsalainen, S., Mason, B. & Rosenstock, N. (2016) Differences in endophyte communities of introduced trees depend on the phylogenetic relatedness of the receiving forest. *J Ecol* **104**, 1219–1232.

- Gundale, M.J., Pauchard, A., Langdon, B., Peltzer, D.A., Maxwell, B.D. & Nuñez, M.A. (2014) Can model species be used to advance the field of invasion ecology? *Biol Invasions* **16**, 591–607.
- Haukioja, E. & Koricheva, J. (2000) Tolerance to herbivory in woody vs. herbaceous plants. *Evol Ecol* **14**, 551–562.
- Heberling, J.M., Brouwer, N.L. & Kalisz, S. (2017) Effects of deer on the photosynthetic performance of invasive and native forest herbs. *AoB Plants* **9**.
- Hester, A.J., Bergman, M., Iason, G.R. & Moen, J. (2006) Impacts of large herbivores on plant community structure and dynamics. In Danell, K., Bergström, R., Duncan, R.P. & Pastor, J. (eds), *Large Herbivore Ecology, Ecosystem and Conservation*, Cambridge University Press, Cambridge, pp. 97–141.
- Hester, A.J., Edenius, L., Buttenschon, R. & Kuiters, A. (2000) Interactions between forests and herbivores: the role of controlled grazing experiments. *Forestry* **73**, 381–391.
- Hester, A.J., Millard, P., Baillie, G.J. & Wendler, R. (2004) How Does Timing of Browsing Affect above- and Below-Ground Growth of *Betula pendula*, *Pinus sylvestris* and *Sorbus aucuparia*? *Oikos* **105**, 536–550.
- Hester, A.J. & Skarpe, C. (2008) Plant traits, Browsing and Grazing Herbivores and Vegetation Dynamics. In Gordon, I.J. & Prins, H.H.T. (eds), *The Ecology of Browsing and Grazing*, Springer, p. 261.
- Hickman, K.R., Hartnett, D.C., Cochran, R.C. & Owensby, C.E. (2004) Grazing management effects on plant species diversity in tallgrass prairie. *J Range Manag* **57**, 58–65.
- Hidding, B., Tremblay, J.P. & Côté, S.D. (2012) Survival and growth of balsam fir seedlings and saplings under multiple controlled ungulate densities. *For Ecol Manage* **276**, 96–103.
- Hierro, J.L., Maron, J.L. & Callaway, R.M. (2005) A biogeographical approach to plant invasions: The importance of studying exotics in their introduced and native range. *J Ecol* **93**, 5–15.

- Hjältén, J., Danell, K. & Lundberg, P. (1993) Herbivore Avoidance by Association: Vole and Hare Utilization of Woody Plants. *Oikos* **68**, 125–131.
- Hobbs, N.T. (2006) Large herbivores as sources of disturbances in ecosystems. In Danell, K., Bergström, R., Duncan, P. & Pastor, J. (eds), *Large herbivore ecology, ecosystem dynamics and conservation*, Cambridge University Press, Cambridge, pp. 261–288.
- Hobbs, R.J. (2001) Synergisms among habitat fragmentation, livestock grazing, and biotic invasions in Southwestern Australia. *Conserv Biol* **15**, 1522–1528.
- Hobbs, R.J. & Huenneke, L.F. (1992) Disturbance, diversity, and invasion: Implications for conservation. *Ecosyst Manag* **6**, 324–337.
- Hofmann R. R. (1989) Evolutionary steps of ecophysiological adaptation and diversification of ruminants: A comparative view of their digestive system. *Oecologia* **78**, 443–457.
- Honkanen, T. & Haukioja, E. (1994) Why does a branch suffer more after branch-wide than after tree-wide defoliation? *Oikos* **71**, 441–450.
- Honkanen, T., Haukioja, E. & Suomela, J. (1994) Effects of simulated defoliation and debudding on needle and shoot growth in Scots pine (*Pinus sylvestris*): implications of plant source/sink relationships for plant- herbivore studies. *Funct Ecololgy* **8**, 631–639.
- Horsley, S.B., Stout, S.L. & DeCalesta, D.S. (2003) White-tailed deer impact on the vegetation dynamics of a northern hardwood forest. *Ecol Appl* **13**, 98–118.
- Huntly, N. (1991) Herbivores and the Dynamics of Communities and Ecosystems. *Annu Rev Ecol Syst* **22**, 477–503.
- Iannone, B. V., Potter, K.M., Hamil, K.A.D., Huang, W., Zhang, H., Guo, Q., Oswald, C.M., Woodall, C.W. & Fei, S. (2016) Evidence of biotic resistance to invasions in forests of the Eastern USA. *Landsc Ecol* **31**, 85–99.
- Iason, G.R., O'Reilly-Wapstra, J.M., Brewer, M.J., Summers, R.W. & Moore, B.D. (2011) Do multiple herbivores maintain chemical diversity of Scots pine monoterpenes? *Philos Trans R Soc Lond B Biol Sci* **366**, 1337–1345.

- INDEC. (2008) Encuesta Nacional Agropecuaria 1993-2007.
- Järemo, J. & Palmqvist, E. (2001) Plant compensatory growth: A conquering strategy in plant-herbivore interactions? *Evol Ecol* **15**, 91–102.
- Jeschke, J., Gómez Aparicio, L., Haider, S., Heger, T., Lortie, C.J., Pyšek, P. & Strayer, D. (2012) Support for major hypotheses in invasion biology is uneven and declining. *NeoBiota* **14**, 1–20.
- Jorritsma, I.T.M., Van Hees, A.F.M. & Mohren, G.M.J. (1999) Forest development in relation to ungulate grazing: A modeling approach. *For Ecol Manage* **120**, 23–34.
- Keane, R.M. & Crawley, M.J. (2002) Exotic plant invasions and the enemy release hypothesis. *Trends Ecol Evol* **17**, 164–170.
- Knapp, L.B., Fownes, J.H. & Harrington, R.A. (2008) Variable effects of large mammal herbivory on three non-native versus three native woody plants. *For Ecol Manage* **255**, 92–98.
- Knight, T.M., Dunn, J.L., Smith, L.A., Davis, J. & Kalisz, S. (2009) Deer facilitate invasive plant success in a Pennsylvania forest understory. *Nat Areas J* **29**, 110–116.
- Kozłowski, T.T. (1964) Shoot growth in woody plants. *Bot Rev* **30**, 335–392.
- Kuijper, D.P.J., Cromsigt, J.P.G.M., Jedrzejewska, B., Miścicki, S., Churski, M., Jedrzejewski, W. & Kweczlich, I. (2010) Bottom-up versus top-down control of tree regeneration in the Białowieża Primeval Forest, Poland. *J Ecol* **98**, 888–899.
- Kurtz, D.B., Asch, F., Giese, M., Hulsebusch, C., Goldfarb, M.C. & Casco, J.F. (2016) High impact grazing as a management tool to optimize biomass growth in northern Argentinean grassland. *Ecol Indic* **63**, 100–109.
- Lalampaa, P.K., Wasonga, O. V, Rubenstein, D.I. & Njoka, J.T. (2016) Effects of holistic grazing management on milk production, weight gain, and visitation to grazing areas by livestock and wildlife in Laikipia County, Kenya. *Ecol Process* **5**, 17.
- Lamarque, L.J., Delzon, S. & Lortie, C.J. (2011) Tree invasions: a comparative test of

- the dominant hypotheses and functional traits. *Biol Invasions* **13**, 1969–1989.
- Langdon, B., Pauchard, A. & Aguayo, M. (2010) *Pinus contorta* invasion in the Chilean Patagonia: Local patterns in a global context. *Biol Invasions* **12**, 3961–3971.
- Lantschner, M.V., Rusch, V. & Hayes, J.P. (2011) Influences of pine plantations on small mammal assemblages of the Patagonian forest-steppe ecotone. *Mammalia* **75**, 249–255.
- Lantschner, M.V., Rusch, V. & Hayes, J.P. (2013) Do exotic pine plantations favour the spread of invasive herbivorous mammals in Patagonia? *Austral Ecol* **38**, 338–345.
- Lantschner, M.V., Rusch, V. & Peyrou, C. (2008) Bird assemblages in pine plantations replacing native ecosystems in NW Patagonia. *Biodivers Conserv* **17**, 969–989.
- Ledgard, N.J. (2001) The spread of lodgepole pine (*Pinus contorta*, Dougl.) in New Zealand. *For Ecol Manage* **141**, 43–57.
- Ledgard, N.J. & Norton, D.A. (2008) The impact of browsing on wilding conifers in the South Island high country. *NZ J For* **52**, 29–34.
- Lenth, R. V. (2016) Least-Squares Means: The R Package lsmeans. *J Stat Softw* **69**, 1–33.
- León, R.J.C., Bran, D., Collantes, M., Paruelo, J.M. & Soriano, A. (1998) Grandes unidades de vegetación de la Patagonia extra andina. *Ecol Austral* **8**, 125–144.
- Levine, J.M. (2000) Species Diversity and Biological Invasions: Relating Local Process to Community Pattern. *Sci* **288** 852–854.
- Levine, J.M., Adler, P.B. & Yelenik, S.G. (2004) A meta-analysis of biotic resistance to exotic plant invasions. *Ecol Lett* **7**, 975–989.
- Liu, J., Wang, L., Wang, D., Bonser, S.P., Sun, F., Zhou, Y., Gao, Y. & Teng, X. (2012) Plants can benefit from herbivory: stimulatory effects of sheep saliva on growth of *Leymus chinensis*. *PLoS One* **7**, e29259.
- Lockwood, J.L., Hoopes, M.F. & Marchetti, M.P. (2013a) *Invasion Ecology*. Wiley - Blackwell, UK.

- Lockwood, J.L., Hoopes, M.F. & Marchetti, M.P. (2013b) Establishment Success: The Influence of Biotic Interactions. In Lockwood, J.L., Hoopes, M.F. & Marchetti, M.P. (eds), *Invasion Ecology*, Wiley - Blackwell, UK, pp. 107–131.
- Lockwood, J.L., Hoopes, M.F. & Marchetti, M.P. (2013c) An introduction to Invasion Ecology. In Lockwood, J.L., Hoopes, M.F. & Marchetti, M.P. (eds), *Invasion Ecology*, Blackwell publishing, UK, pp. 1–23.
- Lockwood, J.L., Hoopes, M.F. & Marchetti, M.P. (2013d) Disturbance. In Lockwood, J.L., Hoopes, M.F. & Marchetti, M.P. (eds), *Invasion Ecology*, Blackwell publishing, UK, pp. 99–128.
- Loeser, M.R.R., Sisk, T.D. & Crews, T.E. (2007) Impact of grazing intensity during drought in an Arizona grassland: Contributed papers. *Conserv Biol* **21**, 87–97.
- Lonsdale, W.M. (1999) Global patterns of plants invasions and the concept of invasibility. *Ecology* **80**, 1522–1536.
- Loydi, A. & Distel, R.A. (2010) Diversidad florística bajo diferentes intensidades de pastoreo por grandes herbívoros en pastizales serranos del Sistema de Ventania, Buenos Aires. *Ecol Austral* **20**, 281–291.
- Loydi, A., Distel, R.A. & Zalba, S.M. (2010) Large Herbivore Grazing and Non-native Plant Invasions in Montane Grasslands of Central Argentina. *Nat Areas J* **30**, 148–155.
- Loydi, A. & Zalba, S.M. (2009) Feral horses dung piles as potential invasion windows for alien plant species in natural grasslands. *Plant Ecol* **201**, 471–480.
- Lurie, M.H., Barton, K.E. & Daehler, C.C. (2017) Pre-damage biomass allocation and not invasiveness predicts tolerance to damage in seedlings of woody species in Hawaii. *Ecology* **98**, 3011–3021.
- Mack, R.N., Simberloff, D., Lonsdale, W.M., Evans, H., Clout, M. & Fakhri, A. (2000) Biotic invasions: causes, epidemiology, global consequences, and control. *Ecol Appl* **10**, 689–710.
- Maron, J.L. & Vila, M. (2001) When do herbivores affect plant invasion? Evidence for the natural enemies and biotic resistance hypotheses. *Oikos* **95**, 361–373.

- Martin, P.H., Canham, C.D. & Marks, P.L. (2009) Why forests appear resistant to exotic plant invasions: Intentional introductions, stand dynamics, and the role of shade tolerance. *Front Ecol Environ* **7**, 142–149.
- Matches, A.G. (1966) Influence of Intact Tillers and Height of Stubble on Growth Responses of Tall Fescue (*Festuca arundinacea* Schreb.). *Crop Sci* **6**, 484–487.
- Matches, A.G. (1992) Plant Response to Grazing: A Review. *J Prod Agric* **5**, 1–7.
- Mayle, B. (1999) *Domestic stock grazing to enhance woodland biodiversity. For Comm.* Edinburgh.
- McGregor, K.F., Watt, M.S., Hulme, P.E. & Duncan, R.P. (2012) What determines pine naturalization: species traits, climate suitability or forestry use? *Divers Distrib* **18**, 1013–1023.
- McNaughton, S.J. (1979) Grazing as an Optimization Process: Grass-Ungulate Relationships in the Serengeti. *Am Nat* **113**, 691–703.
- McNaughton, S.J. (1983) Compensatory Plant Growth as a Response to Herbivory. *Oikos* **40**, 329–336.
- McNaughton, S.J. (1985) Interactive regulation of grass yield and chemical properties by defoliation, a salivary chemical, and inorganic nutrition. *Oecologia* **65**, 478–486.
- McSherry, M.E. (2015) *Human-Managed vs. Natural Grazing Systems: Exploring Effects of Livestock and Wildlife Grazing at Multiple Scales*. Syracuse University.
- Milchunas, D.G., Lauenroth, W.K. & Chapman, P.L. (1992) Plant competition, abiotic, and long- and short-term effects of large herbivores on demography of opportunistic species in a semiarid grassland. *Oecologia* **92**, 520–531.
- Mitchell, F.J.G. & Kirby, K.J. (1990) The impact of large herbivores on the conservation of semi natural woods in the British uplands. *Forestry* **63**, 333–353.
- Mobæk, R., Mysterud, A., Egil Loe, L., Holand, Ø. & Austrheim, G. (2009) Density dependent and temporal variability in habitat selection by a large herbivore; an experimental approach. *Oikos* **118**, 209–218.

- Moe, S.R., Loe, L.E., Jessen, M. & Okullo, P. (2016) Effects of mammalian herbivores and termites on the performance of native and exotic plantation tree seedlings. *J Appl Ecol* **53**, 323–331.
- Monfore, J.D. (1986) Livestock-a useful tool for vegetation control in ponderosa pine and lodgepole pine plantations. In *Vegetation Management Symp. Proc.*, ABCPF, Kamloops, BC, pp. 93–100.
- Moreira, X., Mooney, K.A., Rasmann, S., Petry, W.K., Carrillo-Gavilán, A., Zas, R. & Sampedro, L. (2014) Trade-offs between constitutive and induced defences drive geographical and climatic clines in pine chemical defences. *Ecol Lett* **17**, 537–546.
- Moreira, X., Zas, R. & Sampedro, L. (2012) Methyl Jasmonate as Chemical Elicitor of Induced Responses and Anti-Herbivory Resistance in Young Conifer Trees. In Mérillon, J.M. & Ramawat, K.G. (eds), *Plant Defence: Biological Control*, Springer, Pontevedra, Galicia, España.
- Murgueitio, E., Flores, M.X., Calle, Z., D.Chará, J., Barahona, R., Molina, C.H. & Uribe, F. (2015) Productividad en sistemas silvopastoriles intensivos en América Latina. In Montagnini, F., Somarriba, E., Murgueitio, E., Fassola, H. & Eibl, B. (eds), *Sistemas Agroforestales funciones productivas, socioeconómicas y ambientales*, pp. 59–102.
- Murren, C.J., Denning, W. & Pigliucci, M. (2005) Relationships between vegetative and life history traits and fitness in a novel field environment: Impacts of herbivores. *Evol Ecol* **19**, 583–601.
- Naeem, S., Knops, J.M., Tilman, D., Howe, K.M., Kennedy, T. & Gale, S. (2000) Plant diversity increases resistance to invasion in the absence of covarying extrinsic factors. *Oikos* **91**, 97–108.
- Nahuelhual, L., Laterra, P., Jiménez, D., Báez, A., Echeverría, C. & Fuentes, R. (2018) Do people prefer natural landscapes? An empirical study in Chile. *Bosque* **39**, 205–216.
- Newsome, T., Wikeem, B. & Sutherland, C. (1995) *Sheep grazing guidelines for managing vegetation on forest plantations in British*.

- Nichols, R. V, Cromsigt, J.P.G.M. & Spong, G. (2015) Using eDNA to experimentally test ungulate browsing preferences. *Springerplus* **4**, 0–4.
- Nickele, M.A., Reis, W., de Oliveira, E.B., Iede, E.T., Caldato, N. & Strapasson, P. (2012) Leaf-cutting ant attack in initial pine plantations and growth of defoliated plants. *Pesqui Agropecu Bras* **47**, 892–899.
- Norman, S.P. & Taylor, A.H. (2005) Pine forest expansion along a forest-meadow ecotone in northeastern California, USA. *For Ecol Manage* **215**, 51–68.
- Nunez-Mir, G.C., Liebhold, A.M., Guo, Q., Brockerhoff, E.G., Jo, I., Ordonez, K. & Fei, S. (2017) Biotic resistance to exotic invasions: its role in forest ecosystems, confounding artifacts, and future directions. *Biol Invasions* **19**, 3287–3299.
- Nuñez, M.A., Chiuffo, M., Torres, A., Paul, T., Dimarco, R.D., Raal, P., Policelli, N., Moyano, J., Garcia, R., van Wilgen, B.W., Pauchard, A. & Richardson, D.M. (2017) Ecology and management of invasive Pinaceae around the world: progress and challenges. *Biol Invasions* **19**, 3099–3120.
- Nuñez, M.A., Hayward, J., Horton, T.R., Amico, G.C., Dimarco, R.D., Barrios-Garcia, M.N. & Simberloff, D. (2013) Exotic mammals disperse exotic fungi that promote invasion by exotic trees. *PLoS One* **8**, 1–6.
- Nuñez, M.A. & Medley, K.A. (2011) Pine invasions: climate predicts invasion success; something else predicts failure. *Divers Distrib* **17**, 703–713.
- Nuñez, M.A., Moretti, A. & Simberloff, D. (2011) Propagule pressure hypothesis not supported by an 80-year experiment on woody species invasion. *Oikos* **120**, 1311–1316.
- Nuñez, M.A., Relva, M.A. & Simberloff, D. (2008a) Enemy release or invasional meltdown? Deer preference for exotic and native trees on Isla Victoria, Argentina. *Austral Ecol* **33**, 317–323.
- Nuñez, M.A., Simberloff, D. & Relva, M.A. (2008b) Seed predation as a barrier to alien conifer invasions. *Biol Invasions* **10**, 1389–1398.
- Nuttle, T., Yerger, E.H., Stoleson, S.H. & Ristau, T.E. (2011) Legacy of top-down herbivore pressure ricochets back up multiple trophic levels in forest canopies over

- 30 years. *Ecosphere* **2**, art4.
- O'Reilly-Wapstra, J.M., Moore, B.D., Brewer, M., Beaton, J., Sim, D., Wiggins, N.L. & Iason, G.R. (2014) *Pinus sylvestris* sapling growth and recovery from mammalian browsing. *For Ecol Manage* **325**, 18–25.
- Odadi, W.O., Fargione, J. & Rubenstein, D.I. (2017) Vegetation, wildlife and livestock responses to planned grazing management in an african pastoral landscape. *L Degrad Dev*.
- Oduor, A.M.O., Gómez, J.M. & Strauss, S.Y. (2010) Exotic vertebrate and invertebrate herbivores differ in their impacts on native and exotic plants: A meta-analysis. *Biol Invasions* **12**, 407–419.
- Oliva, G., Ferrante, D., Puig, S. & Williams, M. (2012) Sustainable sheep management using continuous grazing and variable stocking rates in Patagonia: A case study. *Rangel J* **34**, 285–295.
- Osem, Y., Lavi, A. & Rosenfeld, A. (2011) Colonization of *Pinus halepensis* in Mediterranean habitats: consequences of afforestation, grazing and fire. *Biol Invasions* **13**, 485–498.
- Paramidani, M., Doffigny, C. & Codesal, P. (2014) *Estudio inicial de Pastizales Ea. "Fortín Chacabuco"*. Buenos Aires. Ovis XXI S.A. pp 28.
- Parker, J., Burkepille, D. & Hay, M. (2006) Opposing effects of native and exotic herbivores on plant invasions. *Sci* **311** 1459–1461.
- Parker, J.D. & Hay, M.E. (2005) Biotic resistance to plant invasions? Native herbivores prefer non-native plants. *Ecol Lett* **8**, 959–967.
- Parker, V.T., Simpson, R.L. & Leck, M.A. (2008) The seedling in an ecological and evolutionary context. In Leck, M.A., Parker, V.T. & Simpson, R.L. (eds), *Seedling Ecology and Evolution*, Cambridge University Press, pp. 373–390.
- Pastor, J., Cohen, Y. & Hobbs, T. (2006) The roles of large herbivores in ecosystem nutrient cycles. In Danell, K., Bergström, R., Duncan, P. & Pastor, J. (eds), *Large Herbivore Ecology, Ecosystem and Conservation*, Cambridge University Press, Cambridge, pp. 289–325.

- Pauchard, A., Escudero, A., García, R.A., de la Cruz, M., Langdon, B., Cavieres, L.A. & Esquivel, J. (2016) Pine invasions in treeless environments: Dispersal overruns microsite heterogeneity. *Ecol Evol* **6**, 447–459.
- Pearson, D.E., Ortega, Y.K., Eren, Ö. & Hierro, J.L. (2018) Community Assembly Theory as a Framework for Biological Invasions. *Trends Ecol Evol* **33**, 313–325.
- Pérez, S.P., Corley, J.C. & Farji-Brener, A.G. (2011) Potential impact of the leaf-cutting ant *Acromyrmex lobicornis* on conifer plantations in northern Patagonia, Argentina. *Agric For Entomol* **13**, 191–196.
- Peri, P.L., Dube, F. & Varella, A. (2016) *Silvopastoral Systems in Southern South America*. 11th edn. Springer, Switzerland.
- Persson, I.L., Danell, K. & Bergström, R. (2005) Different moose densities and accompanied changes in tree morphology and browse production. *Ecol Appl* **15**, 1296–1305.
- Pietrzykowski, E., McArthur, C., Fitzgerald, H. & Goodwin, A.N. (2003) Influence of patch characteristics on browsing of tree seedlings by mammalian herbivores. *J Appl Ecol* **40**, 458–469.
- Pisani, J.M., Distel, R. a & Didoné, N.G. (2001) Goat preference for *Prosopis caldenia* and *Prosopis flexuosa*. *J Arid Environ* **47**, 173–179.
- Plummer, M. (2003) JAGS: A program for analysis of Bayesian graphical models using Gibbs sampling. In Hornik, K., Leisch, F. & Zeileis, A. (eds), *Proceedings of the 3rd International Workshop on Distributed Statistical Computing*, pp. 1–10.
- Pohlert, T. (2018) Package ‘PMCMR.’ *CRAN R Core Team*.
- Porath, M.L., Momont, P.A., DelCurto, T., Rimbey, N.R., Tanaka, J.A. & McInnis, M. (2002) Offstream water and trace mineral salt as management strategies for improved cattle distribution. *J Anim Sci* **80**, 346–356.
- Posse, G., Anchorena, J. & Collantes, M.B. (1996) Seasonal diets of sheep in the steppe region of Tierra del Fuego, Argentina. *J Range Manag* **49**, 24–30.
- R Development Core Team. (2018) R: A language and environment for statistical

- computing. Vienna, Austria. URL <https://wwwR-project.org/>.
- Raffaele, E., Nuñez, M.A. & Relva, M.A. (2015) Plantaciones de coníferas exóticas en Patagonia: los riesgos de plantar sin un manejo adecuado. *Ecol Austral* **25**, 89–92.
- Ratliff, R.D. & Denton, R.G. (1995) Grazing on regeneration sites encourages pine seedling growth. *US For Serv Albany, CA Pacific Southwest Res Station For Serv* **11**.
- 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.
- Reimoser, F. (1998) Forest and ungulates in Austria—problems, management strategies, research needs. In Humphrey, J., Gill, R. & Claridge, J. (eds), *Grazing as a management tool in European forest ecosystems*, pp. 45–62.
- Rejmánek, M. & Richardson, D.M. (1996) What attributes make some plant species more invasive? *Ecology* **77**, 1655–1661.
- Relva, M.A., Nuñez, M.A. & Simberloff, D. (2010) Introduced deer reduce native plant cover and facilitate invasion of non-native tree species: evidence for invasional meltdown. *Biol Invasions* **12**, 303–311.
- Relva, M.A. & Sancholuz, L.A. (2000) Effects of simulated browsing on the growth of *Austrocedrus chilensis* saplings. *Plant Ecol* **151**, 121–127.
- Renaud, P.C., Verheyden-Tixier, H. & Dumont, B. (2003) Damage to saplings by red deer (*Cervus elaphus*): Effect of foliage height and structure. *For Ecol Manage* **181**, 31–37.
- Richardson, D.M. (1998) Forestry Trees as Invasive Aliens. *Conserv Biol* **12**, 18–26.
- Richardson, D.M. (2006) Pinus: a model group for unlocking the secrets of alien plant invasions? *Preslia* **78**, 375–388.
- Richardson, D.M. & Bond, W.J. (1991) Determinants of plant distribution: Evidence from pine invasions stable. *Am Nat* **137**, 639–668.
- Richardson, D.M. & Pyšek, P. (2006) Plant invasions: merging the concepts of species

- invasiveness and community invasibility. *Prog Phys Geogr* **30**, 409–431.
- Richardson, D.M. & Rejmánek, M. (2011) Trees and shrubs as invasive alien species - a global review. *Divers Distrib* **17**, 788–809.
- Richardson, D.M., Wilgen, B.W. & Nuñez, M.A. (2007) Alien conifer invasions in South America: short fuse burning? *Biol Invasions* **10**, 573–577.
- Richardson, D.M., Williams, P.A. & Hobbs, R.J. (1994) Pine invasions in the Southern Hemisphere: determinants of spread and invadability. *J Biogeogr* **21**, 511–527.
- Rinella, M.J. & Hileman, B.J. (2009) Efficacy of prescribed grazing depends on timing intensity and frequency. *J Appl Ecol* **46**, 796–803.
- Rogers, W.E. & Siemann, E. (2002) Effects of simulated herbivory and resource availability on native and invasive exotic tree seedlings. *Basic Appl Ecol* **3**, 297–307.
- Rogers, W.E. & Siemann, E. (2004) Invasive ecotypes tolerate herbivory more effectively than native ecotypes of the Chinese tallow tree *Sapium sebiferum*. *J Appl Ecol* **41**, 561–570.
- Rogers, W.E. & Siemann, E. (2005) Herbivory tolerance and compensatory differences in native and invasive ecotypes of Chinese tallow tree (*Sapium sebiferum*). *Plant Ecol* **181**, 57–68.
- Rooke, T. (2003) Growth responses of a woody species to clipping and goat saliva. *Afr J Ecol* **41**, 324–328.
- Rosenthal, J.P. & Kotanen, P.M. (1994) Terrestrial plant tolerance to herbivory. *Trends Ecol Evol* **9**, 145–148.
- Royle, J.A. & Dorazio, R.M. (2008) *Hierarchical modeling and inference in ecology: the analysis of data from populations, metapopulations and communities*. Academic Press.
- Rundel, P.W., Dickie, I.A. & Richardson, D.M. (2014) Tree invasions into treeless areas: mechanisms and ecosystem processes. *Biol Invasions* **16**, 663–675.
- Russell, M.B., Woodall, C.W., Potter, K.M., Walters, B.F., Domke, G.M. & Oswalt,

- C.M. (2017) Interactions between white-tailed deer density and the composition of forest understories in the northern United States. *For Ecol Manage* **384**, 26–33.
- Sage, D.J.M., Norton, D.A. & Espie, P.R. (2009) Effect of grazing exclusion on the woody weed *Rosa rubiginosa* in high country short tussock grasslands. *New Zeal J Agric Res* **52**, 123–128.
- Sarasola, M.M., Rusch, V.E., Schlichter, T.M. & Ghera, C.M. (2006) Invasión de coníferas forestales en áreas de estepa y bosques de ciprés de la cordillera en la Región Andino Patagónica. *Ecol Austral* **16**, 143–156.
- Saunders, M.R. & Puettmann, K.J. (1999) Effects of overstory and understory competition and simulated herbivory on growth and survival of white pine seedlings. *Can J For Res* **29**, 536–546.
- Savory, A. (1983) The Savory Grazing Method or Holistic Resource Management. *Rangelands* **5**, 155–159.
- Schlichter, T.M. & Laclau, P. (1998) Ecotono estepa-bosque y plantaciones forestales en la Patagonia norte. *Ecol Austral* **8**, 285–296.
- Scott, D., Welch, D., Thurlow, M. & Elston, D.A. (2000) Regeneration of *Pinus sylvestris* in a natural pinewood in NE Scotland following reduction in grazing by *Cervus elaphus*. *For Ecol Manage* **130**, 199–211.
- Searle, K.R. & Shipley, L.A. (2008) The Comparative Feeding Behaviour of Large Browsing and Grazing Herbivores. In Gordon, I.J. & Prins, H.H.T. (eds), *The Ecology of Browsing and Grazing*, Springer, pp. 117–139.
- Shipley, L.A., Illius, A.W., Danell, K., Hobbs, N.T. & Spalinger, D.E. (1999) Predicting Bite Size Selection of Mammalian Herbivores: A Test of a General Model of Diet Optimization. *Oikos* **84**, 55–68.
- Siffredi, G.L. (2012) *Guía de evaluación del pastoreo de cuadros*. Bariloche.
- Siffredi, G.L., Boggio, F., Giorgetti, H., Ayesa, J.A., Kropfl, A. & Alvarez, J. (2013) *Guía para la evaluación de Pastizales. Para las áreas ecológicas de Sierras y Mesetas Occidentales y de Monte de Patagonia Norte*. INTA, Bariloche.

- Simberloff, D. (2011) How common are invasion-induced ecosystem impacts? *Biol Invasions* **13**, 1255–1268.
- Simberloff, D., Nuñez, M.A., Ledgard, N.J., Pauchard, A., Richardson, D.M., Sarasola, M.M., Van Wilgen, B.W., Zalba, S.M., Zenni, R.D., Bustamante, R.O., Peña, E. & Ziller, S.R. (2010) Spread and impact of introduced conifers in South America: Lessons from other southern hemisphere regions. *Austral Ecol* **35**, 489–504.
- Simberloff, D., Relva, M.A. & Nuñez, M.A. (2002) Gringos en el bosque: introduced tree invasion in a native *Nothofagus/Austrocedrus* forest. *Biol Invasions* **4**, 35–53.
- Six, L., Bakker, J. & Bilby, R. (2013) Loblolly pine germination and establishment in plantations and grasslands of northern Uruguay. *For Ecol Manage* **302**, 1–6.
- Sjoberg, K. & Danell, K. (2001) Introduction of lodgepole pine in Sweden - Ecological relevance for vertebrates. *For Ecol Manage* **141**, 143–153.
- Smit, C., Béguin, D., Buttler, A. & Müller-Schärer, H. (2005) Safe sites for tree regeneration in wooded pastures: A case of associational resistance? *J Veg Sci* **16**, 209–214.
- Smit, C., Den Ouden, J. & Müller-Schärer, H. (2006) Unpalatable plants facilitate tree sapling survival in wooded pastures. *J Appl Ecol* **43**, 305–312.
- Society for Range Management. (1989) *A glossary of terms used in range management*. 3rd ed. Denver.
- Spear, D. & Chown, S.L. (2009) Non-indigenous ungulates as a threat to biodiversity. *J Zool* **279**, 1–17.
- Speed, J.D.M., Austrheim, G., Hester, A.J. & Mysterud, A. (2011) Growth limitation of mountain birch caused by sheep browsing at the altitudinal treeline. *For Ecol Manage* **261**, 1344–1352.
- Squibb, R.C., Provenza, F.D. & Balph, D.F. (1990) Effect of age of exposure on consumption of a shrub by sheep. *J Anim Sci* **68**, 987–997.
- Stastny, M., Schaffner, U. & Elle, E. (2005) Do vigour of introduced populations and escape from specialist herbivores contribute to invasiveness? *J Ecol* **93**, 27–37.

- Stotz, G.C., Pec, G.J. & Cahill, J.F. (2016) Is biotic resistance to invaders dependent upon local environmental conditions or primary productivity? A meta-analysis. *Basic Appl Ecol* **17**, 377–387.
- Suchant, R., Türk, S. & Roth, R. (1998) Grazing problems in Germany: balance or imbalance between wildlife and habitat. In Humphrey, J., Gill, R. & Claridge, J. (eds), *Grazing as a Management Tool in European Forest Ecosystems*, Forestry Commission Technical Paper, p. 36–44.
- Tarasi, D.D. & Peet, R.K. (2017) The native-exotic species richness relationship varies with spatial grain of measurement and environmental conditions. *Ecology* **98**, 3086–3095.
- Taylor, K.T., Maxwell, B.D., Pauchard, A., Nuñez, M.A., Peltzer, D.A., Terwei, A. & Rew, L.J. (2016) Drivers of plant invasion vary globally: evidence from pine invasions within six ecoregions. *Glob Ecol Biogeogr* **25**, 96–106.
- Teague, R. (2014) Deficiencies in the Briske et al. Rebuttal of the Savory Method. *Rangelands* **36**, 37–38.
- Texeira, M. & Paruelo, J.M. (2006) Demography, population dynamics and sustainability of the Patagonian sheep flocks. *Agric Syst* **87**, 123–146.
- Tilghman, N.G. (1989) Impacts of White-Tailed Deer on Forest Regeneration in Northwestern Pennsylvania. *J Wildl Manage* **53**, 524–532.
- TNC. (2016) *Estancia demostrativa Fortín Chacabuco - Lineamientos de Manejo*. San Carlos de Bariloche. The Nature Conservancy. pp 43.
- Tremblay, J.P., Huot, J. & Potvin, F. (2006) Divergent nonlinear responses of the boreal forest field layer along an experimental gradient of deer densities. *Oecologia* **150**, 78–88.
- Tremblay, J.P., Huot, J. & Potvin, F. (2007) Density-related effects of deer browsing on the regeneration dynamics of boreal forests. *J Appl Ecol* **44**, 552–562.
- Vavra, M., Parks, C.G. & Wisdom, M.J. (2007) Biodiversity, exotic plant species, and herbivory: The good, the bad, and the ungulate. *For Ecol Manage* **246**, 66–72.

- Vazquez, D.P. (2002) Multiple effects of introduced mammalian herbivores in a temperate forest. *Biol Invasions* **4**, 175–191.
- Velasco, V. & Siffredi, G.L. (2013) *Guía para el reconocimiento de especies de los pastizales de sierras y mesetas occidentales de Patagonia*. 2^a ed. INTA e INTA EEA Bariloche, San Carlos de Bariloche.
- Verzino, G.E., Joseau, J., Hernández, R., Indarte, J.L., Reartes, S.R. & Luque, L.E. (2015) Productividad global y diversidad de herbáceas en sistemas silvopastoriles de pinus elliottii engelm. con pastizal natural en la zona serrana sub-húmeda del centro de Argentina. In Montagnini, F., Somarriba, E., Murgueitio, E., Fassola, H. & Eibl, B. (eds), *Sistemas Agroforestales funciones productivas, socioeconómicas y ambientales*, pp. 244–267.
- Vila, M., Pino, J. & Font, X. (2007) Regional assesment of plant invasions across different habitat types. *J Veg Sci* **18**, 35–42.
- Villagra, E.S., Pelliza, A., Willems, P., Siffredi, G.L. & Bonvissuto, G.L. (2013) What do domestic livestock eat in northern Patagonian rangelands? *Anim Prod Sci* **53**, 360–367.
- Villalba, J.J. & Provenza, F.D. (1999) Effects of food structure and nutritional quality and animal nutritional state on intake behaviour and food preferences of sheep. *Appl Anim Behav Sci* **63**, 145–163.
- de Villalobos, A., Zalba, S.M. & Peláez, D. V. (2011) Pinus halepensis invasion in mountain pampean grassland: Effects of feral horses grazing on seedling establishment. *Environ Res* **111**, 953–959.
- de Villalobos, A.E. & Zalba, S.M. (2010) Continuous feral horse grazing and grazing exclusion in mountain pampean grasslands in Argentina. *Acta Oecologica* **36**, 514–519.
- di Virgilio, A. & Morales, J.M. (2016) Towards evenly distributed grazing patterns: including social context in sheep management strategies. *PeerJ* **4**, e2152.
- Walker, J.W., Hemenway, K.G., Hatfield, P.G. & Glimp, H.A. (1992) Training lambs to be weed eaters: Studies with leafy spurge. *J Range Manag* **45**, 245–249.

- Weller, S.G., Sakai, A.K., Clark, M., Lorence, D.H., Flynn, T., Kishida, W., Tangalin, N. & Wood, K. (2018) The effects of introduced ungulates on native and alien plant species in an island ecosystem: Implications for change in a diverse mesic forest in the Hawaiian Islands. *For Ecol Manage* **409**, 518–526.
- Westoby, M. (1974) An Analysis of Diet Selection by Large Generalist Herbivores **108**, 290–304.
- Westoby, M. (1999) *The LHS strategy scheme in relation to grazing and fire. VIth Int Rangel Congr.* Australian Rangeland Society, Queensland, Australia.
- Whitham, T.G. & Mopper, S. (1985) Chronic Herbivory: Impacts on architecture and sex expression of Pinyon pine. *Science (80-)* **228**, 1089–1092.
- Zamora Nasca, L.B., Relva, M.A. & Núñez, M.A. (2018) Ungulates can control tree invasions: experimental evidence from nonnative conifers and sheep herbivory. *Biol Invasions* **20**, 583–591.
- Zamora, R., Gómez, J.M., Hódar, J.A., Castro, J. & García, D. (2001) Effect of browsing by ungulates on sapling growth of Scots pine in a mediterranean environment: Consequences for forest regeneration. *For Ecol Manage* **144**, 33–42.
- Zengeya, T., Ivey, P., Woodford, D.J., Weyl, O., Novoa, A., Shackleton, R., Richardson, D.M. & Van Wilgen, B. (2017) Managing conflict-generating invasive species in South Africa: Challenges and trade-offs. *Bothalia* **47**, a2160.
- Zuloaga, F., Morrone, O. & Belgrano, M.J. (2008) *Catálogo de las plantas vasculares del cono sur (Argentina, sur de Brasil, Chile, Paraguay y Uruguay)*. Missouri Botanical Garden Press, St. Louis, USA.
- Zuur, A.F., Ieno, E.N., Walker, N.J., Saveliev, A.A. & Smith, G.M. (2009) *Mixed Effects Models and extensions in Ecology with R*. Springer.

Ungulates can control tree invasions: experimental evidence from nonnative conifers and sheep herbivory

L. B. Zamora Nasca · M. A. Relva · M. A. Núñez 

Received: 14 March 2017 / Accepted: 2 September 2017 / Published online: 7 September 2017
© Springer International Publishing AG 2017

Abstract Invasive conifer species are increasingly recognized as a serious problem in many parts of the world, where they are having large ecological and economic impacts. Understanding factors that trigger and can control invasion is key to management. Grazing and browsing by large herbivores have been suggested as a mechanism that may halt conifer invasions, although conflicting results have been reported (i.e. positive, negative or no effect of grazing on invasion). We believe that some of these opposing responses arise due to the absence of well-planned and replicated experiments, since current evidence is mostly observational, and for example, differences in animal densities can produce different results. Thus, in this study, we tested whether large herbivores can control invasion by nonnative conifers and whether the severity of the invasion process would be lessened by

increased herbivory intensity. We evaluate experimentally herbivore damage on *Pinus contorta*, a highly invasive species in many countries of the Southern Hemisphere, under different sheep stocking rates in Patagonia, Argentina. We used four stocking rates, corresponding to 1, 2, 4 and 8 times the recommended sheep herbivory intensity for the study area. The response was not linear but rather presented a threshold. The greater stocking rate, the greater the browsing, higher reduction in seedling height, and decrease of survival of *P. contorta*. Also, the highest stocking rate damaged and killed 99% of them. This study provides evidence that large domestic herbivores can play a key role in the invasion process and, if managed properly, would provide a tool to help limit conifer invasion.

Keywords Biological invasion · Browsing · Large mammalian herbivore · *Pinus contorta* · Sheep · Steppe

Electronic supplementary material The online version of this article (doi:[10.1007/s10530-017-1558-2](https://doi.org/10.1007/s10530-017-1558-2)) contains supplementary material, which is available to authorized users.

L. B. Zamora Nasca (✉) · M. A. Relva
Instituto de Investigaciones en Biodiversidad y Medio Ambiente, CONICET- Universidad Nacional del Comahue, Quintral 1250, 8400 Bariloche, Río Negro, Argentina
e-mail: luciabzamora@gmail.com

M. A. Núñez
Grupo de Ecología de Invasiones, INIBIOMA, CONICET, Universidad Nacional del Comahue, Av. de Los Pioneros 2350, Bariloche, Río Negro, Argentina

Introduction

Biological invasions are a global concern owing to their impact on biodiversity and ecosystem services, and to the high economic costs they entail (Mack et al. 2000; Simberloff 2011; Lockwood et al. 2013). Among plant species, it was not until a few decades ago that invasive woody species were recognized as global

drivers able to alter natural ecosystems (Richardson and Rejmánek 2011). Pinaceae, almost exclusively native to the Northern Hemisphere, have been introduced and planted in the Southern Hemisphere, mainly for forestry and erosion control. Fast-growing conifers have been planted since the 1800s in Australia, New Zealand and South Africa, and later, since the 1950s, in South America (e.g., Argentina, Brazil, Chile and Uruguay) (Simberloff et al. 2010). As a result, many of these pine species became invasive in many places with several impacts such as replacement of native treeless vegetation (Rundel et al. 2014), disturbance of soils and nutrient cycles, and changes in fire and water regimes (Simberloff et al. 2010).

Many hypotheses have been proposed to explain non-native plant success as invasive and major advances have been achieved in revealing mechanisms underlying invasions (Daehler 2003; Hierro et al. 2005; Richardson and Pyšek 2006; Lamarque et al. 2011). These studies take into account both intrinsic properties of the species (invasiveness) and emergent properties of the ecosystems (invasibility). Particularly, Pinaceae is one of the best-studied taxa and can be considered a model group that has allowed identification of mechanisms operating in plant invasions (Richardson 2006; Gundale et al. 2014). The success of conifers as invaders (i.e. invasiveness) has mainly been attributed to a set of life-history traits: small seeds, short intervals between high seed production and short juvenile period (Rejmánek and Richardson 1996). However, these intrinsic traits have not always sufficed to predict completely the success of conifer invasion; rather, multiple factors interacting in a complex manner are important (Simberloff et al. 2002; Nuñez et al. 2011). Thus, external mechanisms that could influence pine invasions (i.e. invasibility) are, among others, changes in disturbance regimes (Hobbs and Huenneke 1992; Lonsdale 1999), forestry use (McGregor et al. 2012), climate suitability (Nuñez and Medley 2011), ground-cover, structure and composition of the receiving community (Richardson et al. 2011), and herbivory (Relva et al. 2010).

It is widely recognized that ungulates (domestic and wild), through herbivory and associated disturbances (e.g., trampling), can influence plant community composition, nutrient dynamics, hydrology and fire regimes (Hester et al. 2006; Hobbs 2006). The role of introduced ungulates in facilitating plant invasions has been demonstrated by many studies (Hobbs 2001; Parker

and Hay 2005; Vavra et al. 2007; Knight et al. 2009; Loydi and Zalba 2009; Spear and Chown 2009; Oduor et al. 2010; Nuñez et al. 2013), and changes in grazing pressure are cited as a disturbance that may decrease or promote the invasion of conifers depending on its magnitude (Richardson and Bond 1991). However, the evidence concerning how ungulates affect conifer invasions is conflicting. For example, some studies link the timing of conifer invasion with grazing cessation (Sarasola et al. 2006; Ledgard and Norton 2008; Boulant et al. 2008), while others found positive responses or no effect of conifer invasion to grazing and browsing by ungulates (Relva et al. 2010; Osem et al. 2011; de Villalobos et al. 2011; Six et al. 2013). The information on herbivore type and intensity with and without invasion is often anecdotal, and for example, differences in animal densities can produce different results. Intensity of herbivory has been recognized as a key factor in plant responses (Eschtruth and Battles 2008); however, the empirical evidence on its role in plant invasion is scarce, and specifically is nil for invasion by conifers. Manipulative studies controlling intensity level and type of herbivory (e.g., animal species, density, grazing history) are required for a better understanding of the ungulate–plant invasion relationship.

On the one hand, in Patagonia Argentina, livestock activity constitutes the main agricultural production (Easdale et al. 2009) and, in the other hand, since the early 1970s, plantation forestry of several nonnative species has increased rapidly. There are about 97,400 ha forested (Bava et al. 2015), mainly with *Pinus ponderosa*, *Pinus contorta*, and *Pseudotsuga menziesii* of the 700,000–2,000,000 hectares estimated as suitable for plantation (Schlichter and Laclau 1998). Taking into account the scale of planting in a short time period and with species recognized as very invasive in the Southern Hemisphere, and the currently observed levels of invasion, it is possible to predict a rapid rate of invasion in the near future (Richardson et al. 2007; Simberloff et al. 2010). Given the productive context of Patagonia and other areas of the world where most of the ranches combine pine plantations with livestock, the idea of controlling pine spread near the plantations by domestic livestock may be feasible. Thus, we hypothesize that ungulates can control the invasion of conifers through herbivory on seedlings and that their effectiveness depends on the intensity of herbivory. Thus, the objective of this study was to evaluate the effect of grazing intensity by sheep

on seedlings of *Pinus contorta*, one of the most invasive conifer species in Patagonia and the Southern Hemisphere (Langdon et al. 2010). We expected to register further damage in seedlings undergoing major sheep stocking rate, reaching a point where the invasion can be efficiently controlled. Understanding how variation in grazing intensity affects seedlings of nonnative conifers may provide a practical guidance of prescribed grazing regimes (timing, density, frequency) that might work as effective control and for prevent future scenarios of invasions.

Methods

Study area

This research was conducted in NW Patagonia in the Fortín Chacabuco ranch, located in Neuquén province in Argentina (41°0'16.67"S and 71°10'46.62"W). The landscape is composed of mountains, mountain ranges and hills, and it is crossed by many rivers and streams. The climate is Mediterranean, with 60% of precipitation occurring in autumn and winter. The annual rainfall ranges between 300 and 700 mm per year and the average annual temperature does not exceed 10 °C (Bran et al. 2002). The vegetation corresponds to a semiarid Patagonian steppe in the Andean piedmont. The vegetation forms a mosaic depending on exposure and soil. The dominant vegetation is the steppe of tussock grasses, *Pappostipa speciosa* in the lower sectors and *Festuca pallelescens* in higher areas, with scattered shrubs of *Acaena splendens*, *Senecio bracteolatus*, and *Mulinum spinosum*. There are many flood meadows with *Juncus balticus*, *Poa pratensis* and *F. pallelescens* associated with shrub of *Ochetophila trinervis*, *Discaria chacaye*, *Escallonia virgata*, *Berberis microphylla* and *Maytenus boaria* (Bran et al. 2002).

Fortin Chacabuco ranch has a long livestock farming history in northern Patagonia and its management has changed over the years. Sheep grazing has been the land use that has prevailed in the ranch, with a peak of 6000 animals in the 1980s when the ranch was twice the current surface. This land use has gradually declined to this day (TNC 2016). Currently, despite having a low number of animals (225 sheep, 46 cows and 8 horses in 4460 ha), the quality of the paddocks is variable due to a lack of grazing management in the last years. There are sites over-

grazed and sites with abundant litter accumulation from un-grazed senescent plants because of the heterogeneity of grazing patterns (Paramidani et al. 2014). Since 2014 the ranch is in process of obtaining GRASS certification (Grassland Regeneration and Sustainability Standard) (Borrelli et al. 2013), a grazing management that include Holistic Management (Butterfield et al. 2006). Particularly the paddock where we established the enclosures have a vegetation type corresponding to a steppe of tussock grasses of moderate quality (Paramidani et al. 2014). Taking this into account we calculate the stocking rates applied in the experiment (see "Experimental design" section). In the ranch, there are also plantations of *P. contorta* and *P. ponderosa* and there are some areas with pine invasions. Many of the individuals escaped from plantations have signs of herbivory damage. Beside domestic herbivores, there are invasive nonnative herbivores like red deer (*Cervus elaphus*) and European hare (*Lepus europaeus*) and native herbivores such as guanaco (*Lama guanicoe*).

Experimental design

To determine whether ungulates drive invasion by nonnative conifers we exposed *Pinus contorta* seedlings to different stocking rates of sheep (*Ovis aries*). We selected the sheep, all Merino wethers (male castrated sheep) of the same age; all had a similar initial diet with similar nutritional components and had been exposed to conifers before the experiment. The exposure is important because individuals may develop a preference for one species or another over time (Squibb et al. 1990; Walker et al. 1992).

Within the study area, we installed five blocks of experimental enclosures (Fig. 1 Online Resource 1). Each block was a 50 × 50 m area divided in four plots of 25 × 25 m with a 1.50 m tall fence. Each plot has a hardware cloth 0.6 m tall buried into the soil to prevent the access of other herbivores, such as European hare (*L. europaeus*). Each plot received one of four different sheep densities, ranging from densities recommended typically for the study area (0.2 sheep/ha/year) to very high densities (1.6 sheep/ha/year). These densities were based upon assessment of the forage condition of the sites. For this assessment, we used guidelines for pastures developed by specialists from INTA (Instituto Nacional de Tecnología Agropecuaria) for the study area (Bonvissuto

et al. 2008; Siffredi et al. 2013), which are the standard for the area and are widely used by ranchers. Since these guidelines provided stocking rate recommendations per hectare per year and dry forage production per year, we calculated the area and grazing time corresponding to 1, 2, 4 and 8 times the recommended sheep stocking rate on that site. Because wethers (male castrated sheep) have a 920 g day^{-1} forage intake, the corresponding stock rate was 2, 4, 8 and 16 wethers in each enclosure for 3 days. In each plot we planted 42 seedlings of *P. contorta* (17.85 cm average height, SD 5.5) in a systematic way and similar microsites from a greenhouse where they had been grown under identical conditions. The seedlings were less than 2 years old, because it has been suggested that before that age they are susceptible to herbivore attack (Crozier and Ledgard 1990). The number of total and browsed branches, the maximum height before and after treatment and the survival immediately after the treatment were recorded for all seedlings. Each block was conducted in a different but adjacent place and at consecutively times but nevertheless, the environmental conditions and the forage available at each block was similar. The experiment and measurements were conducted in September and October 2014. All seedlings were removed at the end of the experiment.

Data Analysis

The percentage of damage (number of browsed branches/total number of branches) and the survival of seedlings were analyzed using hierarchical Bayesian models. These response variables were modeled with a binomial distribution where the probability that any branch was browsed or the probability of survival of each seedling was related via a logit link to the sheep stocking rate (explanatory variable, four treatments corresponding to 1, 2, 4 and 8 times the recommended sheep stocking rate on that site). Because each block was conducted in a different place and at a different time, from the hierarchical analysis we can explicitly consider that each one has characteristics that differentiate them (e.g., forage quality of each site, abiotic factors affecting sheep behavior) but they also have common sources of variation (Gelman and Hill 2007). We used a Markov Chains Monte Carlo (MCMC) method to obtain samples from parameter posterior probabilities, and we obtained their 95% credibility intervals (by

calculating the HPD, highest posterior density interval). We set non-informative prior distributions. Statistical analyses were carried out with the Jags program (Plummer 2003). The JagsUI and Coda package of R version 3.2.0 was used (R Development Core Team 2015). Details of the analysis are available as electronic supplementary material (Online Resource 2).

Relative reduction in height of *P. contorta* seedlings under the treatments 1×, 2×, 4× and 8× sheep stocking rate was calculated as Relative differences = (initial height – final height/initial height) * 100. This relative difference was analyzed with the Kruskal–Wallis test.

Results

After 3 days of exposure of the *P. contorta* seedlings to sheep grazing ca. 95% were browsed and the severity of seedling damage (number of browsed branches/total branches per seedling) increased with sheep stocking rate. For treatments 1×, 2×, 4× and 8×, the percent of seedling damage was 79.2, 85.8, 93.8 and 99% respectively (Fig. 1). Whenever the seedling was browsed, the terminal bud was browsed (Table 3.1 for estimated means and 95% HPD interval values, Online Resource 3).

After 3 days of sheep browsing, the height of *P. contorta* seedlings was reduced by ca. 78% on average, ranging from seedlings with a mean height of 17.85 (5.5 SD) cm at the beginning of the experiment to a mean height of 3.77 cm (3.4 SD) at the end. All stocking rates produced a strong height reduction of *P. contorta* seedlings, increasing with level of treatment. Stocking rates at 4× and 8× produced a significantly higher reduction in seedling height than stocking rates of 1× and 2×. At the same time, there is no significant difference on height reduction when stocking rate is doubled from 1× to 2× (Fig. 2).

On the other hand, increasing sheep stocking rate negatively affected the probability of survival of *P. contorta*. Estimated probability of survival for treatments 1×, 2×, 4× and 8× was 56.1, 38.3, 12.7 and 0.8% respectively (Fig. 3, Table 3.2 for estimated means and 95% HPD intervals values, Online Resource 3).

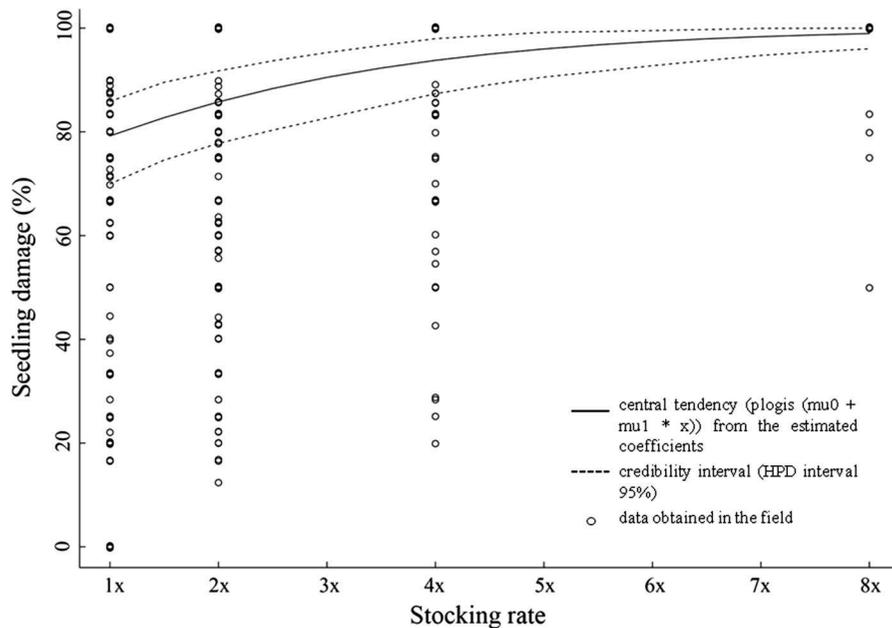


Fig. 1 Percentage of seedling damage (number of browsed branches/total branches per seedling) of *Pinus contorta* as a function of sheep stocking rate treatment

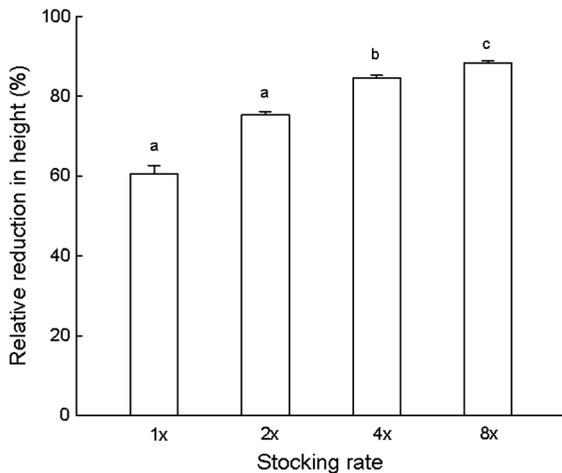


Fig. 2 Relative reduction in height (mean \pm SE) of *Pinus contorta* seedlings under the treatment 1x, 2x, 4x and 8x sheep stocking rate. Relative reduction = ((initial height – final height)/initial height) * 100. Kruskal–Wallis test $H(3) = 248.04$ $p < 0.005$. Different letters above bars indicate significant differences

Discussion

Our results show that large mammalian herbivores can control conifer invasion by strongly damaging seedlings, reducing drastically their height and survival. In

addition, and consistent with our hypothesis, the results indicate that severity of damage is determined by the stocking rate. In a systematic review, Richardson and Bond (1991) observed that grazing and browsing were the main types of disturbance implicated in conifer invasions (57% of studies). Previous studies have reported a negative effect of large herbivores (e.g., mainly cattle and sheep) on conifer invasions, but, in most of them, information on the animal species and herbivory intensity is lacking (Sarasola et al. 2006; Becerra and Bustamante 2009; de Villalobos et al. 2011). In this study we quantified the level of damage for every stocking rate tested. Yet, at the stocking rate recommended for the study area, sheep severely damage 2-years old seedlings of *P. contorta*, but only at the highest stocking rates (4x and 8x) do sheep consume practically all branches and thus effectively control *P. contorta*.

Beside the herbivory intensity, the severity of damage and thus the potential of large herbivores to control conifer invasion will also depend on the palatability of the species. In this case, *P. contorta* is considered one of the most preferred species by sheep, among Pinaceae such as *P. radiata*, *P. sylvestris*, *P*

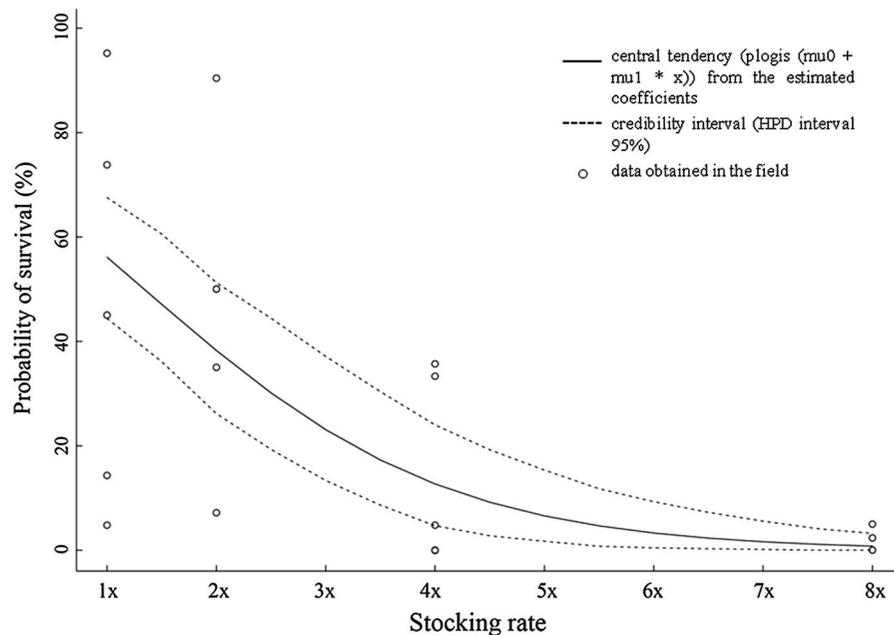


Fig. 3 Probability of survival of *Pinus contorta* as a function of sheep stocking rate

ponderosa and *P. nigra*, (Crozier and Ledgard 1990). So, future activities of management of conifer invasion with herbivory should consider this possible differences in palatability.

The experimental approach in this study allowed us to control by type and number of animals since we restrict the entry of others herbivores. This allowed us to conduct a detailed analysis of the implications of herbivory intensity for management of conifer invasion. Estimation of densities and interpretations of their effects from observational studies can be complicated, so this experimental approach sheds light on the importance of sheep densities for invasive tree management. Our results have the limitation that the sheep were kept in small plots, which could change their feeding behavior. However, these highly controlled plots of 625 m² are appropriate for the densities that we aimed for and in no plots were sheep alone (minimum number was two sheep per plot).

In most places where *P. contorta* is introduced, it is highly invasive (e.g., New Zealand, Chile and Argentina), so grazing might become a valuable and useful tool to control conifer invasion in the introduced range. Since it is known that conifers can regenerate at moderate levels of browsing, to be effective as control of invasions, browsing must occur

before the lignifications of branches and the damage must be below the base of the live needles in order to ensure mortality (Crozier and Ledgard 1990; Edenius et al. 1993). In this study, stocking rate at 4× produced enough damage to avoid branch resprouting. Also, when a seed source remains close, annual periods of grazing in key seasons (i.e. spring) should be applied.

Several grazing managements have been proposed seeking to reduce the selective livestock behavior and to obtain a more homogeneous patterns of grazing (Savory 1983; Porath et al. 2002; Bailey 2004; di Virgilio and Morales 2016). Among these practices, many of them propose that high stocking rates increase the consumption of low palatable species and reduce litter accumulation from un-grazed senescent plants promoting better resource uses and productivity (Butterfield et al. 2006; Kurtz et al. 2016). These practices must be properly timed with continuous rotations and appropriated rest periods, taking into account the climatic variations and having a constant forage assessment. The results of using high stocking rates were variables and some of these proposed methods generated broadly debates (Briske et al. 2013; Cibils et al. 2014; Teague 2014) with favorable and unfavorable results both at global scale and locally in Patagonia (Oliva et al. 2012; Lalampaa et al. 2016;

Odadi et al. 2017). Nevertheless, conducting these practices in forestry sites could be an efficient tool to invasion control. Logically, farmers will prioritize their production rather than guarantee total mortality of pine seedlings with highest stockings rates, but the management practices proposed in our study are feasible and would significantly decrease the number of pines seedlings, and could delay the growth rate and retard the reproductive age of pines (Zamora et al. 2001).

Herbivory pressure will depend on the palatability of the target species. Chemical compounds differ greatly among conifer species, rendering them more or less palatable (Moreira et al. 2014). Since *P. contorta* is one of the most preferred conifers (Crozier and Ledgard 1990), our results may underestimate the herbivory intensity needed for other conifer species. Other control techniques could complement the use of sheep (Nuñez et al. in press). For instance, mechanical tools to eliminate the bigger trees in areas where they are superabundant can be important and can complement the effect of sheep well.

Our results indicate that large herbivores could be used for effective management of conifers at an early age in invaded areas such as Patagonia and suggest that prescribed grazing by sheep could be paired with other forestry practices to reduce risks of nonnative conifer expansion. This approach is not the ideal way to reduce densities in areas with conifers already widely established. Rather it could be effective in areas with a recent invasion, with young seedlings and with the possibility of moderate to high sheep stocking rate.

Acknowledgements We are grateful to The Nature Conservancy and Fortin Chacabuco ranch for helping and allowing us to work in the area and to the technician Pablo Alvear for his help in field job. We thank D. Simberloff, E. Chaneton, L. Montti and two anonymous reviewers for valuable comments on earlier drafts that greatly improved the manuscript. This work was supported with a grant from “Agencia Nacional de Promoción Científica y Tecnológica” of Argentina (PICT 2012-2283).

References

Bailey DW (2004) Management strategies for optimal grazing distribution and use of arid rangelands. *J Anim Sci* 82:E147–E153. doi:10.2527/2004.8213_supplE147x

- Bava JO, Loguercio GA, Salvador G (2015) ¿Por qué plantar en Patagonia? Estado actual y el rol futuro de los bosques plantados. *Ecol Austral* 25:101–111
- Becerra PI, Bustamante RO (2009) The effect of herbivory on seedling survival of the invasive exotic species *Pinus radiata* and *Eucalyptus globulus* in a Mediterranean ecosystem of Central Chile. *For Ecol Manag* 256:1573–1578. doi:10.1016/j.foreco.2008.04.011
- Bonvissuto GL, Somlo RC, Lanciotti ML et al (2008) Guías de Condición para Pastizales Naturales de “Precordillera”, “Sierras y Mesetas” y “Monte Austral” de Patagonia. Instituto Nacional de Tecnología Agropecuaria - INTA, Buenos Aires
- Borrelli P, Boggio F, Sturzenbaum P et al (2013) Grassland regeneration and sustainability standard (GRASS). The Nature Conservancy - Ovis XXI S.A., Buenos Aires
- Boulant N, Kunstler G, Rambal S, Lepart J (2008) Seed supply, drought, and grazing determine spatio-temporal patterns of recruitment for native and introduced invasive pines in grasslands. *Divers Distrib* 14:862–874. doi:10.1111/j.1472-4642.2008.00494.x
- Bran D, Ayesa J, Lopez C (2002) Áreas ecológicas de Neuquen. Instituto Nacional de Tecnología Agropecuaria - INTA, Bariloche
- Briske DD, Bestelmeyer BT, Brown JR et al (2013) The Savory method can not green deserts or reverse climate change. *Rangelands* 35:72–74. doi:10.2111/RANGELANDS-D-13-00044.1
- Butterfield J, Bingham S, Savory A (2006) Holistic management handbook: healthy land, healthy profits. Island Press, Washington
- Cibils AF, Lira Fernández RJ, Oliva GE, Escobar JM (2014) Is holistic management really saving patagonian rangelands from degradation? A response to Teague. *Rangelands* 36:26–27. doi:10.2111/Rangelands-D-14-00011.1
- Crozier ER, Ledgard NJ (1990) Palatability of wilding conifers and control by simulated sheep browsing. In: Basset C, Whitehouse LJ, Zabkiewicz JA (eds) Alternatives to the chemical control of weeds. Proceedings of international conference, Rotorua, July 1989. Bulletin No 155. Ministry of Forestry, Forest Research Institute, Christchurch, New Zealand, pp 139–143
- Daehler CC (2003) Performance comparisons of co-occurring native and alien invasive plants: implications for conservation and restoration. *Annu Rev Ecol Evol Syst* 34:183–211. doi:10.1146/132403
- de Villalobos AE, Zalba SM, Peláez DV (2011) *Pinus halepensis* invasion in mountain pampean grassland: effects of feral horses grazing on seedling establishment. *Environ Res* 111:953–959. doi:10.1016/j.envres.2011.03.011
- di Virgilio A, Morales JM (2016) Towards evenly distributed grazing patterns: including social context in sheep management strategies. *PeerJ* 4:e2152. doi:10.7717/peerj.2152
- Easdale MH, Aguiar MR, Roman M, Villagra S (2009) Comparación socio-económica de dos regiones biofísicas: los sistemas ganaderos de la provincia de Río Negro, Argentina. *Cuad Desarro Rural* 6:173–198
- Edenius L, Danell K, Bergström R (1993) Impact of herbivory and competition on compensatory growth in woody plants: winter browsing by moose on Scots pine. *Oikos* 66:286–292

- Eschtruth AK, Battles JJ (2008) Deer herbivory alters forest response to canopy decline caused by an exotic insect pest. *Ecol Appl* 18:360–376. doi:[10.1890/07-0446.1](https://doi.org/10.1890/07-0446.1)
- Gelman A, Hill J (2007) Why? In: Gelman A, Hill J (eds) *Data analysis using regression and multilevel/hierarchical models*. Cambridge University Press, Cambridge, pp 1–11
- Gundale MJ, Pauchard A, Langdon B et al (2014) Can model species be used to advance the field of invasion ecology? *Biol Invasions* 16:591–607. doi:[10.1007/s10530-013-0610-0](https://doi.org/10.1007/s10530-013-0610-0)
- Hester A, Bergman M, Iason G, Moen J (2006) Impacts of large herbivores on plant community structure and dynamics. In: Danell K, Bergström R, Duncan P, Pastor J (eds) *Large herbivore ecology, ecosystem dynamic and conservation*. Cambridge University Press, Cambridge, p 506
- Hierro JL, Maron JL, Callaway RM (2005) A biogeographical approach to plant invasions: the importance of studying exotics in their introduced and native range. *J Ecol* 93:5–15. doi:[10.1111/j.1365-2745.2004.00953.x](https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2004.00953.x)
- Hobbs RJ (2001) Synergisms among habitat fragmentation, livestock grazing, and biotic invasions in Southwestern Australia. *Conserv Biol* 15:1522–1528
- Hobbs NT (2006) Large herbivores as sources of disturbances in ecosystems. In: Danell K, Bergström R, Duncan P, Pastor J (eds) *Large herbivore ecology, ecosystem dynamics and conservation*. Cambridge University Press, Cambridge, pp 261–288
- Hobbs RJ, Huenneke LF (1992) Disturbance, diversity, and invasion: implications for conservation. *Ecosyst Manag* 6:324–337
- Knight TM, Dunn JL, Smith LA et al (2009) Deer facilitate invasive plant success in a Pennsylvania forest understory. *Nat Areas J* 29:110–116
- Kurtz DB, Asch F, Giese M et al (2016) High impact grazing as a management tool to optimize biomass growth in northern Argentinean grassland. *Ecol Indic* 63:100–109. doi:[10.1016/j.ecolind.2015.10.065](https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2015.10.065)
- Lalampaa PK, Wasonga OV, Rubenstein DI, Njoka JT (2016) Effects of holistic grazing management on milk production, weight gain, and visitation to grazing areas by livestock and wildlife in Laikipia County, Kenya. *Ecol Process* 5:17. doi:[10.1186/s13717-016-0061-5](https://doi.org/10.1186/s13717-016-0061-5)
- Lamarque LJ, Delzon S, Lortie CJ (2011) Tree invasions: a comparative test of the dominant hypotheses and functional traits. *Biol Invasions* 13:1969–1989. doi:[10.1007/s10530-011-0015-x](https://doi.org/10.1007/s10530-011-0015-x)
- Langdon B, Pauchard A, Aguayo M (2010) *Pinus contorta* invasion in the Chilean Patagonia: local patterns in a global context. *Biol Invasions* 12:3961–3971. doi:[10.1007/s10530-010-9817-5](https://doi.org/10.1007/s10530-010-9817-5)
- Ledgard NJ, Norton DA (2008) The impact of browsing on wilding conifers in the South Island high country. *N Z J For* 52:29–34
- Lockwood JL, Hoopes MF, Marchetti MP (2013) *Invasion ecology*. Wiley, UK
- Lonsdale WM (1999) Global patterns of plants invasions and the concept of invasibility. *Ecology* 80:1522–1536
- Loydi A, Zalba SM (2009) Feral horses dung piles as potential invasion windows for alien plant species in natural grasslands. *Plant Ecol* 201:471–480. doi:[10.1007/978-90-481-2798-6_9](https://doi.org/10.1007/978-90-481-2798-6_9)
- Mack RN, Simberloff D, Lonsdale WM et al (2000) Biotic invasions: causes, epidemiology, global consequences, and control. *Ecol Appl* 10:689–710
- McGregor KF, Watt MS, Hulme PE, Duncan RP (2012) What determines pine naturalization: species traits, climate suitability or forestry use? *Divers Distrib* 18:1013–1023. doi:[10.1111/j.1472-4642.2012.00942.x](https://doi.org/10.1111/j.1472-4642.2012.00942.x)
- Moreira X, Mooney KA, Rasmann S et al (2014) Trade-offs between constitutive and induced defences drive geographical and climatic clines in pine chemical defences. *Ecol Lett* 17:537–546. doi:[10.1111/ele.12253](https://doi.org/10.1111/ele.12253)
- Núñez MA, Medley KA (2011) Pine invasions: climate predicts invasion success; something else predicts failure. *Divers Distrib* 17:703–713. doi:[10.1111/j.1472-4642.2011.00772.x](https://doi.org/10.1111/j.1472-4642.2011.00772.x)
- Núñez MA, Chiuffo M, Torres A et al (in press) Ecology and management of invasive Pinaceae around the world: progress and challenges. *Biol Invasions*. doi: [10.1007/s10530-017-1483-4](https://doi.org/10.1007/s10530-017-1483-4)
- Núñez MA, Moretti A, Simberloff D (2011) Propagule pressure hypothesis not supported by an 80-year experiment on woody species invasion. *Oikos* 120:1311–1316. doi:[10.1111/j.1600-0706.2011.19504.x](https://doi.org/10.1111/j.1600-0706.2011.19504.x)
- Núñez MA, Hayward J, Horton TR et al (2013) Exotic mammals disperse exotic fungi that promote invasion by exotic trees. *PLoS ONE* 8:1–6. doi:[10.1371/journal.pone.0066832](https://doi.org/10.1371/journal.pone.0066832)
- Odadi WO, Fargione J, Rubenstein DI (2017) Vegetation, wildlife and livestock responses to planned grazing management in an african pastoral landscape. *L Degrad Dev*. doi:[10.1002/ldr.2725](https://doi.org/10.1002/ldr.2725)
- Oduor AMO, Gómez JM, Strauss SY (2010) Exotic vertebrate and invertebrate herbivores differ in their impacts on native and exotic plants: a meta-analysis. *Biol Invasions* 12:407–419. doi:[10.1007/s10530-009-9622-1](https://doi.org/10.1007/s10530-009-9622-1)
- Oliva G, Ferrante D, Puig S, Williams M (2012) Sustainable sheep management using continuous grazing and variable stocking rates in Patagonia: a case study. *Rangel J* 34:285–295. doi:[10.1071/RJ12016](https://doi.org/10.1071/RJ12016)
- Osem Y, Lavi A, Rosenfeld A (2011) Colonization of *Pinus halepensis* in Mediterranean habitats: consequences of afforestation, grazing and fire. *Biol Invasions* 13:485–498. doi:[10.1007/s10530-010-9843-3](https://doi.org/10.1007/s10530-010-9843-3)
- Paramidani M, Doffigny C, Codesal P (2014) Estudio inicial de Pastizales Ea. “Fortín Chacabuco”. *Ovis XXI S.A.*, Buenos Aires, p 28
- Parker J, Hay ME (2005) Biotic resistance to plant invasions? Native herbivores prefer non-native plants. *Ecol Lett* 8:959–967. doi:[10.1111/j.1461-0248.2005.00799.x](https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2005.00799.x)
- Plummer M (2003) JAGS: a program for analysis of Bayesian graphical models using Gibbs sampling. In: Hornik K, Leisch F, Zeileis A (eds) *Proceedings of the 3rd international workshop on distributed statistical computing*. pp 1–10
- Porath ML, Momont PA, DelCurto T et al (2002) Offstream water and trace mineral salt as management strategies for improved cattle distribution. *J Anim Sci* 80:346–356. doi:[10.2527/2002.802346x](https://doi.org/10.2527/2002.802346x)
- R Development Core Team (2015) *R: a language and environment for statistical computing*. R Development Core Team, Vienna

- Rejmánek M, Richardson DM (1996) What attributes make some plant species more invasive? *Ecology* 77:1655–1661
- Relva MA, Nuñez MA, Simberloff D (2010) Introduced deer reduce native plant cover and facilitate invasion of non-native tree species: evidence for invasional meltdown. *Biol Invasions* 12:303–311. doi:10.1007/s10530-009-9623-0
- Richardson DM (2006) Pinus: a model group for unlocking the secrets of alien plant invasions? *Preslia* 78:375–388
- Richardson DM, Bond WJ (1991) Determinants of plant distribution: evidence from pine invasions stable. *Am Nat* 137:639–668
- Richardson DM, Pyšek P (2006) Plant invasions: merging the concepts of species invasiveness and community invasibility. *Prog Phys Geogr* 30:409–431
- Richardson DM, Rejmánek M (2011) Trees and shrubs as invasive alien species—a global review. *Divers Distrib* 17:788–809. doi:10.1111/j.1472-4642.2011.00782.x
- Richardson DM, Wilgen BW, Nuñez MA (2007) Alien conifer invasions in South America: short fuse burning? *Biol Invasions* 10:573–577. doi:10.1007/s10530-007-9140-y
- Richardson DM, Williamst PA, Hobbs RJ (2011) Pine invasions in the Southern Hemisphere: determinants of spread and invadability. *J Biogeogr* 21:511–527
- Rundel PW, Dickie IA, Richardson DM (2014) Tree invasions into treeless areas: mechanisms and ecosystem processes. *Biol Invasions* 16:663–675. doi:10.1007/s10530-013-0614-9
- Sarasola MM, Rusch V, Schlichter TM, Ghera CM (2006) Invasión de coníferas forestales en áreas de estepa y bosques de ciprés de la cordillera en la Región Andino Patagónica. *Ecol Austral* 16:143–156
- Savory A (1983) The Savory grazing method or holistic resource management. *Rangelands* 5:155–159
- Schlichter TM, Laclau P (1998) Ecotono estepa-bosque y plantaciones forestales en la Patagonia norte. *Ecol Austral* 8:285–296
- Siffredi GL, Boggio F, Giorgetti H et al (2013) Guía para la evaluación de Pastizales. Para las áreas ecológicas de Sierras y Mesetas Occidentales y de Monte de Patagonia Norte. INTA, Bariloche
- Simberloff D (2011) How common are invasion-induced ecosystem impacts? *Biol Invasions* 13:1255–1268. doi:10.1007/s10530-011-9956-3
- Simberloff D, Relva MA, Nuñez MA (2002) Gringos en el bosque: introduced tree invasion in a native Nothofagus/Austrocedrus forest. *Biol Invasions* 4:35–53
- Simberloff D, Nuñez MA, Ledgard NJ et al (2010) Spread and impact of introduced conifers in South America: lessons from other southern hemisphere regions. *Austral Ecol* 35:489–504. doi:10.1111/j.1442-9993.2009.02058.x
- Six L, Bakker J, Bilby R (2013) Loblolly pine germination and establishment in plantations and grasslands of northern Uruguay. *For Ecol Manage* 302:1–6
- Spear D, Chown SL (2009) Non-indigenous ungulates as a threat to biodiversity. *J Zool* 279:1–17
- Squibb RC, Provenza FD, Balph DF (1990) Effect of age of exposure on consumption of a shrub by sheep. *J Anim Sci* 68:987–997
- Teague R (2014) Deficiencias in the Briske et al. Rebuttal of the savory method. *Rangelands* 36:37–38. doi:10.2111/1551-501X-36.1.37
- TNC (2016) Estancia demostrativa Fortín Chacabuco—Lineamientos de Manejo. The Nature Conservancy, San Carlos de Bariloche, p 43
- Vavra M, Parks CG, Wisdom MJ (2007) Biodiversity, exotic plant species, and herbivory: the good, the bad, and the ungulate. *For Ecol Manage* 246:66–72. doi:10.1016/j.foreco.2007.03.051
- Walker JW, Hemenway KG, Hatfield PG, Glimp HA (1992) Training lambs to be weed eaters: studies with leafy spurge. *J Range Manag* 45:245–249
- Zamora R, Gómez JM, Hódar JA et al (2001) Effect of browsing by ungulates on sapling growth of Scots pine in a mediterranean environment: consequences for forest regeneration. *For Ecol Manage* 144:33–42. doi:10.1016/S0378-1127(00)00362-5