



## Modelo de estados y transiciones de los ñirantales del NO de la Patagonia como herramienta para el uso silvopastoril sustentable

VERÓNICA RUSCH<sup>1,✉</sup>; DARDO R. LÓPEZ<sup>2</sup>; LAURA CAVALLERO<sup>3</sup>; GRACIELA M. RUSCH<sup>4</sup>; LUCAS A. GARIBALDI<sup>5</sup>; JAVIER GROSFELD<sup>6</sup> & PABLO PERI<sup>7</sup>

<sup>1</sup>EEA INTA Bariloche. <sup>2</sup>Est. Ftal. INTA Villa Dolores. <sup>3</sup>CONICET. CCT Córdoba. <sup>4</sup>Norwegian Institute for Nature Research (NINA). <sup>5</sup>IRNAD, Sede Andina, UNRN y CONICET. <sup>6</sup>CONICET. CCT Patagonia Norte. <sup>7</sup>INTA EEA Santa Cruz. Universidad Nacional de la Patagonia (UNPA). CONICET.

**RESUMEN.** Desarrollamos un modelo de estados y transiciones (MEyT) para el bosque de ñire (*Nothofagus antarctica*) en el norte de la Patagonia, con el fin de sintetizar el conocimiento disperso sobre las repuestas de este sistema al manejo silvopastoril. En base a una recopilación bibliográfica, a un taller de expertos seguido por sesiones de consulta y a relevamientos de campo propusimos los estados alternativos e identificamos los disturbios naturales y las prácticas de manejo más comunes que disparan cambios entre estados. Definimos siete estados, 13 transiciones de degradación y cuatro de restauración. Los bosques más íntegros están dominados por ñire y caña (*Chusquea culeou*) y el estado más degradado lo componen estepas sub-arbustivas de cadillo (*Acaena splendens*). Los estados intermedios serían los más aptos para el uso silvopastoril (bosque abierto de ñire con caña y pastizal, y bosque de ñire con pastizal), pero tienen una alta inestabilidad con las prácticas de manejo actuales, ya que, a causa de dicho manejo, con el paso del tiempo perderían el componente arbóreo y la cobertura de caña. El pastoreo, la extracción forestal, los incendios y las especies invasoras son los principales factores que disparan las transiciones de degradación. Estos efectos están agravados por la competencia del componente herbáceo con la vegetación arbórea, la mortandad de árboles y de caña, y por la erosión del suelo. La reversión de las transiciones de degradación no se produce de forma natural en el horizonte productivo del predio (~40 años) y requiere del uso de tecnologías como plantación, protección de los plantines de árboles y desarbustado. La identificación de las fases de riesgo en cada estado permite contar con alertas tempranas de deterioro, visualizar los efectos del manejo y orientar las prácticas para mantener la composición y estructura del bosque dentro de los límites que contemplan los aspectos productivo y ambiental.

[Palabras clave: MEyT, sistema silvopastoril, resiliencia, degradación, disturbios]

**ABSTRACT. State-and-transition model of ñire forest in NW Patagonia as a tool for sustainable silvopastoral management.** We built a state-and-transition model (S&TM) for the ñire forest system under silvopastoral use in north-western Patagonia, with the aim to identify management effects on the vegetation. The model can help design practices that maintain the system within 'desired' conditions in the long term. Based on a review of published and unpublished literature, an expert workshop and consultation, and field surveys we proposed alternative states and their response to natural disturbances and current management practices. We defined seven states, 13 degradation and four restoration transitions, and the factors and levels that trigger the transitions (i.e., grazing, firewood extraction, fire and/or dispersal of invasive plants). The best-conserved forest is dominated by ñire (*Nothofagus antarctica*) and cane (*Chusquea couleou*), while the most degraded state corresponds to sub-shrubby steppes dominated by *Acaena splendens* (cadillo). The intermediate states are likely to be the most suitable for silvopastoral use (open ñire and cane forest, and ñire forest with grassland) but are highly unstable. Therefore, with the common current practices, the tree component and cane cover are lost with time. Invasion of exotic species, competition with the herbaceous vegetation, mortality of trees and cane, and soil erosion are the processes that trigger transitions. Most degradation transitions are difficult to revert because they require high-cost practices and/or have a long recovery time. Building the S&TM brought together scattered information about long-term changes in the vegetation. The identification of risk phases enables early warning of degradation.

[Keywords: S&TM, silvopastoral system; resilience, degradation, disturbance]

## INTRODUCCIÓN

El diseño del manejo de un ecosistema en base al conocimiento más actualizado permite poner a prueba nuevas hipótesis sobre la relación entre el manejo y la respuesta del sistema. A su vez, esto permite mejorar de forma sucesiva la información para tomar decisiones. A este proceso se lo denomina manejo adaptativo. En base al conocimiento existente se comprenden los posibles resultados del manejo (Allan et al. 2009; Chapin et al. 2009), lo que permite reducir la incertidumbre (Conroy et al. 2011). El manejo adaptativo se aplicó con éxito en pastizales, que por lo general responden a las prácticas de manejo en períodos relativamente cortos (<10 años) (Bestelmeyer 2015). Sin embargo, la aplicación del manejo adaptativo es más compleja en bosques debido a que la respuesta de las especies arbóreas suele tomar largo tiempo (>40 años) (Mac Queen 2005) y a que las interacciones entre estratos (i.e., herbáceo, arbustivo o arbóreo) son complejas. Ambas razones pueden llevar a plantear prácticas de manejo del predio que generan degradación, en muchos casos irreversible (Scheffer et al. 2001).

En la Argentina, la Ley 26331/2007 de Presupuestos Mínimos de Protección Ambiental de Bosques se creó con el objetivo de mantener, mediante un manejo sustentable, las superficies de bosques remanentes en el país y los servicios ecosistémicos que éstos brindan. En el contexto de esta ley, si bien las provincias deben zonificar el uso del bosque en tres categorías (zonas rojas, destinadas a 'la conservación'; amarillas, destinadas al 'uso sustentable', y verdes, 'plausibles de ser transformadas'), en la actualidad, para la zona amarilla no existen criterios de sustentabilidad ni indicaciones sobre el manejo necesario para alcanzarla. En este contexto, los modelos de estados y transiciones (MEyT) son una herramienta que permite visualizar a largo plazo la respuesta de la vegetación a las prácticas de manejo en interacción con factores naturales (e.g., sequías e incendios), lo que facilita diferenciar las prácticas de manejo que conducen a un aprovechamiento sustentable de las que provocan la degradación del sistema.

Según los MEyT, bajo determinadas condiciones ecológicas (i.e., sitio ecológico) y como consecuencia de distintos regímenes de disturbio, pueden existir estados alternativos de un ecosistema (Westoby et al. 1989). En los MEyT, cada estado se caracteriza por una serie

de comunidades vegetales relacionadas entre sí por la dinámica del sistema. En las últimas décadas (Briske et al. 2003; Bestelmeyer et al. 2010) se desarrollaron MEyT para responder a las necesidades de manejo de los pastizales, con énfasis en las variables de manejo como causas de los cambios, y considerando horizontes de tiempo para el análisis correspondientes al manejo del predio y a la toma de decisiones del productor.

La dinámica entre estados se describe mediante transiciones negativas (de degradación) y positivas (de restauración) (Anexo 1). Las transiciones negativas consisten en un cambio abrupto de atributos clave de estructura y función del sistema, que resulta de las prácticas de manejo y de su interacción con disturbios naturales. Estos cambios en los atributos estructurales y funcionales marcan umbrales en la capacidad del ecosistema de reorganizarse y de retornar de manera natural al estado previo (Briske et al. 2006; López et al. 2011, 2013). Así mismo, dado que los umbrales difícilmente se revierten de forma natural (al menos en un lapso de más de 100 años, período del cual contamos con información), las transiciones positivas suelen requerir prácticas de intervención para restablecer las propiedades del ecosistema correspondientes a un estado previo (i.e., restauración propiamente dicha), o para mejorar la generación servicios ecosistémicos (i.e., re-habilitación) (Bestelmeyer et al. 2010; Hobbs and Suding 2013). A su vez, dentro de cada estado pueden identificarse fases (comunidades vegetales) originadas por la dinámica de la vegetación en respuesta a variaciones naturales (e.g., ciclos de años húmedos/secos o disturbios naturales) ya intervenciones antrópicas (e.g., pastoreo moderado), cuyos cambios son reversibles (i.e., que no implican el cruce de umbrales). Dentro de cada estado es importante identificar la fase de riesgo que corresponde a la comunidad vegetal más propensa a sufrir una transición hacia otro estado (Bestelmeyer et al. 2010, 2009; López et al. 2013). La detección de las fases de riesgo (o de condiciones próximas a los umbrales) puede utilizarse como una alerta temprana para prevenir el cruce de umbrales hacia estados más degradados.

El bosque de ñire (*Nothofagus antarctica*) del NO de la Patagonia se utiliza mayormente para la producción bovina de cría bajo uso silvopastoril (Laclau 1997; Manacorda and Bonvissuto 2001; Hansen et al. 2008). El pastoreo, las prácticas silvícolas y otros factores antrópicos como los incendios (ligados a la

colonización europea y considerado el principal modulador de los bosques de la región en el último siglo) (Willis 1914; Veblen et al. 1992), en combinación con factores naturales como las sequías o la muerte masiva de una de sus especies dominantes (caña, *Chusquea culeou*) (Veblen et al. 2006; Marchesini et al. 2009) han generado un paisaje de mosaicos, con parches de vegetación de distinta estructura y composición florística. Sin embargo, la falta de descripciones detalladas de la vegetación y del régimen de disturbio anteriores a la colonización, y la suma de usos ganaderos y forestales históricos, ha hecho difícil la comprensión de los procesos de cambio de la vegetación en el largo plazo. En consecuencia, estas limitaciones han relegado el análisis de los procesos de degradación por pastoreo y la integración de este conocimiento en las prácticas de manejo.

El objetivo de este trabajo es desarrollar un MEyT para el bosque de ñire del norte de la Patagonia andina, que permita integrar el conocimiento actual de la dinámica de este ecosistema, de los principales factores que la determinan y de cómo estos factores afectan la generación de servicios ecosistémicos. A su vez, este trabajo pretende ser un aporte metodológico y una herramienta para guiar el manejo sustentable y adaptativo de los bosques conforme a la aplicación de la Ley 26331.

## MATERIALES Y MÉTODOS

### *Área de análisis*

El área de estudio abarca el suroeste de la provincia de Neuquén, el oeste de Río Negro y el noroeste de Chubut, aproximadamente entre 39°30' y 42°30' S, Argentina. Los ñirantales se hallan en una gran diversidad de hábitats reemplazando a otros tipos de vegetación después de incendios, mientras que, en ausencia de ellos, ocupan principalmente fondos de valle de origen glaciario (Anexo 2). Este estudio se enfoca en los sitios ecológicos de ñire ubicados (Anexo 1) en fondos de valle o en planicies, como los que se hallan en la cuenca del río Foyel (Anexo 3). Por razones prácticas incluimos dos sitios en el modelo; uno de ellos con suelos anegadizos, dado que posee una dinámica de la vegetación y una respuesta muy similar a los factores de cambio.

### *Construcción del modelo*

Para la construcción del modelo se siguieron los pasos propuestos por Bestelmeyer et al.

(2010), (2013) y Rumpff et al. (2011), a fin de responder a las siguientes preguntas: 1) ¿Bajo qué condiciones edáficas se produce la misma dinámica de comunidades vegetales (i.e., se identifican sitios ecológicos)?; 2) Dentro de un sitio ecológico, ¿cuáles son las comunidades vegetales que se identifican y cuáles son sus propiedades florístico-estructurales?; 3) ¿Cuáles son los factores que afectan la composición estructural y funcional de estas comunidades?; 4) ¿Cuál es la comunidad vegetal potencial que caracteriza al estado de referencia (Caudle et al. 2013)?; 5) ¿Se pueden identificar comunidades que están asociadas a través de su dinámica (fases dentro de un estado)?; 6) Si se consideran las características de la vegetación y los procesos ecológicos críticos para el aprovechamiento, ¿cuáles son los umbrales de cambio y qué factores los determinan (transiciones)?; 7) ¿Qué niveles de manejo pueden prevenir las transiciones no deseadas? y 8) ¿Qué intervenciones o prácticas pueden restaurar o rehabilitar los estados degradados a estados deseables?

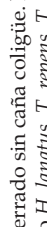
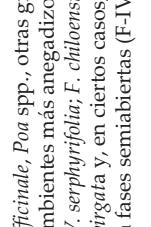
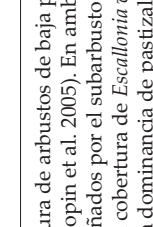
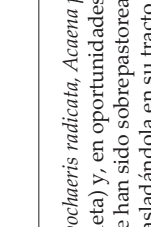
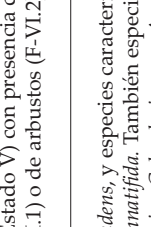
En base a la recopilación bibliográfica de trabajos publicados e inéditos (Tabla 1), a la revisión de mapas de vegetación, a recorridas a campo y a entrevistas a pobladores locales se realizó una propuesta preliminar de MEyT. Se evaluó en qué casos las transiciones serían irreversibles, y qué factores y procesos determinarían la ocurrencia de estos umbrales. En los casos en que hubo información suficiente se identificaron distintas fases (comunidades vegetales asociadas a cambios de composición de la vegetación reversibles) dentro de los estados. Para determinar si la vegetación tiene capacidad de recuperación natural (i.e., cambio de fases dentro de un estado) o si necesita de prácticas de restauración (i.e., transición positiva entre estados) nos basamos en estudios florísticos en sitios excluidos del uso (Rusch, inédito) y en resultados de prácticas de restauración (Sarasola, inédito).

En una segunda etapa listamos las variables estructurales y funcionales que caracterizan a los estados y describimos los estados y sus fases. Luego realizamos un taller con expertos pertenecientes a la Administración de Parques Nacionales, al Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas, al Instituto Nacional de Tecnología Agropecuaria y a las universidades nacionales del Comahue y de Río Negro. En el taller se revisó y afinó la formulación del modelo. Se discutió

**Tabla 1.** Descripción de los estados del modelo para los sistemas de ñirantales de la Patagonia norte.  
**Table 1:** State descriptions for the *Nothofagus antartica* forest ecosystem in northern Patagonia.

Estado	Descripción	Bases de la descripción
E I		Arqueros 1999
Bosque de ñire con caña	<p>Bosque puro de ñire (<i>Nothofagus antartica</i>), cerrado o semicerrado, con sotobosque dominado por caña coligüe (<i>Chusquea culeou</i>).</p> <p>Principales especies acompañantes: <i>Ribes cucullatum</i>, <i>Berberis buxifolia</i>, <i>Maytenus chubutensis</i>, <i>Acaena ovalifolia</i>, <i>Osmorhiza chilensis</i> y <i>Alistroemia aurea</i>. Incluye diversas fases, dadas por un lado por el ciclo natural del ñire, y por intervenciones (corta y pastoreo) leves, produciendo fases semicerradas o semiabiertas, que permiten mantener el sistema dentro del estado, siendo reversibles sin intervención externa, por evolución natural o cese de los disturbios. Ante pastoreos leves, aparecen las especies exóticas <i>Taraxacum officinale</i>, <i>Trifolium repens</i>, <i>Rumex acetosella</i> y <i>Veronica serpyllifolia</i> y desaparecen <i>Acaena ovalifolia</i> y <i>Vicia nigricans</i>, así como las menos frecuentes <i>Ribes magellanicum</i> y <i>Uncinia lechleriana</i>.</p> <p>Incluye fases asociadas a una sucesión de comunidades. F-I.1: rodales jóvenes coetáneos de semilla o por rebrote de cepa; F-I.2: rodales maduros coetáneos; F-I.3: rodales sobremaduros; rodales sobremaduros con regeneración de ñire y caña; F-I.4: bosques semiabiertos de ñire y caña y F-I.5: bosques de ñire con presencia esporádica de herbáceas exóticas y reducción parcial de caña (estos últimos no graficados en la Figura 1).</p> <p>El bosque mixto de ñire, con retamo (<i>Dioslea juncea</i>) y laura (<i>Schinus patagonicus</i>) conforma otro grupo de fases de este estado. Las más importantes son las que suceden inmediatamente a los incendios. Estas presentan legados biofísicos (troncos en pie, raíces de especies rebrotantes, nutrientes en la superficie de suelo) de gran valor para la recuperación del sistema, por lo que resultan fases de riesgo, y susceptibles a degradarse dependiendo del tipo de manejo que se realice (Cavallero 2012).</p> <p>Fases: F-I.6-Matorral mixto (&lt;2 m altura). F-I.7: bosque mixto de ñire joven con retamo y laura, puede incluir especies de <i>Berberis</i> spp. y caña; F-I.8: bosque de ñire cerrado que supera el dosel de las especies acompañantes, co-dominado por laura y retamo senescente; F-I.9: no graficado- bosque mixto de ñire semi-abierto o abierto, con co-dominancia de alguna de las otras especies o ambas.</p>	<p>Gallopín et al. 2005</p> <p>Montaña 1982</p> <p>Rusch et al. (datos no publicados)</p> <p>Somlo et al. 1995</p> <p>Tortorelli 1947</p>
E II		Arqueros 1999
Bosque de ñire con caña y pastizal	<p>Bosque de ñire en el dosel arbóreo, con sotobosque de especies herbáceas exóticas y caña coligüe.</p> <p>Presenta baja cobertura de caña coligüe y mayor cobertura de especies herbáceas como <i>Holcus lanatus</i>, <i>Trifolium repens</i>, <i>Taraxacum officinale</i>, <i>Trisetum</i> spp., <i>Poa pratensis</i>, <i>Agropyron patagonicum</i>; <i>Taraxacum gilesii</i>; <i>Osmorhiza chilensis</i>, <i>Rumex acetosella</i>, <i>Fragaria chilensis</i> y <i>Elymus gayanus</i>. Presenta fases semiabiertas (F-II.1) y abiertas (F-II.2).</p>	<p>Gallopín et al. 2005</p> <p>Raffaele et al. 2011</p>

**Tabla 1.** Continuación  
**Table 1:** Continuation

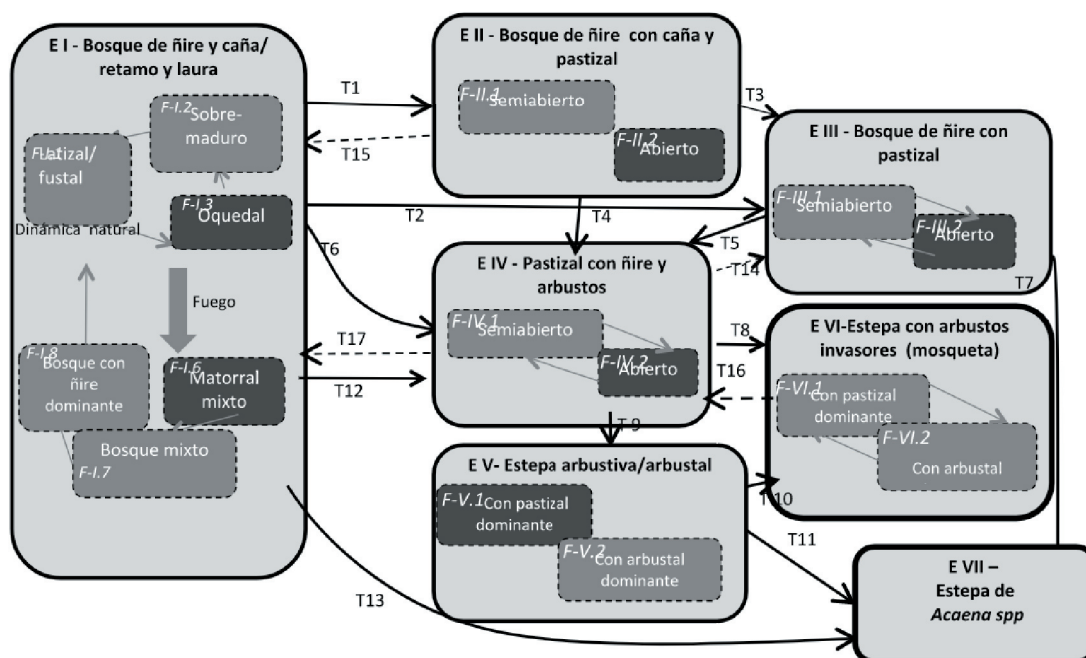
Estado	Descripción	Bases de la descripción
E III Bosque de ñire con pastizal		<p>Bosque de ñire monoespecífico cerrado o semicerrado sin caña coligüe. El sotobosque es dominado por especies herbáceas exóticas como <i>H. lanatus</i>, <i>T. repens</i>, <i>T. officinale</i>, <i>Poa</i> spp., <i>O. chilensis</i>, además de otras especies de gramíneas y <i>A. ovalifolia</i>. Incluye fases de bosque cerrado y semicerrado (F-III.1) o semiabiertos (F-III.2)</p> <p>Como resultado de una larga historia de pastoreo, han perdido la caña coligüe y el sotobosque se ha repoblado con especies introducidas adaptadas al pastoreo (mayormente gramíneas exóticas).</p>
E IV Pastizal con ñire y arbustos		<p>Pastizal dominado por <i>H. lanatus</i>, <i>T. repens</i>, <i>T. officinale</i>, <i>Poa</i> spp., otras gramíneas, y con presencia de ñires y arbustos aislados, que en ambientes más anegadizos son <i>Escallonia virgata</i>. Otras especies herbáceas comunes son <i>V. serpyrifolia</i>; <i>F. chilensis</i> y <i>Ceanothus valsecuanum</i>. En el estrato arbustivo domina <i>E. virgata</i> y, en ciertos casos, es acompañada por <i>Pernettya pumila</i> o <i>Berberis buxifolia</i>. Presenta fases semiabiertas (F-IV.1) y abiertas (F-IV.2).</p>
E V Estepa arbustiva		<p>Arbustal, similar a E IV, pero con mayor cobertura de arbustos de baja palatabilidad por efecto del pastoreo selectivo (Boelcke 1957; Gallopin et al. 2005). En ambientes más húmedos dominan <i>Berberis buxifolia</i> y <i>B. darwinii</i>, acompañados por el subarbolito <i>A. splendens</i>. En ambientes más húmedos puede aumentar la cobertura de <i>Escallonia virgata</i> (chapel). Pueden existir ñires aislados. Presenta fases con dominancia de pastizal (F-V.1) o de arbustos (F-V.2).</p>
E VI Arbustal/Estepa con arbustos invasores ( <i>Rosa</i> spp.)		<p>Pastizales ralos degradados dominados por <i>Hipochaeris radicata</i>, <i>Acaena pinnatifida</i>, con estrato arbustivo de <i>Rosa rubiginosa</i> (rosa mosqueta) y, en oportunidades, <i>Discaria</i> spp. Son pastizales derivados de bosques de ñire que han sido sobrepastoreados y ha habido acceso de ganado que ingirió rosa mosqueta, trasladándola en su tracto digestivo. Incluye también fases de pastizales de mayor calidad (Estado V) con presencia de rosa mosqueta. Presenta fases con dominancia de pastizal (F-VI.1) o de arbustos (F-VI.2).</p>
E VII Estepa herbácea/sub-arbustiva (Acaenal)		<p>Estepa subarborescente dominada por <i>Acaena splendens</i>, y especies características de la estepa patagónica: <i>Stipa</i> spp., <i>Mulinum spinosum</i>, <i>A. pinnatifida</i>. También especies ruderales como <i>R. acetosella</i>, <i>Sisyrinchium</i> spp., <i>Phacelia magellanica</i>, <i>Calceolaria</i> spp., <i>Armeria</i> spp., entre otras (Arqueros 1999). El estado se mantiene como consecuencia de la erosión, hídrica o eólica, que modifican la calidad del estrato superior de suelo y posiblemente remueven legados (bancos de semillas) que impiden el restablecimiento de las especies herbáceas del sistema original.</p>

la definición y la caracterización de los estados alternativos y los procesos y factores que disparan las transiciones negativas. Finalmente, se recorrieron algunos sitios a campo para ajustar la descripción de los estados. La terminología empleada, referida a los MEyT, se basa en Bestelmeyer et al. (2010) y en Caudle et al. 2013 (Anexo 1).

## RESULTADOS

Proponemos un MEyT con siete estados (y sus fases) descriptos a partir de atributos estructurales y funcionales de la vegetación, que se caracterizan por la presencia de determinadas especies como ñire, retamo (*Diostea juncea*), laura (*Schinus patagonicus*), caña coligüe, rosa mosqueta (*Rosa rubiginosa*), cadillo (*Acaena splendens*), *Berberis* spp. y herbáceas exóticas, o a procesos clave como la competencia interespecífica, la regeneración de especies arbóreas y la erosión de suelo (Figura

1, Tabla 1). El bosque de ñire con caña (E I), corresponde al estado de referencia, es decir, la condición de mayor integridad ecológica. Por su parte, la estepa de especies herbáceas y subarbusivas dominada por cadillo (E VII) es el estado de mayor degradación ecológica con respecto al estado de referencia (Figura 1, Tabla 1). Proponemos 13 transiciones de degradación entre los siete estados y discutimos cinco factores que disparan estas transiciones (Figura 1, Anexo 4). El paso desde el estado E I al E VII implica la pérdida del componente arbóreo (i.e., cobertura, área basimétrica y regeneración) y de la caña (una especie forrajera clave), la reducción en el número de estratos de vegetación, el aumento de la cobertura de especies exóticas y, en los casos más severos, la pérdida de la cobertura del suelo y su erosión. Identificamos dos vías principales de degradación entre el E I y el E VII: una vía rápida, producto de incendios en interacción con pastoreo o aprovechamiento



**Figura 1.** Modelo de estados y transiciones para ñirantales del NO de la Patagonia. Las cajas grandes representan estados (E) y dentro de estas cajas se encuentran las fases (F), que se describen en la Tabla 2. Los cambios entre fases y los factores determinantes de dichos cambios se representan con flechas dentro de las cajas. Las flechas negras representan transiciones entre estados. Las negativas (líneas continuas) se describen en la Tabla 4 y las positivas (líneas punteadas), en el texto. Las flechas grises representan cambios de fases dentro de un estado. Las fases de riesgo en cada estado se resaltan en gris oscuro. Sólo se esquematizan algunas fases claves para el manejo.

**Figure 1.** State-and-transition model of the *Nothofagus antarctica* forest under silvopastoral use in north-western Patagonia. The large boxes (light grey) represent states (E). Small boxes represent phases (F) within states (see description in Table 2). Between phases, the factors that trigger change are indicated. Grey arrows show the direction of change and the relative importance (arrow thickness) of the factor in triggering change between phases. Critical phases (the ones with highest likelihood of shifting to another state) are in dark grey. Black arrows show state transitions. Negative transitions (whole line) are described in Table 4, and positive transitions (dashed line), in the text.

forestal (Figura 1, Anexo 4), y una vía más lenta, originada por el sobreuso ganadero-forestal que desencadena la transición aun en ausencia de incendios. Por otro lado, nuestro MEyT postula cuatro transiciones de restauración entre diferentes estados (sensu Bestelmeyer et al. 2010) (de T14 a T17).

#### *Estado de referencia del sistema*

En el E I se distinguieron ocho fases resultantes de la dinámica natural del bosque; sin fuego, de las cuales se grafican cinco, F-I.1: "latizal-fustal", F-I.2: "oquedal", y F-I.3 "sobremaduro" (Figura 1). También pueden encontrarse otras fases en respuesta a la extracción forestal de baja intensidad como bosques moderadamente abiertos, o con especies herbáceas introducidas, pero con muy baja densidad (F-I.4 y F-I.5, no graficadas). Otras fases (F-I.6 a F-I.8) son tres etapas de recolonización post-fuego sin intervención antrópica (Cavallero 2012). La primera (i.e., recolonización temprana, <10 años) corresponde fisonómicamente a matorrales bajos (<2 m) dominados por especies leñosas rebrotantes (i.e., ñire, retamo y laura); se caracteriza por una alta heterogeneidad espacial de la vegetación (F-I.6). La segunda etapa (i.e., re-organización, 10-35 años) se caracteriza por matorrales altos de las mismas especies (10-20 m; F-I.7). La tercera etapa (i.e., formación de bosque, >35 años) corresponde a comunidades boscosas altas en las cuales la cobertura de especies leñosas es prácticamente total (F-I.8) (Cavallero 2012), y puede retornar naturalmente a alguna de las fases F-I.1 a F-I.3 (Figura 1).

#### *Transiciones negativas lentas*

Cuando las fases F-I.1 a F-I.3 del E I son sometidas a niveles intermedios de extracción de madera y de pastoreo por largos períodos de tiempo (>70 años), el sistema pasaría al E II, (T1, Figura 1, Anexo 4). En el EII, el ñire domina el dosel arbóreo, pero disminuye la cobertura de caña y se pierden muchas de las especies nativas del sotobosque, que son reemplazadas por herbáceas exóticas (Tabla 1), (T1, Figura 1, Anexo 4). Esto se debe a que el ganado consume la caña, las plántulas, los renovales arbóreos y los rebrotes, mientras que las herbáceas exóticas son resistentes al pastoreo (Tejera et al. 2005, 2006; Raffaele et al. 2007; Blackhall et al. 2008; Hansen et al. 2008; Vila and Borrelli 2011). Los bosques abiertos (F-I.4) representan una fase de riesgo del E I porque el nivel más alto de

luz que llega al sotobosque en estos bosques, comparado con el bosque cerrado, junto con el pastoreo del ganado y de la fauna silvestre, aumentan la probabilidad de colonización de las especies herbáceas exóticas. Además, la proliferación de las hierbas, principalmente gramíneas exóticas, reduce la probabilidad de establecimiento de las plántulas de árboles no sólo por su alta tolerancia al pastoreo, sino también por su gran capacidad de competir por agua y nutrientes dado su sistema radical profuso en los estratos superficiales del suelo (Grime 2001; Scholes and Archer 1997). Todo esto, sumado al daño físico causado por el pastoreo a las plántulas de ñire, limita el reclutamiento de nuevos individuos de esta especie. El ganado, a través del pisoteo y del ramoneo, afecta de manera directa a los renovales dado que reduce su vigor y produce formas achaparradas. En muchos casos llega a provocar su muerte. Tejera et al. (2005, 2006) y Hansen et al. (2008) determinaron que el daño de vacunos por ramoneo en ñirantales se inicia con una oferta forrajera de 1200 kg MS/ha. El umbral entre E I y E II está definido, entonces, por la alta cobertura de gramíneas que limita el establecimiento de las plántulas de especies arbóreas (ñire). Las fases de E I son parte de la dinámica natural del bosque, pero la extracción de árboles y el pastoreo aumentan el riesgo de cruzar umbrales.

La característica principal del E II (bosque de ñire con caña y pastizal) es la presencia de un pastizal de alta cobertura o densidad, con algunos remanentes de caña coligüe (Tabla 1). El umbral que caracteriza el paso a E II es la baja probabilidad de regeneración arbórea natural (i.e., insuficiente para contrarrestar la mortalidad de individuos adultos) debido a la competencia de las plántulas con el pastizal denso; con el tiempo, derivaría en un sistema con árboles aislados. E II presenta dos fases. La fase F-II.1 tiene una cobertura arbórea semiabierta. La fase "de bosque abierto" (FII.2) (por corta o mortandad natural) es de riesgo debido a que al disminuir considerablemente el dosel, aumentan las probabilidades de que el sitio sea ocupado por especies herbáceas y de que se pierda la totalidad de individuos arbóreos. También una fase con baja cobertura de caña sería de riesgo, y podría traspasar un umbral hacia el E III (bosques de ñire con pastizal [sin caña], T3) por la pérdida irreversible de esta especie, que implica la extinción local de una especie nativa clave. El E III se caracteriza por pastizal con cobertura mediana o alta y presenta una fase semicerrada, que por mortalidad natural o por

la extracción maderera se puede transformar en bosque semiabierto.

En las fases de E I y E III que presentan una cobertura incipiente de arbustos (*Berberis* spp. o *Escallonia virgata*) (Tabla 1, Anexo 5), aumenta el riesgo de arbustización si el sistema se somete a sobre-pastoreo, ya que los arbustos son poco palatables, poseen defensas mecánicas y son poco consumidos por el ganado (Díaz et al. 2006; Briske and Richards 1994). Esto puede disparar una transición hacia el estado IV (E IV) (P3, en Anexo 4). La arbustización (Hobbs et al. 1986; Archer et al. 1988; Archer 1989; Jeltsch et al. 1997) es lo que determina el traspaso del umbral entre E III y E IV.

En el E IV, *Berberis* spp. puede superar los 2 m de altura, mientras que *Escallonia virgata*, en los sitios más húmedos, puede cubrir superficies de más del 50%. Existe una incertidumbre elevada acerca de los efectos de la competencia entre los arbustos y los renovales arbóreos. Sin embargo, en lo que se refiere al proceso de arbustización en este caso, la dominancia de los arbustos no disminuye al retirar el pastoreo, lo que indica que existe un umbral biótico.

En E IV, la cobertura de árboles se reduciría de forma paulatina a medida que mueren los individuos maduros. La desaparición total de árboles determina la transición a E V (estepa arbustiva, T9), en el que el establecimiento de plántulas de árboles está limitado también por una reducción importante en la disponibilidad de propágulos. Si bien el ñire rebrota de cepa si es cortado, se ha registrado que el ramoneo intensivo del rebrote podría producir la muerte de la planta (Bran and Ayesa 1999; Gallopin et al. 2005), lo que también se produce por envejecimiento. La pérdida de individuos semilleros determina un nuevo umbral crítico en el cual la recuperación al estado anterior está impedida por un nuevo factor: la ausencia de propágulos.

El E VI (i.e., arbustal o estepa con arbustos invasores) representa un estado invadido por rosa mosqueta, un arbusto exótico invasor con gran capacidad de regeneración vegetativa y de difícil control. La invasión es facilitada por eventos de disturbio (e.g., fuego o pastoreo), que liberarían espacio para la colonización (D'Antonio and Meyerson 2002; Didham et al. 2007). Además, el ganado, al consumir sus frutos, transporta las semillas en el tracto digestivo, las escarifica químicamente y las

deposita con sus heces (Zimmermann 2013); esto favorece su dispersión y germinación. La dispersión de semillas de este arbusto invasor mediante el ganado en estados degradados es un claro ejemplo de contagio espacial de la degradación (Bestelmeyer et al. 2011; Peters et al. 2006; Allen 2007). La aparición de rosa mosqueta en fases abiertas con suelo desnudo determina un nuevo umbral, ya que las defensas mecánicas (espinas) y su alto potencial reproductivo (sexual y asexual) le permiten una colonización rápida, que en los estados más degradados puede llegar a cubrir hasta 80% de la superficie (Damascos and Gallopin 1992).

Finalmente, los estados alternativos descritos pueden recibir impactos fuertes cuando se combinan eventos climáticos extremos (sequías) con el sobreuso (e.g., sobrepastoreo) o con el fuego. El paso al estado E VII (estepa herbácea/sub-arbustiva) (T7, T11 y T13 en Figura 1) se produce porque estas combinaciones de factores provocan la reducción de la cobertura de los estratos herbáceo y arbustivo y la exposición del suelo mineral a la acción de agentes erosivos, lo que permite el establecimiento de un subarbusto nativo tolerante a estas condiciones (*Acaena splendens*). Este estado se considera alternativo al bosque de ñire, con mayor nivel de degradación.

#### *Transiciones negativas rápidas*

La fase post-fuego F-I.6 de E I (Figura 1) se caracteriza por una baja cobertura de suelo, por lo cual, la primera etapa post-fuego (<10 años luego del fuego en la que se comienza a estructurar el Matorral mixto) constituye una fase de riesgo. El uso ganadero o el aprovechamiento maderero de esta fase de riesgo mantienen al ecosistema con baja cobertura de suelo por un tiempo prolongado, lo que aumenta la probabilidad de que ocurra erosión hídrica y eólica (Cavallero et al. 2015). Según la intensidad del uso se pueden disparar transiciones hacia E IV o E VII (T12 y T13, Anexo 4). El uso ganadero-forestal post-fuego podría producir una elevada compactación y erosión de suelo (hídrica o eólica) (McIver and Starr 2000; Lindenmayer and Noss 2006) y eliminar los legados físicos (i.e., nutrientes del suelo) y biológicos (e.g., árboles muertos en pie que actúan como perchas, troncos caídos que generan clausuras naturales y especies rebrotantes tolerantes al fuego, como ñire y caña) (Turner 2010; Peters et al. 2011). Así



se podría disparar una transición rápida de degradación (Cavallero et al. 2015). En cambio, si las fases de riesgo post-fuego no son utilizadas, podrían recuperar naturalmente las propiedades del bosque de ñire, retornando a algunas de las fases F-I.1 a F-I.3 del E I, en un lapso de tiempo de 25 a 35 años (e.g., ñirantal joven: fustal) (Cavallero et al. 2015). Si los estados E I y E III son sometidos a una tasa de extracción de madera muy alta en combinación con presiones de pastoreo altas, o bien, a fuegos severos y extensos junto a una alta presión de pastoreo post-fuego, se dispararía una transición hacia E IV (T4, T5 y T12).

#### *Transiciones positivas*

Algunas transiciones positivas (Anexo 1), de T14 a T17, serían factibles mediante prácticas de manejo y restauración. Para mantener la regeneración del bosque es necesario excluir el ganado y realizar manejo forestal con el fin de permitir su recuperación tanto por semilla en ambientes libres de un tapiz denso de herbáceas, por rebrote de cepa, o bien mediante reforestación (Peri 2005). En los casos en que el pastoreo haya generado un pastizal denso, la clausura del potrero o la protección individual de las plantas son necesarias para asegurar la recuperación por rebrote luego de las cortas. Cabe aclarar, sin embargo, que en la mayoría de los casos se necesita la reforestación para recuperar la cobertura del dosel (Peri et al. 2009). Si hay pastoreo o si ya se ha formado un tapiz herbáceo denso se deberá considerar también la necesidad de recomponer la cobertura del dosel reducida por la mortandad natural de ñires, aun en sitios sin manejo forestal, para disminuir la probabilidad o el riesgo de que se produzca la transición hacia estados más degradados, y se requerirán protecciones o exclusión del pastoreo en los casos en que se practique este tipo de uso (Peri et al. 2009; Sarasola, inédito).

Para permitir la recuperación de E IV a E II (T14, Figura 1) se deberían realizar prácticas de desarbustado parcial. La transición de restauración entre E VI y E IV (T16, Figura 1) necesitaría prácticas de desarbustado en combinación con prácticas de desbaste de animales provenientes de lotes con presencia de la especie, ya que la rosa mosqueta es capaz de reproducirse asexualmente mediante rizomas y rebrotes, y también es exitosamente dispersada por el ganado

(Damascos and Gallopín 1992). En cambio, para permitir la recuperación de E II a E I (T15) sería necesario reforestar con plantines (con raíces desarrolladas que les permiten explorar capas más profundas del suelo, y por lo cual competirían menos con las especies herbáceas) y evitar el acceso del ganado para recuperar el dosel arbóreo. La restauración desde E VII, requeriría no sólo la plantación de arbóreas, sino prácticas específicas que permitan recuperar la funcionalidad edáfica (e.g., aporte de nutrientes, permeabilidad, retención hídrica) perdida por la erosión.

## DISCUSIÓN

Según el MEyT planteado, y en forma similar a otros ecosistemas (Westoby et al. 1989; Cingolani et al. 2005), los estados más apropiados para mantener un sistema silvopastoril serían inestables (E II y E III), con alto riesgo de sufrir transiciones hacia estados degradados, aun como resultado de la dinámica natural. A su vez, los estados más degradados (especialmente E VII y E VI, y parcialmente E V), de baja capacidad de carga para el ganado doméstico, tendrían una estabilidad indiferente (i.e., muy baja probabilidad de que se degrade aún más o de que se recupere) (López et al. 2013). Esto se debería a que: a) queda poco forraje para ser consumido por el ganado y hay baja cobertura de suelo; b) el suelo ha sido erosionado y, por lo tanto, ante la pérdida del sedimento fino queda mayor pedregosidad en la superficie del suelo, cuyo arrastre es menos probable; y c) las especies que dominan estos estados suelen ser resistentes al pastoreo y a condiciones más áridas que las especies que caracterizan a los estados menos degradados (López et al. 2013). A su vez, en esos estados degradados se han perdido elementos importantes del sistema (especies arbóreas, caña coligüe), por lo que su retorno a estados más deseables es altamente improbable. Es decir, aun si se suprime el pastoreo, la probabilidad de que se disparen transiciones positivas desde los estados más degradados es casi nula. Por otro lado, es importante destacar que el modelo presentado se basa en información recopilada de diferentes autores y, en algunos casos, (principalmente al definir las transiciones) fue realizado basándonos en hipótesis que explican las transformaciones observadas. Sin embargo, debería ser usado para generar futuras líneas de trabajo que permitan analizar dichas hipótesis en profundidad y ponerlas a prueba de manera empírica.

La competencia entre las especies herbáceas y las plántulas de árboles, el sobrepastoreo y la pérdida de especies forrajeras claves (como la caña), la invasión de especies exóticas (gramíneas o arbustos espinosos) y la degradación del suelo por erosión son los procesos que determinan los umbrales entre estados. En este sentido, se considera clave conducir estudios futuros que permitan precisar los umbrales asociados a variables estructurales como el nivel de cobertura de especies herbáceas que impide el establecimiento de plántulas de ñire, así como las densidades mínimas de árboles semilleros que permitirían regenerar el sistema en el caso de que existieran sitios seguros de regeneración. Otros procesos o factores clave asociados a los umbrales son la tolerancia de la caña coligüe a distintas presiones de pastoreo y el proceso de competencia pastizal/arbustos ante diferentes intensidades de pastoreo. Los enfoques como el propuesto por López et al. (2011, 2013) y Cavallero et al. (2015) permitirían diferenciar estados y fases dentro de los mismos y cuantificar umbrales. Mientras tanto, aquellos como los propuestos por Rumpf et al. 2011 y Rusch et al. (2017), que incorporan el grado de incertidumbre, ayudarían a establecer en forma más ajustada las probabilidades de las transiciones. El empleo de este enfoque facilitaría determinar el grado de irreversibilidad de cada estado y plantear prácticas de restauración más específicas para cada estado.

Si bien el fuego es considerado como un factor modulador de los bosques Andino-Patagónicos en la actualidad, para el sitio ecológico estudiado (el fondo de valle) sólo produciría cambios perdurables si se combina con otros factores de disturbio antrópicos (e.g., sobrepastoreo), o si los incendios son muy recurrentes (Cavallero 2012). Un manejo silvopastoril sustentable requeriría no sólo de una extracción de madera o leña periódica equivalente a lo que el bosque produce, sino también considerar la necesidad de favorecer el rebrote de los individuos cortados o de plantar renuevos de ñire que permitan compensar la pérdida de individuos por muerte natural o por corta. La fase de instalación de los renuevos (por rebrote o plantación) es una fase sensible al efecto del ganado (ramoneo y pisoteo), por lo que se requiere excluirlo o proteger las nuevas plantas hasta que logren un tamaño que les permita evitar el daño del ganado.

La cuantificación de la factibilidad de adopción, por parte de los productores, de

cada una de las prácticas para lograr las transiciones positivas excede los alcances de este estudio. Esta factibilidad depende de las condiciones socioeconómicas de la región y de los productores, de aspectos vinculados a los mercados internacionales, de las condiciones ambientales (e.g., climáticas) y del marco regulatorio (e.g., Ley 26.331 de Presupuestos Mínimos de Protección Ambiental de los Bosques Nativos), entre otros factores. Por lo tanto, dicha factibilidad estará sujeta a cambios espaciales y temporales. La producción de plantines de ñire ha ido incrementando en la región, pero es dificultosa debido a que la producción de semillas es fluctuante. La etapa más cara y técnicamente más dificultosa es, sin embargo, la protección de los plantines en el potrero. La clausura total del lote en recuperación es una práctica no aceptada aún por los productores, que pierden superficie que podrían destinar a pastorear, mientras que la protección individual no se ha mostrado efectiva aún, a pesar de los diversos ensayos realizados (Sarasola, Hansen, Peri, comunicación personal). Las técnicas descritas en el MEyT podrían ser de utilidad para establecer incentivos normativos y económicos para aumentar la factibilidad de prácticas que faciliten las transiciones positivas.

Consideramos que los MEyT en general, y el propuesto, en particular, son herramientas útiles que integran teoría y práctica, facilitan la discusión entre expertos y permiten sintetizar y explicar el conocimiento sobre los cambios que sufren estos sistemas por diferentes manejos o disturbios, y sobre las potenciales transiciones de degradación y recuperación. También proporcionan una perspectiva a largo plazo. Además, la detección de fases de riesgo (pre-umbral/es) resulta clave para el manejo sustentable de los ecosistemas, ya que permite prevenir las transiciones entre estados y, por ende, la ocurrencia de estados altamente degradados (Briske et al. 2006; Bestelmeyer et al. 2010). El MEyT es de especial utilidad como herramienta para el manejo adaptativo, y se puede utilizar como un elemento didáctico que le permite al productor visualizar hacia dónde se encamina su sistema productivo en función de sus decisiones, y adaptarlas con el conocimiento que va adquiriendo con su manejo. Esto, a su vez, permite ajustar y mejorar de manera permanente este tipo de modelos.

En el marco de la Ley 26331, por ejemplo, los MEyTs nos permiten anticipar cambios, redirigir el sistema hacia los estados deseados

mediante prácticas específicas y evaluar los costos de dichas prácticas. Será importante, sin embargo, considerar el nivel de incertidumbre de las diferentes transiciones y emplear el manejo adaptativo para ajustar las mismas. De este modo, el MEyT permitiría anticipar mecanismos para el logro de la sustentabilidad económica, productiva y ambiental de los sistemas vigentes o propuestos; también permitiría un análisis más objetivo de la necesidad de subsidios u otras herramientas para una implementación más efectiva de las políticas públicas.

AGRADECIMIENTOS. A A. Cardozo, N. Hansen, A. von Müller y M. Mermóz por los aportes en las discusiones del taller; a P. Lagorio por la colaboración en los gráficos y a MV. Lantschner por la confección del mapa anexo. El taller de expertos se realizó gracias al aporte de los Proyectos del INTA PNFOR 1104081 y PRET 1281101 y del Proyecto OpenNESS (Unión Europea, Programa Marco 7, Contrato N° 308428). A los evaluadores y la Editora asistente que con sus aportes mejoraron considerablemente la calidad del manuscrito.

## REFERENCIAS

- Allan, C., and G. Stankey. 2009. Adaptive environmental management. A practitioner's guide. Springer. Pp. 345.
- Archer, S. 1989. Have southern Texas savannas been converted to woodlands in recent history. *Am Nat* **134**:545-561.
- Archer, S., C. Sifres, and C. Bassham. 1988. Autogenic succession in a subtropical savanna: Conversion of grassland to thorn woodland. *Ecol Monogr* **58**:111-127.
- Allen, C. 2007. Interactions across spatial scales among forest dieback, fire, and erosion in northern New Mexico landscapes. *Ecosystems* **10**:797-808.
- Arqueros, X. 1999. Caracterización de los bosques de ñire del paraje Trompul y del manejo que realizan los pobladores para proveerse de leña. PNL, Provincia de Neuquén, Argentina. Tesis de Intensificación. Universidad de Buenos Aires, Buenos Aires, Argentina. Pp. 52.
- Bestelmeyer, B., J. Brown, K. Havstad, R. Alexander, R. Chávez, and J. Herrick. 2003. Development and use of state-and-transition models for rangelands. *J Range Manage* **56**:114-126.
- Bestelmeyer, B., K. Moseley, P. Shaver, H. Sánchez, D. Briske, and M. Fernández-Giménez. 2010. Practical Guidance for Developing State-and-Transition Models. *Rangelands* **32**:23-30.
- Bestelmeyer, B. 2015. National Assessment and Critiques of State-and-Transition Models: The Baby with the Bathwater. *Rangelands* **37**:125-129.
- Boelcke, O. 1957. Comunidades herbáceas del norte de Patagonia y sus relaciones con la ganadería. *Revista de Investigaciones Agrícolas. Serie Fitogeográfica*. N° 5, **11**:1-98. Instituto de Botánica Darwinion.
- Blackhall, M., E. Raffaele, and T. Veblen. 2008. Cattle affect early post-fire regeneration in a *Nothofagus dombeyi*-*Austrocedrus chilensis* mixed forest in northern Patagonia, Argentina. *Biol Cons* **141**:2251-2261.
- Bran, D., and J. Ayesa. 1999. Estructura de un matorral de ñire y su regeneración inicial. En: INTA, CIEFAP. Seminario Taller Criterios de utilización de ñirantales. Trevelin, Argentina.
- Briske, D., and J. Richards. 1994. Physiological responses of individual plants to grazing: current status and ecological significance. Pp. 147-176 *en* M. Vavra, W. A. Laycock, and R. D. Pieper (eds.). *Ecological implications of herbivory in the West*. Society for Range Management, Denver.
- Briske, D., S. Fuhlendorf, and F. Smeins. 2003. Vegetation dynamics on rangelands: a critique of the current paradigms. *J App Ecol* **40**:601-614.
- Briske, D., S. Fuhlendorf, and F. Smeins. 2006. A unified framework for assessment and application of ecological thresholds. *Rangeland Ecol Manage* **59**:225-236.
- Cardozo, A. 2014. Estrategias socio-productivas de establecimientos ganaderos del sudoeste de la provincia de Río Negro, Argentina. Tesis de Magister en Desarrollo Rural, Universidad de Buenos Aires, Buenos Aires, Argentina.
- Caudle, D., J. Di Benedetto, M. Karl, H. Sánchez, and C. Talbot. 2013. Ecological site descriptions. Handbook for rangelands. Interagency Ecological Site, USA.
- Cavallero, L. 2012. Heterogeneidad ambiental y dispersión de semillas en comunidades de distinta edad post-fuego del noroeste de Patagonia. Tesis doctoral, Universidad Nacional del Comahue, Río Negro, Argentina. Pp. 266.
- Cavallero, L., D. López, E. Raffaele, and M. Aizen. 2015. Structural-functional approach to identify post-disturbance recovery indicators in forests from NW Patagonia: a tool to prevent state transitions. *Ecol Ind* **52**:85-95.
- Chapin, F., C. Folke, and G. Kofinas. 2009. A framework for understanding change. Pp. 3-29 *en* F. Chapin, G. Kofinas and C. Folke (eds). *Principles in ecosystem stewardship. Resilience-based natural resource management in a changing world*. Springer.
- Cingolani, A. M., I. Noy-Meir, and S. Díaz. 2005. Grazing effects on rangeland diversity: A synthesis of contemporary models. *Ecol Appl* **15**:757-773.
- Conroy, M., M. Runge, J. Nichols, K. Stodola, and R. Cooper. 2011. Conservation in the face of climate change: The roles of alternative models, monitoring, and adaptation in confronting and reducing uncertainty. *Biol Conserv* **144**: 1204-1213.
- Damascos, M. A., and G. Gallopín. 1992. Ecología de un arbusto introducido (*Rosa eglanteria* L., *Rosa rubiginosa* L.).

- Riesgo de invasión y efecto en las comunidades vegetales de la región andino-patagónica de Argentina. *Revista Chilena de Historia Natural* 65:395-407.
- D'Antonio, C., and L. Meyerson. 2002. Exotic plant species as problems and solutions in ecological restoration: a synthesis. *Restor Ecol* 10:703-713.
- Díaz, S., S. Lavorel, S. McIntyre, V. Falczuk, F. Casanoves, D. G. Milchunas, C. Skarpe, G. Rusch, M. Sternberg, I. Noy-Meir, J. Landsberg, W. Zhang, H. Clark, and B. D. Campbell. 2006. Plant trait responses to grazing, a global synthesis. *Global Change Biol* 12:1-29.
- Didham, R., J. Tylianakis, N. Gemmill, T. Rand, and R. Ewers. 2007. Interactive effects of habitat modification and species invasion on native species decline. *Trends Ecol Evol* 22:489-496.
- Foster, D., D. Knight, and J. Franklin. 1998. Landscape patterns and legacies resulting from large, infrequent forest disturbances. *Ecosystems* 1:497-510.
- Gallopin, G., C. Martín, and M. Mermóz. 2005. Impacto de la ganadería en la cuenca del Río Manso Superior. Parte I: Bosque de ñire con laura. *Anales de Parques Nacionales*. Tomo XVII:9-36.
- Grime, J. 2001. *Plant strategies, vegetation processes and ecosystem properties*. Wiley and Sons. New York. Pp. 419.
- Hobbs, R., and H. Mooney. 1986. Community changes following shrub invasion of grassland. *Oecologia* 70:508-513.
- Hobbs R., and K. Suding. 2008. *New models for ecosystem dynamics and restoration*. Island Press.
- Hobbs, R., and K. Suding. 2013. *New Models for Ecosystem Dynamics and Restoration*. Society for Ecological Restoration International. Island Press. Pp. 366.
- Hansen, N., M. Fertig, M. Escalona, L. Tejera, and W. Opazo. 2008. Ramoneo en regeneración de ñire y disponibilidad forrajera. *Actas EcoNothofagus*. Esquel, Argentina.
- Hansen, N., M. Fertig, and L. Tejera. 2008. Silvopastoreo en ñire. *Patagonia Forestal* Mar:7-9.
- Holling, C. 1973. Resilience and stability of ecological systems. *Annu Rev Ecol Syst* 4:1-23.
- Jeltsch, F., S. Milton, W. Dean, and N. van Rooyen. 1997. Analysing shrub encroachment in the southern Kalahari: a grid-based modelling approach. *J Appl Ecol* 34:1497-1508.
- Kitzberger, T., and T. Veblen. 1999. Fire-induced changes in northern Patagonian landscapes. *Landscape Ecol* 14:1-15.
- Kitzberger, T., and E. Raffaele. 2005. Variable community responses to herbivory in fire-altered landscapes of northern Patagonia, Argentina. *Afr J Range For Sci* 2:85-91.
- Laclau, P. 1997. Los ecosistemas forestales y el hombre en el sur de Chile y Argentina. *Fundación Vida Silvestre Argentina*. Bol Téc 8. Pp. 34.
- Lindenmayer, D., and R. Noss. 2006. *Salvage Logging, Ecosystem Processes, and Biodiversity Conservation*. *Cons Biol* 20(4):949-958.
- López, D. 2011. Una aproximación estructural-funcional del modelo de estados y transiciones para el estudio de la dinámica de la vegetación en Estepas de Patagonia norte. Tesis doctoral. Universidad Nacional del Comahue, Río Negro, Argentina. Pp 297.
- López, D. R., L. Cavallero, M. A. Brizuela, and M. R. Aguiar. 2011. Ecosystemic structural-functional approach of the state and transition model. *Appl Veg Sci* 14:6-16.
- López, D. R., V. Rusch, and L. Cavallero. 2013. El modelo de estados y transiciones como herramienta para la aplicación de la ley 26331. *Actas IV CFAL*, Iguazú.
- López, D. R., M. Brizuela, P. Willems, M. Aguiar, G. Siffredi, and D. Bran. 2013. Linking ecosystem resistance, resilience, and stability in steppes of N. Patagonia. *Ecol Ind* 24:1-11.
- Mac Queen, D. 2005. Time and temperance. How perceptions about time shape forest ethics and practice. International Institute for Environment and Development. Discussion Paper. Pp. 24. URL: <http://pubs.iied.org/pdfs/13507IIED.pdf>
- Marchesini, V., O. Sala, and A. Austin. 2009. Ecological consequences of a massive flowering event of bamboo in a temperate forest of Patagonia. *J Veg Sci* 20:424-432.
- Manacorda, M., and G. Bonvissuto. 2001. Uso silvopastoril de los bosques de ñire (*Nothofagus antarctica*) en Río Negro, Patagonia Argentina. *Revista Forestal Centroamericana* 35:41-44.
- McIver, J., and L. Starr. 2000. Environmental effects of postfire log-ging: literature review and annotated bibliography. Gen. Tech. Rep. PNW-GTR-486. U.S.D.A. For. Serv. Pacific Northwest RS. Pp. 72.
- Montaña, C. 1982. Las comunidades de ñire (*Nothofagus antarctica* (G. Forst. Oerst.)) de la cuenca del Río Manso Superior, Río Negro, Argentina. Tesis doctoral. Universidad de Córdoba, Córdoba, Argentina. Pp. 163.
- Peri, P. L. 2005. Sistemas silvopastoriles en ñirantales. *IDIA XXI*:245-249.
- Peri, P. L., N. Hansen, V. Rusch, L. Tejera, and L. Monelos, M. Fertig, H. Bahamonde, and M. Sarasola. 2009. Pautas de manejo de sistemas silvopastoriles en bosques nativos de *Nothofagus antarctica* (ñire) en Patagonia. *Actas I Congreso Nacional de Sistemas Silvopastoriles*. Pp. 9.
- Peters, D., B. Bestelmeyer, J. Herrick, E. Frederickson, H. Monger, and K. Havstad. 2006. Disentangling complex landscapes: new insights in arid and semiarid ecosystems. *Global Change Biol* 18:151-163.
- Raffaele, E., T. Kitzberger, and T. Veblen. 2007. Interactive effects of introduced herbivores and post-flowering die-off of bamboos in *Nothofagus* forests. *J Veg Sci* 18:371-378.
- Raffaele, E., T. Veblen, M. Blackhall, and N. Tercero-Bucardo. 2011. Synergistic influences of introduced herbivores

- and fire on vegetation change in northern Patagonia, Argentina. *J Veg Sci* **22**:59-71.
- Rumpff, L., D. Duncan, P. Vesk, D. Keith, and B. Wintle. 2011. State-and-transition modelling for Adaptive Management of native woodlands. *Biol Cons* **144**:1224-1236.
- Rusch, V., G. Rusch, A. Goijman, S. Varela, and L. Claps. 2017. Ecosystem services to support environmental and socially sustainable decision-making. *Ecol Aust*. **27**:162-176
- Rusch, V., M. Sarasola, N. Hansen, and R. Roveta. 2009. Principios generales y criterios e indicadores ambientales en sistemas silvopastoriles con ñire (*Nothofagus antarctica*). Actas I Congreso Nacional de Sistemas Silvopastoriles. Pp. 9.
- Scheffer, M., J. Carpenter, J. Foley, C. Folke, and B. Walker. 2001. Catastrophic shifts in ecosystem. *Nature* **413**:591-596.
- Scholes R., and S. Archer. 1997. Tree-grass interactions in savannas. *Ann Rev Ecol Syst* **28**:517-544.
- Seibert, P. 1982. Carta de vegetación de la región de El Bolsón, Río Negro y su aplicación a la planificación de uso de la tierra. *Documenta Phytosociologica* **2**:1-120.
- Somlo, R., M. Manacorda, and G. Bonvissuto. 1995. Manejo silvopastoril en los bosques de ñire de la región de El Bolsón. I Efectos de las diversas formas de intervención sobre la vegetación. Actas IV Jor. Forestales Patagónicas. San Martín de los Andes, Argentina. Pp. 42-55.
- Taylor, B., L. Kreamsater, and R. Ellis. 1997. Adaptive management of forests in British Columbia. Ministry of Forests - Forest Practices Branch. Pp. 88.
- Tejera, L., N. Hansen, and M. Fertig. 2005. Efecto de la cobertura arbórea y del pastoreo vacuno sobre el establecimiento de la regeneración de *Nothofagus antarctica* (G. Forst.) Oerst. Actas Congreso Nacional Forestal. Corrientes, Argentina.
- Tejera, L., N. Hansen, and M. Fertig. 2006. Efecto de la cobertura arbórea y del pastoreo vacuno sobre la regeneración de Ñire. URL: [www.inta.gov.ar/esquel/info/documentos/forestal/](http://www.inta.gov.ar/esquel/info/documentos/forestal/).
- Turner, M. 2010. Disturbance and landscape dynamics in a changing world. *Ecology* **91**:2833-2849.
- Veblen, T., T. Kitzberger, and A. Lara. 1992. Disturbance and forest dynamics along a transect in temperate ecosystems in South America. *Ecol Studies* **60**:507-520.
- Vila, A., and L. Borrelli. 2011. Cattle in the Patagonian forests: Feeding ecology in Los Alerces National Reserve. *Forest Ecol Manage* **261**:1306-13
- Westoby, M., B. Walker, and I. Noy -Meir. 1989. Opportunistic management for rangelands not at equilibrium. *J Range Manage* **42**:266-274.
- Willis, B. 1914. Northern Patagonia. Ministerio de Obras Públicas. Bs. As. Argentina.
- Zimmermann, H. 2013. Causes for the invasion success of *Rosa rubiginosa* L. in Argentina. Tesis doctoral, Martin-Luther University. Halle-Wittenberg. Alemania. Pp. 63.

## ANEXOS

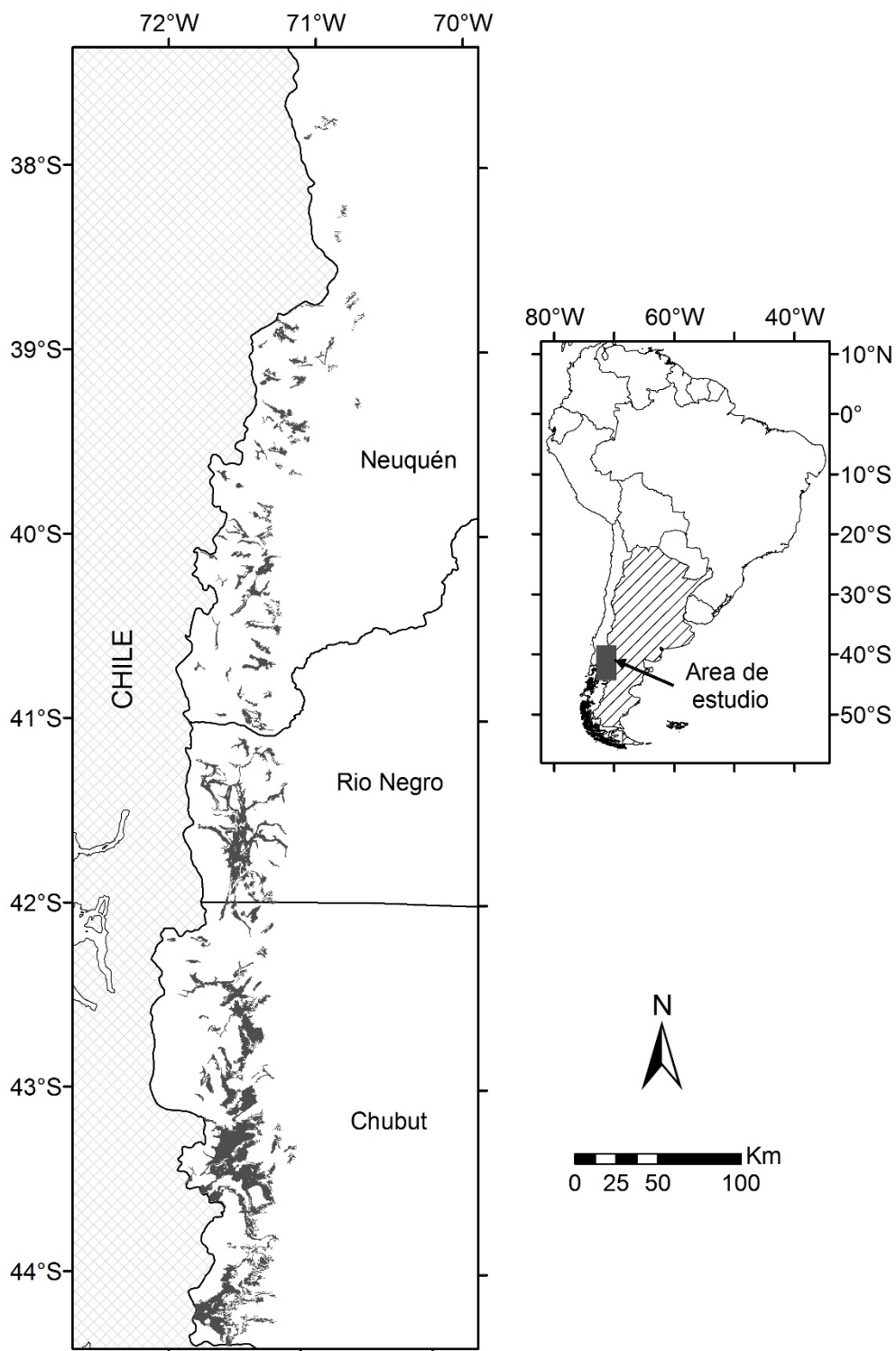
Anexo 1. Conceptos clave de los Modelos de Estado y Transición (MS&T) que se utilizan en este artículo. El enfoque y las definiciones fueron adaptados de Briske et al. (2008), Bestelmeyer et al. (2009) y Caudle et al (2013).

Annex 1. Key concepts from State and Transition Models (S&TM) employed in this article. Approach and definitions were adapted from Briske et al. (2008), Bestelmeyer et al. (2009) and Caudle et al (2013).

Sitio Ecológico	<p>Unidades o elementos del paisaje con características similares de suelo, relieve, formas geológicas y régimen climático que difiere de otras unidades en:</p> <ol style="list-style-type: none"> <li>1) La composición, la productividad y la dinámica natural de la comunidad vegetal.</li> <li>2) Las respuestas de la comunidad vegetal al manejo y a los disturbios.</li> </ol> <p>Las unidades correspondientes a un sitio ecológico se repiten dentro de una misma Ecorregión o en otras. A cada sitio ecológico corresponde un ME&amp;T, con uno o más estados alternativos.</p>
Conceptos de ME&Ts	Un conjunto de comunidades vegetales correspondientes a un sitio ecológico que poseen características estructurales y funcionales dentro de rangos determinados por una dinámica en donde prevalecen procesos ecológicos particulares.
Estado	
Estado de referencia	Es el estado a partir del cual derivan todos los demás estados y fases. A menudo, para representar al estado de referencia, se considera un rango histórico o natural de variabilidad, o el conjunto de condiciones ecológicas más preferidas por una sociedad.
Fases o comunidades de un estado	Las comunidades vegetales que conforman un estado (ver Estado), la dinámica entre fases no representa un cruce de umbral (es decir, no posee limitantes biofísicas a la recuperación natural).
Fase de riesgo	Dentro de un estado, la comunidad vegetal o fase más propensa a sufrir una transición negativa a un estado alternativo. En un mismo estado puede existir más de una fase de riesgo, por ser muy susceptibles a sufrir degradación a diferentes factores de disturbio.
Transiciones negativas	Cambio a través del cual un estado se transforma en otro. Se define en base a los mecanismos o factores disparadores (e.g., factores de disturbio natural y/o antrópico) y por el umbral.
Disparadores	Eventos, factores y procesos reguladores que inician una transición negativa a un estado alternativo. Los disparadores son los factores de disturbio (e.g., pastoreo, fuego) que producen cambios estructurales-funcionales en el ecosistema.
Umbral	Nivel de los factores y procesos bióticos y abióticos modificados durante una transición negativa, que impiden (o disminuye significativamente) la recuperación autógena (sin asistencia externa) al estado anterior. El cruce de un umbral de un estado a otro determina la pérdida, o disminución significativa de la capacidad de recuperación natural hacia el estado anterior u original (i.e., se torna demasiado lenta para el lapso de manejo antrópico).
Transiciones positivas o de restauración	Prácticas, manejos o intervenciones (y lapsos de tiempos) necesarios para que un estado recupere las condiciones estructurales-funcionales del estado anterior u original.

Anexo 2. Distribución de los sitios ecológicos de ñire en el NO de la Patagonia argentina.

Annex 2. Ecological sites distribution in NW Argentinian Patagonia.



Anexo 3. Características del sitio ecológico. Descripción basada en el sitio “El Foyel”, Provincia de Río Negro (fuente: López et al. 2007).

Annex 3. Ecological site characteristics. The description is based on the site “El Foyel”, Río Negro Province.

Variable	Descripción
Topografía	Planicies
Pendiente	<5%
Altitud	600-800 m s.n.m.
Clasificación de suelos	Hapludandes ácuicos y Endocuanes típicos
Material madre	Depósitos limoarcillosos glacialacustres o paleocauces con pedregosidad; cubiertos por cenizas volcánicas
Textura	Franca a franco-limosa
Profundidad	Someros a moderadamente profundos
MO	4-6%
Drenaje	Imperfecto
Anegamiento	Frecuente/medio-intenso
Pedregosidad	10-30%
Precipitación media anual	Aproximadamente 1500 mm (concentrada en IV-IX)
Temperatura media anual	7.9 °C



Anexo 4. Descripción de los factores y niveles que definen las transiciones negativas en el ME&T de firantales del NO de la Patagonia. Las transiciones corresponden a las graficadas en la Figura 1. P: pastoreo, T: tiempo de pastoreo; F: fuego; E: extracción de madera, I: invasión de especies.

Annex 4. Description of factors and the level of these factors that trigger negative transitions in the STM of *Nothofagus antarctica* forest under silvopastoral use in north-west Patagonia. T1-T13 correspond to transitions indicated in Figure 1. P: grazing, T: time, F: fire, E: wood extraction and I: invasive species.

Transición		Pa	Tb	Fc	Ed	Ie
Unidades		Mgcal/Mcal MS forraje	Años		AB extraída (m <sup>2</sup> /ha)	
Niveles		1: Bajo (<0.9) 2: Medio (0.9-1.1) 3: Alto (>1,1)	1: Bajo <10; 2: Medio 10-70; 3: Alto 70-140 4: Muy alto: >140	1: Baja; 2: Media 3: Alta	1: Muy baja (<8); 2: Baja (8-15); 3: Media (15-25); 4: Alta (25-40); 5: M. alta (>40).	0: No disponible 1: Disponible
T1	E I (fases A)- E II	2	1-3		3	0
		2	2-4	1-2		0
T2	E I (fases A)- E III (fase cerrada)	2-3	1-3		0-1	0
T3	E II- E III (fase abierta)	2-3	2-4			0
T4	EII a EIV			1-2		0
T5	E III- E IV	3			5	0
			4			0
T6	E I- E IV	3	2-4		5	0
		2	3-4			0
		2	2-4		4-5	0
		2-3	2-4	2		0
T7	E III- E VII	3	2-4		5	0
		2-3	1-3	1-3		0
T8	E IV- E VI	3	1-4			1
T9	E IV- E V	2-3	2-4			0
		2-3	1-4		5	0
			4			0
T10	E V- E VI					1
T11	E V- E VII	2-3		1-3		0
T12	E I fase B- E IV	2-3				0
		2-3		3		0
T13	E I- E VII	2-3	3-4	2-3		0

Basado en Willis 1914 ; Rotkugel 1916 ; Tortorelli 1947 ; Bruno (datos no publicados); Rusch 1989

; Registros inéditos de APN; Veblen et al. 1992; Somlo et al. 1995; Arqueros 1999; Manacorda and Bonvissuto 2001; Gallopin et al. 2005; Kitzberger and Raffaele 2005; Rusch et al. 2009; Rusch et al. inédito; Raffaele et al. 2011; Cavallero 2012; Cavallero et al. 2015.

<sup>a</sup> Presión de pastoreo (P): relación entre la productividad forrajera aprovechable y la carga ganadera,

<sup>b</sup> Tiempo (T): transcurrido desde el impacto (en caso de fuego o corta), o de duración del impacto (para pastoreo)

<sup>c</sup> Fuego (F): se define el fuego por sus efectos. "Baja intensidad" permite el rebrote de algunas especies.

"Intensidad media" elimina algunos individuos y permite el rebrote en otros; "alta", el ñire no rebrota (en un evento o en fuegos recurrentes).

<sup>d</sup> Extracción (E): área basal removida del bosque en una corta.

<sup>e</sup> Invasión (I): la rosa mosqueta (*R. rubiginosa*) es consumida y diseminada por el ganado.

Based on Willis 1914; Rothkugel 1916; Tortorelli 1947; Bruno (datos no publicados); Rusch 1989; Registros inéditos de APN; Veblen et al. 1992; Somlo et al. 1995; Arqueros 1999; Manacorda and Bonvissuto 2001; Gallopin et al. 2005; Kitzberger and Raffaele 2005; Rusch et al. 2009; Rusch et al. inédito; Raffaele et al. 2011; Cavallero 2012; Cavallero et al. 2015.

<sup>a</sup> Grazing pressure (P): based on the relationship between above-ground net primary productivity available for cattle grazing and the nr of cattle heads/ha.

<sup>b</sup> Time (T): from the impact (in case of firre or logging) or the duration of the impact (for grazing).

<sup>c</sup> Fire (F): the degree of impact is defined based on the effects. "Low intensity" enables resprouting of some species. "Intermediate intensity" kills some tree individuals, and allow resprouting of others; "high intensity", no *Nothofagus antartica* resprout, either after one fire event or several recurrent fires).

<sup>d</sup> Wood extraction (E): amount of *N. antarctica* basal area removed.

<sup>e</sup> Invasion (I): colonization of *Rosa rubiginosa* (consumed and disseminated by cattle

Anexo 5. Valores cuantitativos de las principales variables de estado. s/d: sin datos.

Annex 5: Quantitative values for main state variables. s/d: no data.

Estado	E1 - Fases I			E1 - Fases II				E II	E III	EIV	E V	E VI	EVII
Fase/Variable	Cerrada	Semicerrada	Semiabierto	Matorral	Bosque joven	Bosque mixto cerrado	Bosque abierto o semiabierto						
Área basimétrica (m <sup>2</sup> /ha)	50-70	30-60	20-40	0	35-70		13-20	<25	45-60 -	<8	<8	0	0
Cobertura estrato arbóreo (%)	60-85	variable	25-45	40-85	55-90	50-85	30-40	0-30	50-65	0-15	0-10	0	0
Cobertura estrato arbustivo (%)	20-80	variable	30	0,5-10	5-25			0-10	0-10	0-10 (7-40 con chapel)	20-30 (7-40 con chapel)	60 (25-80)	0
Cobertura estrato herbáceo (%)	10-20	variable	variable	0,5-15	5-10		60 (40-82)	Reciente 20-40 Antiguo 60-80	45-60	70-85 degradada 35-60; hasta 95 con chapel	50-60 hasta 95 con chapel	60 (40-90)	20-40
Cobertura caña (%)	20-80	variable	30-60	0-15	5-30	<5	<5	1-15	0	0	0	0	0
Regeneración de arbóreas (plántulas/ha)	0-170	1400	8000	0-1500	0	variable	0	0	0	0	0	0- variable <10/ha	0
Riqueza especies nativas	10-35			s/d	s/d	s/d	35-50	21	16	14	20 con chapel	21	s/d
Riqueza arbustivas	6.4 (4-9)			s/d	10.5 (9-14 )			7	6	0-6 (6 en arbustales)	2, 3-6 con chapel	1-2	0
% exóticas	0-5			0	0	s/d	25-45	25	50	65	45 con chapel	30	s/d
Fisonomía N° de estratos	2-3			1-2?	2	2	3	3	2-3	2	2	2	1