



UNIVERSIDAD NACIONAL DEL SUR

TESIS DOCTOR EN BIOLOGÍA

**CLAVES ECOLÓGICAS PARA LA RESTAURACIÓN DE UN
PASTIZAL NATURAL INVADIDO POR *PINUS HALEPENSIS***

YANNINA A. CUEVAS

BAHÍA BLANCA

ARGENTINA

2010

**CLAVES ECOLÓGICAS PARA LA RESTAURACIÓN DE UN PASTIZAL NATURAL
INVADIDO POR *PINUS HALEPENSIS***

Tesista: Mg. Yannina A. Cuevas

Director: Dr. Sergio M. Zalba

Tesis Doctoral

Departamento de Biología, Bioquímica y Farmacia

Universidad Nacional del Sur

Bahía Blanca

Argentina

2010

PREFACIO

Esta tesis se presenta como parte de los requisitos para optar el grado Académico de Doctor en Biología, de la Universidad Nacional del Sur y no ha sido presentada previamente para la obtención de otro título en esta Universidad u otra. La misma contiene los resultados obtenidos en investigaciones llevadas a cabo en el ámbito del Departamento de Biología, Bioquímica y Farmacia durante el período comprendido entre el 21 de junio de 2005 y el 29 de noviembre de 2010, bajo la dirección del Dr. Sergio M. Zalba, Profesor Adjunto del Departamento de Biología, Bioquímica y Farmacia.

Mg. Yannina A. Cuevas

Bahía Blanca, 29 noviembre de 2010

Departamento de Biología, Bioquímica y Farmacia

Universidad Nacional del Sur

AGRADECIMIENTOS

Quiero agradecer profundamente a todas las personas que me acompañaron y ayudaron durante el desarrollo de mi tesis. Quiero que sepan que me llena de orgullo y emoción haber podido contar con el apoyo y contención de cada uno de ustedes.

Quiero agradecer muy especialmente a mi director, Dr. Sergio Zalba, por su confianza, su entusiasmo, sus palabras y su guía a lo largo de estos años. A todo el grupo Gekko, por los proyectos, momentos y sueños compartidos y por los que vamos a seguir realizando juntos. A Néstor Cazzaniga, por su ayuda y buena predisposición.

Al Departamento de Biología, Bioquímica y Farmacia, en cuyas dependencias realicé las tareas de análisis de datos y redacción de la tesis. Al personal del Parque Provincial Ernesto Tornquist por su colaboración y por facilitarme las instalaciones para las tareas de campo. La realización de esta tesis fue posible gracias al otorgamiento de una Beca de Postgrado de CONICET.

A todos los que me ayudaron y acompañaron en los muestreos al campo, con quienes compartí muchos y muy lindos momentos: gracias Cris, Lalo, Nati Ghezzi, Anelén, Laura, Manuela, Maju y Leo. A Andrea por su colaboración constante y su aporte en la determinación de las plantas. A Maximiliano Garay por ayudarme con los análisis de las muestras de suelo. A Laura Fernández por haber confiado en mí con su tesina. A Lalo por estar siempre disponible a mis dudas y consultas.

A Nati Cozzani, Pao, Cris, Leo, Josefina y Silvana por tantos almuerzos y charlas compartidas, por hacer del labo un hogar a la hora del mediodía. A todos los amigos que me acompañaron en esta etapa, alentándome y estando siempre, lejos o cerca, pero siempre. ¡Gracias de corazón!

Quiero agradecer especialmente a mi familia tan linda, por apoyarme en los momentos más difíciles y por compartir conmigo los más felices. Muchas gracias a todos por estar siempre. Gracias mamá y papá por el esfuerzo y por los valores que me brindaron toda la vida.

RESUMEN

La invasión de ambientes de pastizal por especies leñosas implica la adición de un taxón y de una forma de vida nueva o poco frecuente, provocando impactos sobre la estructura y función de estos ecosistemas. El Parque Provincial Ernesto Tornquist (PPET) en la Sierra de la Ventana (Buenos Aires) constituye uno de los escasos relictos de pastizal pampeano en relativo buen estado de conservación. *Pinus halepensis* (pino de Alepo), especie de origen mediterráneo, ha conseguido establecerse y avanzar exitosamente sobre diversos ambientes de la reserva y en pastizales aledaños. El impacto asociado a su expansión determinó que se iniciara un plan de control mecánico para el manejo de la especie. En esta tesis se estudiaron aspectos ecológicos clave relacionados al proceso de invasión del pino de Alepo en complemento con el monitoreo de la recuperación luego del control de las áreas afectadas. Los objetivos específicos fueron: (1) analizar aspectos de la ecología reproductiva de *P. halepensis* que resulten clave para el proceso de expansión, (2) evaluar el efecto del fuego y la presión de propágulos sobre el establecimiento de pinos y (3) describir la recuperación del pastizal luego del control de los pinos y en respuesta a acciones complementarias de restauración. Mediante la combinación de muestreos a campo y experimentos al aire libre y en laboratorio se determinó la edad reproductiva mínima, la producción, liberación y potencial germinativo de las semillas, el período de reclutamiento y la supervivencia de las semillas en el suelo. Se describió la estructura etaria de dos stands de pino con diferente historia de invasión y se reconstruyeron los eventos de colonización luego de los incendios que les dieron origen. Se desarrollaron relevamientos de vegetación para caracterizar variables de recuperación de la estructura y composición de la vegetación luego de acciones de corte total y parcial y de acciones complementarias sobre las áreas clareadas (remoción de acículas, disturbio superficial del suelo, agregado de suelo). La edad reproductiva mínima fue estimada en cinco años; los picos de liberación de semillas ocurrieron en verano, con un promedio de 103,9 semillas por cono; el porcentaje de germinación fue del 90%, el peso de las semillas de 27,9 mg; la densidad de semillas sanas en el suelo fue de 61,9 semillas/m² en verano, decreciendo a 10,7 semillas/m² en primavera y permaneciendo viables en el suelo por menos de un año. Todas estas variables resultaron semejantes a los valores citados para el área nativa de la especie, excepto el peso de las semillas y la densidad de semillas en el suelo, que resultaron mayores en el PPET, reflejando posibles ventajas relacionadas con el éxito de establecimiento y el escape de depredadores naturales. A doce años del incendio de 1987 la densidad de pinos alcanzó 5500 árboles/ha y la estructura etaria del stand mostró un reclutamiento continuo luego del fuego, muy leve durante los tres primeros años y más marcado en los siguientes. También

se observó un reclutamiento continuo de renovales tras el incendio de 2003, donde la distancia a las fuentes de semillas determinó diferencias en la densidad de pinos establecidos. A casi dos años del control de pinos las áreas clareadas exhibieron aumentos en la cobertura total de la vegetación y en la riqueza específica, sin encontrarse variaciones importantes asociadas a los tratamientos complementarios sobre el suelo. La cobertura de plantas exóticas mostró un pico temporario luego de la tala de pinos pero se redujo luego a expensas del incremento en la abundancia de especies nativas. Durante el período de estudio no se pudo observar una recuperación del pH del suelo a los valores correspondientes a pastizales no invadidos. Aún considerando el corto periodo de monitoreo, los resultados obtenidos resaltan la capacidad de recuperación espontánea del pastizal pampeano serrano luego del control de los pinos. La implementación de acciones tempranas de control que alcancen la totalidad del área afectada permitiría neutralizar un problema que aparece como una de las principales amenazas para la biodiversidad y los servicios ecológicos de este ambiente.

Palabras Claves: Sierra de la Ventana, pastizal serrano, especie exótica invasora, biología reproductiva, performance reproductiva, fuego, presión de propágulos, control.

ABSTRACT

Invasion of grasslands by woody plants implies not just the addition of a new taxa but also of a new or at least of a formerly scarce life-form, leading to sound changes on ecosystem structure and functioning. Ernesto Tornquist Provincial Park (ETPP) in Ventania Mountains (Buenos Aires) is one of the scarce relicts of pampean grasslands in a relative good conservation status. *Pinus halepensis* (Aleppo pine) is a Mediterranean species that has managed to establish and spread over different habitats in this reserve and in adjacent areas. The impact associated to its expansion motivated a management plan based on mechanical control. This thesis covers key ecological features related to the invasion process complemented with the monitoring of the recovery of natural grasslands after the felling of the trees. Specific objectives included: (1) to analyze characteristics of the reproductive biology of *P. halepensis* that are central for understanding its expansion, (2) to evaluate the effects of wildfires and of propagule pressure on the establishment of pines, and (3) to describe the recovery of grasslands after clearing invaded areas and also under different complementary restoration actions. Field survey and experiments developed both at the reserve and in a laboratory were combined to assess age at first reproduction, seed production, release and germination potential, the timing of the recruitment and the survival of seeds in the soil. Age structures of two stands with different invasion history were described to understand the colonization process that originated them both after wildfires. Vegetation surveys were conducted to describe the recovery of the structure and composition of plant communities after complete and partial tree clearance, and following different complementary actions (removal of pine needles, mechanical soils disturbance, and addition of top-soil). First reproduction was estimated at five years old; seed release peaked in the summer, with a mean of 103.9 seeds per cone; germination percentage was 90%, seeds weight 27.9 mg; the density of whole seeds in the soil was 61.9 seeds/m² in the summer, decreasing to 10.7 seeds/m² in the spring and losing viability in less than a year time. All these variables were similar to those reported for the species in its native range, except for seed weight and density in the soil that were greater at ETPP, representing potential advantages related to greater establishment success and predators release. Twelve years after the 1987 fire, pines density reached 5500 trees/ha with an age structure showing a continuous recruitment after fire, particularly low in the first three years but increasing in the following ones. A continuous recruitment was also noted after the 2003 fire, with a clear relationship between plant densities and distance from seed sources. About two years after controlling pines cleared areas showed increments in total vegetation cover and in species richness, with no significant differences associated to the complementary

restoration actions that were tested. Percentage cover of alien plants showed a temporary peak after felling the trees but this was later reverted by an increase in the abundance of native plants. A recovery in soil pH to figures typical of non-invaded grasslands was not noticeable during this study. Even considering the short monitoring time, the results obtained in this thesis highlight the capacity of spontaneous recovery of mountain grasslands after controlling invasive pines. The implementation of early control actions covering all the area affected by the invasion of alien pines could neutralize a problem that appears as one of the main threats for the conservation of the biodiversity and ecological services of this ecosystem.

Keywords: Sierra de la Ventana, mountain grasslands, invasive alien species, reproductive biology, reproductive success, fire, propagule pressure, control.

INDICE

| | |
|--|-----------|
| INTRODUCCIÓN GENERAL..... | 1 |
| ÁREA DE ESTUDIO..... | 5 |
| CAPÍTULO 1. Biología reproductiva de <i>Pinus halepensis</i> en el Parque Provincial Ernesto Tornquist..... | 8 |
| Introducción..... | 8 |
| Sitio de Estudio..... | 11 |
| Métodos..... | 12 |
| Edad reproductiva mínima..... | 12 |
| Liberación de semillas: cronología y relación con variables climáticas..... | 13 |
| Caracterización y potencial germinativo de las semillas..... | 14 |
| Distribución y estado de las semillas en el suelo..... | 14 |
| Supervivencia de las semillas en el suelo..... | 15 |
| Resultados..... | 15 |
| Edad reproductiva mínima..... | 15 |
| Liberación de semillas: cronología y relación con variables climáticas..... | 16 |
| Caracterización y potencial germinativo de las semillas..... | 18 |
| Distribución y estado de las semillas en el suelo..... | 18 |
| Supervivencia de las semillas en el suelo..... | 19 |
| Discusión..... | 20 |
| Edad de maduración de los pinos, producción y liberación de semillas..... | 20 |
| Potencial germinativo y peso de las semillas..... | 21 |
| Banco de semillas del suelo: viabilidad, supervivencia y distribución..... | 22 |
| CAPÍTULO 2. Efecto del fuego sobre el reclutamiento de <i>Pinus halepensis</i> en el Parque Provincial Ernesto Tornquist..... | 25 |
| Introducción..... | 25 |
| Sitio de Estudio..... | 27 |
| Métodos..... | 28 |

| | |
|---|-----------|
| Dinámica del establecimiento de pino de Aleppo luego del incendio de 1987..... | 28 |
| Clareo de las áreas de estudio y análisis de estructura etaria..... | 28 |
| Dinámica del establecimiento de pino de Aleppo luego del incendio de 2003..... | 30 |
| Definición de las áreas y diseño del muestreo..... | 30 |
| Resultados..... | 32 |
| Dinámica del establecimiento de pino de Aleppo luego del incendio de 1987..... | 32 |
| Estructura etaria..... | 32 |
| Densidad, área basal y relación diámetro del tronco – edad..... | 33 |
| Dinámica del establecimiento de pino de Aleppo luego del incendio de 2003..... | 35 |
| Caracterización de las parcelas estudiadas..... | 35 |
| Densidad y edad de los renovales de pino en las áreas quemadas y no quemadas..... | 35 |
| Discusión..... | 38 |
| Dinámica del establecimiento de pino de Aleppo luego del incendio de 1987..... | 38 |
| Dinámica del establecimiento de pino de Aleppo luego del incendio de 2003..... | 41 |
| | |
| CAPÍTULO 3. Restauración de áreas de pastizal invadidas por <i>Pinus halepensis</i>..... | 46 |
| Introducción..... | 46 |
| Sitio de Estudio..... | 49 |
| Métodos..... | 50 |
| Tala total y parcial de pinos maduros y acciones complementarias de restauración..... | 50 |
| Análisis estadístico..... | 53 |
| Composición florística y formas de vida..... | 54 |
| Análisis del pH del suelo..... | 55 |
| Corte de renovales de pinos en áreas de recolonización post-incendio..... | 56 |

| | |
|---|-----------|
| Resultados..... | 57 |
| Tala total y parcial de pinos maduros y acciones complementarias de restauración..... | 57 |
| Cambios en el porcentaje de suelo desnudo y en la cobertura de acículas..... | 58 |
| Cambios en la cobertura de la vegetación..... | 60 |
| Cambios en la riqueza específica..... | 62 |
| Cambios en la cobertura de especies exóticas..... | 64 |
| Cambios en la composición de especies..... | 66 |
| Cambios en la cobertura de grupos funcionales..... | 69 |
| Cambios en el pH del suelo..... | 70 |
| Corte de renovales de pinos en áreas de recolonización post-incendio..... | 71 |
| Cambios en la cobertura de los restos de renovales de pino..... | 71 |
| Cambios en la cobertura de la vegetación y de grupos funcionales..... | 72 |
| Cambios en la cobertura de especies exóticas..... | 74 |
| Cambios en la riqueza específica..... | 75 |
| Discusión..... | 76 |
| Tala total y parcial de pinos maduros y acciones complementarias de restauración..... | 77 |
| Corte de renovales de pinos en áreas de recolonización post-incendio..... | 82 |
| CONCLUSIONES GENERALES..... | 84 |
| BIBLIOGRAFÍA..... | 86 |

INTRODUCCIÓN GENERAL

Las invasiones biológicas constituyen un agente fundamental de cambio global y resultan responsables de la redistribución de las especies a escala mundial (Pyšek 1998, Hobbs 2000). Se consideran uno de los principales factores de transformación de los ambientes naturales y, de esta forma, una de las mayores amenazas para la conservación de la diversidad biológica (Lodge 1993, Meffe & Carroll 1994, Vitousek et al. 1997, Williamson 1999, Mack et al. 2000, Sala et al. 2000, Hobbs & Money 2005). Las especies invasoras son aquellas que, transportadas e introducidas por el ser humano fuera de su área de distribución natural, han conseguido establecerse y dispersarse en el nuevo hábitat, superando así barreras geográficas, ambientales y de dispersión (Richardson et al. 2000). La mayoría de las especies exóticas no establecen poblaciones sustentables en los nuevos ambientes (Williamson 1996), sin embargo, las que sí lo hacen resultan responsables de profundos cambios, dado que pueden competir con las especies nativas, modificar la dinámica de las comunidades que invaden, alterar los hábitats, cambiar el régimen de disturbios y facilitar nuevas invasiones (Vitousek et al. 1987, Vitousek & Walker 1989, Mack et al. 2000, Levine et al. 2003, Mooney et al. 2005, Charles & Dukes 2007).

Entre las invasiones biológicas más significativas se destacan aquellas protagonizadas por las plantas terrestres por causar los cambios más extensivos y de mayor intensidad sobre los ecosistemas naturales (Williamson 1996, Myers & Bazely 2003). Árboles, arbustos y hierbas exóticas han demostrado su capacidad de colonizar ambientes naturales, extrayendo agua de las napas freáticas, alterando el ciclado de nutrientes, la biota del suelo y la frecuencia e intensidad de los disturbios naturales, provocando la retracción de plantas y animales nativos y/o reemplazando sistemas diversos por stands monoespecíficos (Cronk & Fuller 1995, Higgins et al. 1999, Myers & Bazely 2003, Richardson & Pyšek 2006). En particular, las especies forestales han sido frecuentemente introducidas con diversos fines, como la explotación maderera, la construcción de cortinas contra el viento, la estabilización de los suelos o para “mejorar” el paisaje, cubriendo millones de hectáreas en todo el mundo (Mack et al. 2000, Le Maitre et al. 2002). Debido a su importancia económica, la introducción a gran escala de plantaciones de coníferas resulta uno de los casos mejor documentados (Richardson & Rejmánek 2004). La facilidad de crecer en ambientes secos y con pocos nutrientes, sumada a la activa dispersión por el hombre, han permitido que varias especies de este grupo se vuelvan importantes invasoras (Richardson 1998, Richardson & Higgins 1998, Ledgard 2001, Richardson & Rejmánek 2004, Simberloff et al. 2010).

El género *Pinus* incluye varias de las especies de coníferas con mayor potencial de invasión en todo el mundo, registrando al menos 21 especies problemáticas (Richardson & Rejmánek 2004). Si bien el rango original de distribución del género estaba confinado a regiones de América del Norte y Central, Europa y Asia, numerosas especies fueron introducidas e invadieron extensas regiones del Hemisferio Sur, incluyendo países como Argentina, Chile, Colombia, Nueva Zelanda, Brasil, Australia, Uruguay, Venezuela y Sudáfrica, modificando extensas áreas de pastizales, arbustales y bosques (Richardson & Higgins 1998, Ledgard 2001, Simberloff et al. 2002, Zalba & Villamil 2002, Ziller & Galvão 2002, Williams & Wardle 2005, Sarasola et al. 2006, Peña et al. 2008, Simberloff et al. 2010).

Los primeros registros de introducción de coníferas en Argentina se remontan al año 1813 (Pérez Castellano 1968 en Simberloff et al. 2010), inicialmente como especies de uso ornamental y más tarde con propósitos forestales. Según Bercovich (2000) los bosques implantados con especies exóticas de rápido crecimiento cubrían en el país a principio de este siglo un área total superior a las 790.000 ha, estando representadas más de la mitad de estas plantaciones por especies del género *Pinus* (*P. elliotii* y *P. taeda* principalmente). Es hacia el año 1988 que se reportan en Argentina los primeros registros de invasión a partir de plantaciones de coníferas (Richardson et al. 1994), problemática que en el presente afecta numerosas y extensas áreas de pastizales naturales de la región pampeana, así como áreas de selva paranaense y de bosques y estepa patagónica (Simberloff et al. 2002, Zalba & Villamil 2002, Sarasola et al. 2006, Nuñez et al. 2008, Simberloff et al. 2010, Inbiar 2010).

En la región pampeana de Argentina, la mayor parte de las plantaciones de coníferas fueron establecidas entre los años 1930 y 1960 a partir de introducciones asociadas a la producción y comercio de plantaciones forestales y de plantas ornamentales, forestación al borde de rutas y caminos, estabilización de dunas o como especies de sombra. Cuatro especies han sido citadas como invasoras agresivas en pastizales templados de nuestro país: *Pinus elliotii*, *P. pinaster*, *P. halepensis* y *P. radiata* (Inbiar 2010). La primera coloniza pastizales en la Mesopotamia Argentina (Zalba 2010); *P. pinaster* establece poblaciones espontáneas a partir de forestaciones en dunas costeras del sudeste bonaerense (Isacch & Maceira 2008, Celsi et al. 2010); mientras que las dos últimas especies invaden áreas de pastizales en las Sierras Australes de la provincia de Buenos Aires (Zalba & Villamil 2002).

Los pastizales pampeanos resultan particularmente sensibles a la invasión de plantas exóticas (Chaneton et al. 2002). Además, en estos ambientes, como en otros ecosistemas

de pradera, la introducción de árboles no implica solamente la adición de un nuevo taxón, sino también la de una forma de vida completamente nueva o poco frecuente (Richardson 1998). Las especies leñosas producen sistemas radiculares profundos que alcanzan depósitos de agua subterráneos, no accesibles a la vegetación nativa, alterando el régimen hidrológico (Görgens & van Wilgen 2004), movilizan minerales alterando la estructura y composición química de los suelos (Jobbagy & Jackson 2003, Amiotti et al. 2007), sustituyen rápidamente la vegetación nativa, poco o nada tolerante a la sombra y modifican la frecuencia y/o intensidad de los incendios sobre los pastizales (Richardson & Higgins 1998).

El bioma Pampa comprende los pastizales naturales del centro-este de Argentina, todo el territorio de Uruguay y el extremo sur de Brasil y constituye una de las regiones de pastizales templados más grande del mundo, con una superficie aproximada de 700.000 km² (Bilenca & Miñarro 2004). Luego de la colonización europea, la región se convirtió progresivamente en una de las principales áreas de producción agropecuaria del mundo, lo que resultó en cambios profundos en el paisaje, en impactos significativos sobre la biodiversidad y en el empobrecimiento de los suelos (Bertonatti & Corcuera 2000). En Argentina, sólo un pequeño porcentaje del área original de pastizales naturales persiste en un relativo buen estado de conservación, en muchos casos como pequeños fragmentos relictuales de pastizal serrano, humedales y dunas costeras. Menos del 0,3 % de la superficie de pastizales está incluida en algún tipo de área protegida y las zonas de praderas naturales por fuera de ellas son mínimas, ya que por la aptitud de los suelos y su clima benigno han sido transformadas para la agricultura y ganadería (Bilenca & Miñarro 2004).

El Parque Provincial Ernesto Tornquist, dentro del Sistema Ventania (Buenos Aires), constituye una de las escasas áreas protegidas del país dedicada a la conservación de pastizales pampeanos (Fiori et al. 1997, Bertonatti & Corcuera 2000, Bilenca & Miñarro 2004, Chebez 2005, Di Giacomo 2005). Uno de los graves problemas que enfrenta esta reserva en la actualidad es la propagación de especies exóticas, incluyendo caballos cimarrones y plantas leñosas, que han conseguido establecerse y prosperar, provocando impactos negativos sobre la biodiversidad nativa. El pastoreo de los caballos cimarrones modifica la estructura y composición vegetal, aumentando la densidad de arbustos y la cobertura de suelo desnudo y favoreciendo la dispersión de especies vegetales exóticas (Loydi & Zalba 2009, de Villalobos & Zalba 2010). Por su parte, la invasión de especies leñosas como la retama (*Spartium junceum*), la retamilla (*Genista monspessulana*), el cerezo de Santa Lucía (*Prunus mahaleb*) y los pinos (*Pinus halepensis* y *P. radiata*) afectan

la riqueza y diversidad de las comunidades de flora y fauna nativa (Zalba 2001, Zalba & Villamil 2002, Rodríguez Rey & Zalba 2003, Zalba et al 2003, Zalba & Cozzani 2004, Amodeo & Zalba 2008, Sanhueza & Zalba 2008, Cuevas & Zalba 2010). Específicamente, el pino de Alepo o pino tosquero (*P. halepensis*), ha ampliado significativamente su distribución dentro de la reserva y constituye una de las máximas prioridades de manejo en el área (Fiori et al. 1997, Zalba & Villamil 2002). Desde el año 2000 se ha establecido un plan de control mecánico para el manejo de la especie que tiene por objetivo principal la recuperación de los ambientes naturales afectados por esta invasión (Cuevas 2005, Zalba et al. 2009, Cuevas & Zalba 2010).

La problemática del avance de pinos en el Parque Tornquist plantea una excelente oportunidad para estudiar aspectos ecológicos clave asociados al proceso de invasión en complemento con la implementación de un plan de manejo de los árboles que permita recuperar las áreas naturales afectadas. Es en este contexto que se desarrolla la presente tesis. En el primer capítulo se abordan aspectos relacionados con la ecología reproductiva de *Pinus halepensis* dentro de la reserva que resultan clave para su manejo: la edad reproductiva mínima; la producción, liberación y potencial germinativo de las semillas; el periodo de reclutamiento y la supervivencia de las semillas en el banco del suelo. De acuerdo a estas características se discute si la capacidad invasora del pino de Alepo está relacionada con una mejor performance reproductiva en el área invadida con respecto a los antecedentes conocidos para bosques dentro de su rango nativo de distribución. En el segundo capítulo se estudia el rol que desempeña el fuego sobre el reclutamiento de pinos en los ambientes naturales de la reserva. Complementariamente se analiza si existen variaciones en el establecimiento de pinos invasores en respuesta a la presión de propágulos y/o a la distancia de las fuentes de semillas. Finalmente, el tercer capítulo expone aspectos relacionados con la recuperación de las áreas de pastizal invadidas, luego de la remoción de pinos y de la aplicación de acciones complementarias de restauración. Se miden variables relacionadas con la recuperación de las áreas en el tiempo, incluyendo la estructura y la composición de la vegetación, así como la acidez y el grado de exposición del suelo.

ÁREA DE ESTUDIO

El Parque Provincial Ernesto Tornquist (PPET) abarca unas 6700 ha y fue creado en el año 1958. Se ubica en la zona central del Sistema Curamalal - Ventana ($38^{\circ}00'$ - $38^{\circ}07'$ S y $61^{\circ}52'$ - $62^{\circ}03'$ O) en el sudoeste de la provincia de Buenos Aires, Argentina (Figura 1). El encadenamiento, con orientación NO-SE, presenta los cerros más elevados de la región pampeana superando los 1100 msnm, como el Cerro Ventana, declarado Monumento Natural en el año 1995 (Frangi & Bottino 1995, Kristensen & Frangi 1995).



Figura 1. Área de cobertura del bioma Pampa. En detalle ubicación del PPET en el cuadrante SO de la provincia de Buenos Aires, Argentina.

Fitogeográficamente la región pertenece al Distrito Austral del Pastizal Pampeano. La vegetación dominante es la estepa de gramíneas, con abundancia de especies de los géneros *Stipa sensu lato*, *Piptochaetium*, *Festuca* y *Briza* (Cabrera 1976, Frangi & Bottino 1995, Long & Grassini 1997). La región no presentaba especies arbóreas nativas antes de la colonización europea o éstas eran sumamente raras (Parodi 1942), reduciéndose a bosquecillos de chañares (*Geoffroea decorticans*) y molles (*Schinus* sp.) en algunas faldas

de las sierras (Cabrera 1938) y ejemplares de sauce colorado (*Salix humboldtiana* var. *humboldtiana*) en el borde de arroyos (Dawson 1967). El clima es templado, con una temperatura media anual de 14°C (Burgos 1968) y las precipitaciones promedian los 930 mm anuales, según registros de los últimos quince años, siendo parte de la primavera (octubre) y el verano (diciembre a marzo) las épocas más lluviosas (datos aportados por el Parque Tornquist).

Las características particulares del relieve serrano y los meso y microclimas asociados resultan en una importante concentración de especies, muchas de ellas endémicas, convirtiendo a las sierras en una “isla de biodiversidad” como sugieren Kristensen & Frangi (1995). Entre los endemismos de Ventania se cuentan más de quince taxones vegetales, incluyendo *Festuca ventanicola*, *Mostacillastrum ventanense*, *Plantago bismarckii* y *Polygala ventanensis* (Long & Grassini 1997). La fauna silvestre incluye dos reptiles endémicos: la culebra de las sierras (*Ligophis elegantissimus*) y la iguana de cobre (*Pristidactylus cashuatiensis*) (Pérez & Grassini 1997). Entre los mamíferos nativos que habitan el PPET se cuentan el zorro gris (*Lycalopex gymnocercus*), el zorrino común (*Conepatus chinga*), el hurón menor (*Galictis cuja*) y el guanaco (*Lama guanicoe*). Con respecto a las aves, se han citado unas 126 especies para la región de Sierra de la Ventana (Doiny Cabré & Lejarraga 2007). Algunas son de especial interés de conservación, como es el caso del piquito de oro (*Catamenia analis*), el jilguero austral (*Sicalis lebruni*), el canastero pálido (*Asthenes modesta*) y el gaucho serrano (*Agriornis montana*), resultando estas dos últimas características de los sectores más elevados de las sierras (Di Giacomo 2005, Cozzani et al. 2008). Dada la importancia de la reserva desde el punto de vista de la conservación de la biodiversidad, fue incluida entre las 68 Áreas Valiosas de Pastizal (AVPs) de Argentina, Uruguay y sur de Brasil (Bilenca & Miñarro 2004). Además, por su valor ornitológico es una de las 273 Áreas de Importancia para la Conservación de las Aves (AICAs) de Argentina (Di Giacomo 2005).

Los muestreos correspondientes a esta tesis se desarrollaron principalmente sobre dos sectores con forestaciones del Parque Tornquist (Figura 2). Un sector abarca el llamado Bosque del Sismógrafo, que corresponde a una forestación mixta de pinos establecida en la década de 1960 y ubicada en el área intangible de la reserva (Fiori et al. 1997). El área se ubica sobre una pendiente suave a 550 msnm (Figura 3). El segundo sector corresponde a bosques de pinos establecidos al pie de la ladera sur-sudeste del Cerro Dr. Serrano, frente a la ruta provincial 76. Estos bosques se disponen sobre una pendiente más pronunciada, entre los 600 y 750 msnm, aproximadamente (Figura 3). Las plantaciones de coníferas en este sector fueron realizadas hacia el año 1940, originalmente de manera aislada en la base

de los cerros y al borde de la ruta (Wendorff 1946). Partes de este sector y zonas aledañas fueron afectadas por diferentes incendios en los últimos años: en enero de 1987, diciembre de 2003 y octubre de 2008 (Zalba 1995, Zalba et al. 2009, Sibert 2010).

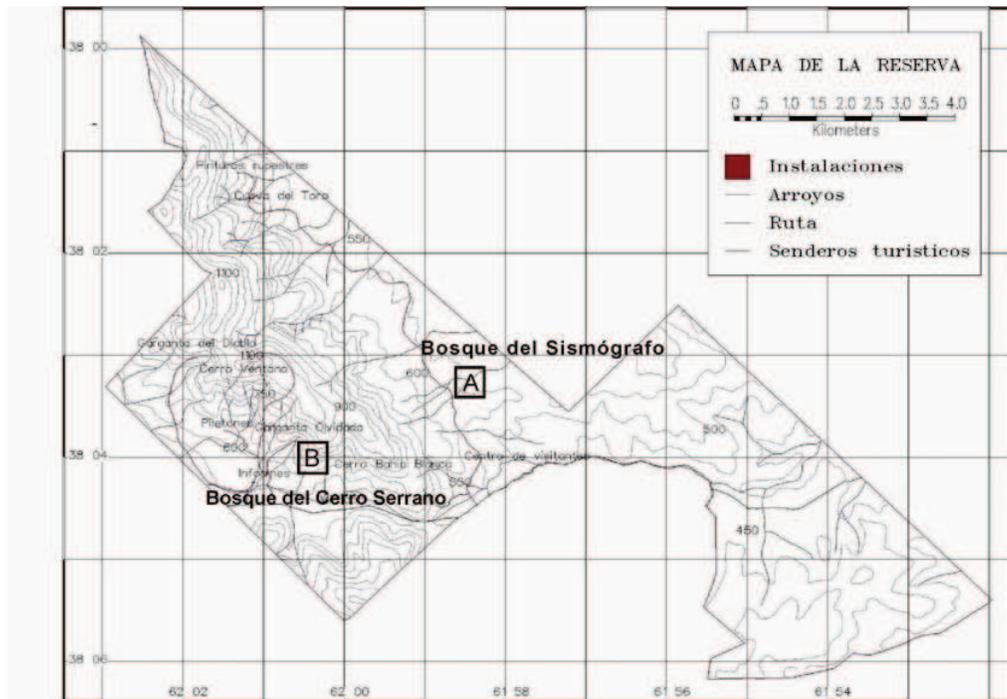


Figura 2. Mapa topográfico del PPET donde se ubican los senderos turísticos, ruta y caminos y los bosques de pino estudiados en esta tesis (A: Bosque del Sismógrafo y B: Bosque del Cerro Dr. Serrano).

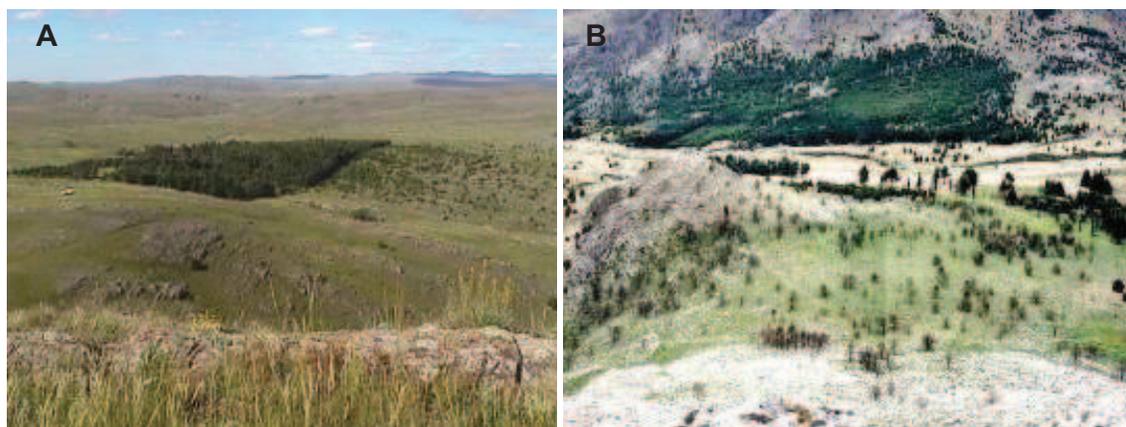


Figura 3. Aspecto de los dos sectores del Parque Tornquist donde se desarrollaron los muestreos de esta tesis. A: Bosque del Sismógrafo y B: Bosque al pie del Cerro Dr. Serrano.

CAPÍTULO 1

BIOLOGÍA REPRODUCTIVA DE *PINUS HALEPENSIS* EN EL PARQUE PROVINCIAL ERNESTO TORNQUIST

INTRODUCCIÓN

Numerosos y muy diversos son los mecanismos propuestos para explicar las razones por las que las especies exóticas consiguen establecerse e invadir nuevos hábitat (Lonsdale 1999, Levine et al. 2004, Hierro et al. 2005, Richardson & Pyšek 2006, Huffbauer & Torchin 2007, Richardson & Pyšek 2008, Cratford et al. 2009). Algunas de estas hipótesis proponen que las especies exhiben una mayor performance en los sitios donde invaden con respecto al comportamiento en su propio rango nativo (Noble 1989, Blossey & Nötzold 1995, Hierro et al. 2005). Esta “superioridad” podría responder a la ocurrencia de condiciones abióticas más favorables, a la ausencia de limitantes bióticos en el rango exótico, o a la evolución post-invasión de la habilidad competitiva (EICA) debida a las alteraciones de la presión de selección en el nuevo hábitat (Blossey & Nötzold 1995). Bajo situaciones abióticas más favorables pueden incluirse mejores condiciones climáticas (Crawley 1987) o regímenes de nutrientes que otorguen ventajas competitivas a las plantas invasoras por sobre las nativas (Shea & Chesson 2002, Daehler 2003). La hipótesis de liberación de enemigos naturales (ERH), por su parte, predice que la ausencia de controladores biológicos en el nuevo hábitat (depredadores, parásitos, patógenos) resulta en un incremento de la abundancia de la especie invasora (Maron & Vilà 2001, Keane & Crawley 2002). Si bien muchos estudios han aportado información para poner a prueba las predicciones de estas hipótesis, sólo una porción de ellos están basados en comparaciones de la performance de las especies invasoras entre su rango introducido y el nativo (Siemann & Rogers 2001, Buckley et al. 2003, Dewalt et al. 2004, Noble 1989, Hinz & Schwarzlaender 2004, Jakobs et al. 2004, Hierro et al. 2005, Ebeling et al. 2008).

La performance de una especie vegetal puede evaluarse de acuerdo al vigor de las plantas, su abundancia, producción, tasa de establecimiento y supervivencia, inversión en estructuras reproductivas y/o de defensa o respuesta a la presión de herbivoría (Edwards et al. 1998, Blair & Wolfe 2004, Hinz & Schwarzlaender 2004, Jakobs et al. 2004, Güsewell et

al. 2006, Ebeling et al. 2008). La mayor parte de las características o atributos asociados con el éxito de las plantas colonizadoras, ya sean éstas malezas en áreas disturbadas o especies invasoras de hábitat naturales, están relacionadas con aspectos de su biología reproductiva (Cronk & Fuller 1995, Rejmánek & Richardson 1996, Meyer 1998, Pyšek & Richardson 2007, Stout 2007). En general se considera que las plantas invasoras poseen periodos juveniles cortos (Richardson et al. 1994, Williamson & Fitter 1996, Rejmánek 1999); producen una mayor cantidad de frutos y/o semillas que las especies nativas del mismo género o que otras especies emparentadas (Noble 1989, Vilà & D'antonio 1998, Goergen & Daehler 2001, Ferreras & Galetto 2010); presentan periodos cortos entre eventos de producción masiva de semillas (Rejmánek & Richardson 1996); producen semillas que germinan más rápidamente, bajo un amplio rango de condiciones ecológicas (Pyšek & Richardson 2007) y en mayor porcentaje que especies nativas del género o que otras especies emparentadas (Goergen & Daehler 2001, Pyšek & Richardson 2007); producen semillas pequeñas, en gran cantidad y de rápida dispersión (Rejmánek & Richardson 1996); y desarrollan un banco de semillas de mayor magnitud (Hinz & Schwarzlaender 2004) y más persistente (Pyšek & Richardson 2007) en el sitio que invaden respecto de las áreas donde son nativas.

Varios de estos aspectos han sido abordados en el estudio de especies invasoras, tanto arbóreas y arbustivas (Meyer 1998, Buckley et al. 2003, Stout 2007, Ebeling et al. 2008, Ferreras & Galetto 2010), como herbáceas (Edwards et al. 1998, Vilà & D'antonio 1998, Radford & Cousens 2000, Goergen & Daehler 2001, Jakobs et al. 2004, López-García & Maillet 2005, Güsewell et al. 2006). Si bien los trabajos con especies leñosas representan un desafío mayor en función de la duración de sus ciclos de vida (Ebeling et al. 2008), el estudio focalizado en determinados estadios de su desarrollo resulta de gran utilidad para contribuir al entendimiento de los procesos de invasión (Buckley et al. 2003, Prati & Bossdorf 2004).

Pinus halepensis Mill. es una conífera tolerante a la sequía y de rápido crecimiento, originaria de la cuenca del Mar Mediterráneo. Su rango de distribución natural abarca el sudeste de Europa (Grecia a España), el norte de África (Libia a Marruecos) y áreas al este del Mar Mediterráneo (Israel y Chipre) (Le Houérou 1974, Barbero et al. 1998, Lavi et al. 2005). Desde mediados del siglo XIX ha sido introducida como especie forestal y ornamental en numerosos países de todo el mundo (Richardson & Higgins 1998, Richardson & Rejmánek 2004, Richardson et al. 2008). Distintos trabajos documentan su capacidad para dispersarse rápidamente desde plantaciones hacia hábitats naturales vecinos, tanto dentro como fuera de su rango natural de distribución (Richardson 2000, Lavi

et al. 2005). Así *P. halepensis* se ha convertido en una especie invasora agresiva en Australia, Nueva Zelanda, Sudáfrica, Estados Unidos (Richardson & Higgins 1998, Richardson & Rejmánek 2004) y Argentina (Zalba & Villamil 2002, Simberloff et al. 2010).

Pinus halepensis constituye, junto con *P. brutia* y *P. pinea*, una de las especies más representativas de los bosques nativos de pinos de la Cuenca del Mediterráneo (Skordilis & Thanos 1997, Habrouk et al. 1999, Izhaki et al. 2000, Thanos & Daskalaku 2000, Tapias et al. 2001, Nathan & Ne'eman 2004). Dado que los bosques naturales de esta región se encuentran amenazados por procesos de cambio en el uso de la tierra y por el sobrepastoreo del ganado (Skordilis & Thanos 1995), y por tratarse *P. halepensis* de un componente dominante de estos bosques de coníferas a bajas altitudes, numerosos son los estudios que han examinado aspectos de la ecología reproductiva de esta especie en su rango de distribución natural (Skordilis & Thanos 1997, Thanos & Daskalaku 2000, Nathan et al. 2000, Goubitz 2001, Tapias et al. 2001, Goubitz et al. 2004, Nathan & Ne'eman 2004, Ne'eman et al. 2004, Saracino et al. 2004, Moya et al. 2008), sin embargo no existen antecedentes de análisis de estas características en áreas donde la especie se comporta como invasora.

La producción de conos en *P. halepensis* suele iniciarse a pocos años del establecimiento de los árboles. A excepción de lo que ocurre con la mayoría de las especies de pino, cuyos conos femeninos maduran en dos estaciones de crecimiento, esta requiere tres periodos. Las semillas maduran al terminar la primavera y un porcentaje de los conos se abren hacia el verano, sin embargo, el resto pueden permanecer cerrados durante varios años, creando un banco de semillas persistente en la canopia (Daskalaku & Thanos 1996, Thanos & Daskalaku 2000). La propagación de la especie se basa en la liberación masiva de semillas, particularmente después de los incendios. El viento es el principal factor de dispersión, ya que las semillas son livianas y aladas, pudiendo darse un transporte secundario por animales (Nathan et al. 2000). En general el banco de semillas en el suelo es poco importante para la regeneración, en comparación con la acumulación de semillas en el interior de los conos, donde se encuentran protegidas de la acción de los depredadores y del fuego (Izhaki et al. 2000), manteniendo allí su viabilidad por largos períodos (Daskalaku & Thanos 1996).

En este primer capítulo de la tesis se estudian aspectos reproductivos de *Pinus halepensis* en un bosque dentro del Parque Provincial Ernesto Tornquist y se los compara con el comportamiento de la especie dentro de su área nativa de distribución. Se plantea la hipótesis que la capacidad invasiva de *P. halepensis* está relacionada con una mejor

performance reproductiva en el área no nativa. Para poner a prueba esta hipótesis se evalúa si en el sitio invadido la especie presenta a) una edad de maduración más temprana, b) una mayor producción de semillas, c) un intervalo de tiempo menor entre eventos de producción y liberación de semillas, d) un potencial germinativo mayor, e) un peso menor de sus semillas, f) un periodo de reclutamiento más extenso y g) una mayor supervivencia de las semillas en el suelo, con respecto a los antecedentes conocidos para bosques dentro de su rango nativo de distribución.

SITIO DE ESTUDIO

El estudio se llevó a cabo en una plantación mixta de *Pinus halepensis* y *P. radiata* (pino de Monterrey) conocida localmente como Bosque del Sismógrafo por estar frente a una base de medición sísmica (38° 02,865' S y 61° 58,708 W). La forestación se encuentra en la región interna de la reserva, distante 2 km aproximadamente del área de administración y a menos de mil metros del límite este del Parque Tornquist, accediéndose a la misma a través de un camino interno. La forestación cubre 14 ha y posee una densidad aproximada de 400-600 pinos/ha (Cuevas 2005). Los árboles fueron plantados a distancias regulares en la década de 1960, registrándose un reclutamiento espontáneo tanto dentro como fuera de los límites originales de la plantación, en el primer caso ocupando claros dejados por ejemplares caídos. La principal dirección de expansión por fuera de la plantación es hacia el sudeste, en respuesta a los vientos predominantes (Figuras 4 A y B). El pino de Alepo fue la especie que presentó un mayor reclutamiento espontáneo, tanto en los claros dentro del bosque como en el área circundante, alcanzando en este caso una abundancia setenta veces superior a la del pino de Monterrey (Proyecto de Restauración de Pastizales Naturales, Universidad Nacional del Sur-Parque Provincial Ernesto Tornquist, datos inéditos).

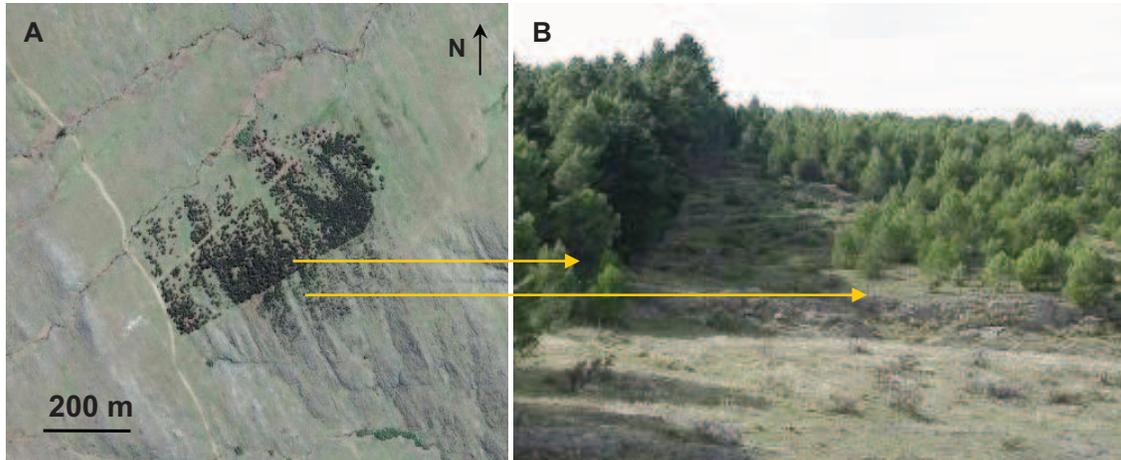


Figura 4. A: Vista área del sector del Bosque del Sismógrafo dentro del Parque Tornquist (Programa Google Earth 2010); y B: Detalle del límite entre la plantación y el área de reclutamiento espontáneo.

La vegetación que prevalece debajo del Bosque está representada principalmente por latifoliadas perennes como *Pavonia cymbalaria*, *Pffafia gnaphalioides*, *Chaptalia runcinata* y *Oxalis* spp (Loydi 2005), alcanzando valores de cobertura promedio de aproximadamente un 25% (Fernández 2010). Al efecto que implica la presencia de la forestación de pinos sobre la vegetación, se suma el pastoreo por herbívoros introducidos. Una importante cantidad de caballos cimarrones se encuentran en el área, modificando aún más la escasa presencia de vegetación nativa y favoreciendo la expansión del pino de Alepo (de Villalobos 2009).

MÉTODOS

Edad reproductiva mínima

Se analizaron los datos de 1487 pinos de Alepo establecidos espontáneamente a partir del Bosque del Sismógrafo que fueron cortados como parte de la estrategia de control que se desarrolla en la reserva. Este plan de manejo se implementa desde el año 2000 y consiste en el corte de los ejemplares de pino con motosierra o machete. Para cada árbol cortado se registra su ubicación con GPS, su tamaño (mediante medición del diámetro del tronco), su edad (por conteo de anillos de crecimiento a 20 cm del suelo) y se estima el número de conos presentes y su estado: conos inmaduros (color verde) y maduros, tanto abiertos como cerrados (coloración marrón) (Zalba et al. 2009, Figura 5). Dado que los conos de *P. halepensis* una vez abiertos permanecen por varios periodos en la canopia de los árboles,

la detección de al menos un cono abierto en un ejemplar se considera un indicador de que ya había liberado semillas al momento del corte.



Figura 5. Plan de control de pinos en el Parque Tornquist. A: Corte de árboles con motosierra; B: medición del diámetro del tronco y recuento de anillos de crecimiento y C: Estimación de la cantidad de conos en la canopia.

A partir de la información acerca de la edad (recuento de anillos de crecimiento) y del estado reproductivo de cada árbol se determinó el porcentaje de ejemplares con conos maduros por clase de edad y se determinó la edad mínima en que los árboles comienzan a producir y liberar semillas.

Liberación de semillas: cronología y relación con variables climáticas

Para evaluar la cronología de liberación de semillas se seleccionaron veinte ejemplares de *Pinus halepensis* de porte y estado reproductivo similar que formaban parte del bosque estudiado. Se realizó una caracterización de los mismos que incluyó el diámetro del tronco a la altura del pecho (DAP) y una estimación de la densidad de pinos vecinos hasta un radio de cinco metros de distancia. Para cada uno de los pinos se eligieron cinco conos maduros cerrados de longitud semejante ubicados a una altura accesible (no superior a los 2,5 m), los cuales fueron encerrados en bolsas realizadas con una tela liviana de voile blanco (Figura 6). La textura y color de la tela se eligió con el objetivo de disminuir posibles cambios en la temperatura de los conos debido a la presencia de las bolsas. Cada cono fue controlado mensualmente, recogiendo las semillas liberadas en ese periodo. Los muestreos se extendieron desde el mes de noviembre de 2001 hasta marzo de 2004, incluyendo así tres periodos estivales. Se construyó un histograma describiendo la cronología de liberación de semillas y se correlacionó la cantidad de semillas liberadas por mes (previa transformación de los datos a logaritmo natural) con los datos correspondientes de lluvia y temperatura mensual para el área de estudio, según datos obtenidos de una estación meteorológica ubicada en la reserva.



Figura 6. Cono maduro de un ejemplar de pino de Alepo encerrado en bolsa de voile para determinar el momento de apertura de las brácteas y de liberación de las semillas.

Caracterización y potencial germinativo de las semillas

Durante el verano 2002-2003 se seleccionaron al azar 100 semillas provenientes de distintos conos de los pinos que abrieron durante el ensayo de liberación de semillas. Inmediatamente después de coleccionadas se registró el ancho y largo de cada semilla con calibre manual y su peso con balanza electrónica. Las semillas fueron colocadas en cámara de germinación (cinco réplicas de 20 semillas cada una) a humedad constante con un fotoperíodo de 13 horas de luz a 20°C y 11 horas de oscuridad a 15°C, condiciones óptimas de germinación para el pino de Alepo (Skordilis & Thanos 1997). Se controló diariamente la humedad de las cajas y el estado de germinación de las semillas y finalmente se calculó el porcentaje y el tiempo medio de germinación. La germinación se consideró exitosa cuando emergía una radícula de 5-10 mm de largo

Distribución y estado de las semillas en el suelo

Se tomaron muestras de suelo del Bosque del Sismógrafo para evaluar la distribución vertical de las semillas del pino de Alepo y sus variaciones a lo largo del año. En los meses de febrero (verano), mayo (otoño), agosto (invierno) y noviembre (primavera) de 2003 se dispusieron aleatoriamente diez parcelas de 30 cm de diámetro en el piso del bosque. De cada parcela se extrajo una capa superficial de suelo de 1 cm de espesor, sumado al mantillo; y una capa subyacente más profunda de 2 cm de espesor. Con un tamiz se separaron las semillas de pino presentes, descartando las semillas correspondientes al pino de Monterrey. Se contó la cantidad de semillas sanas, vacías y rotas para las capas de suelo pertenecientes a cada parcela. Mediante un Anova Doble se evaluó la variación de la

densidad de semillas en el suelo a lo largo del año (factor estacionalidad; n=4) y según la distribución vertical (factor profundidad del suelo; n=2) utilizando el programa SPSS versión 7,5. Los datos de densidad de semillas fueron previamente transformados a la raíz cuadrada.

Supervivencia de las semillas en el suelo

La longevidad de las semillas en el suelo se estimó a partir de una muestra de 1060 semillas de pino de Alepo liberadas durante el verano 2002-2003. En primer lugar se realizó un ensayo de germinación sobre una sub-muestra de 100 semillas para evaluar el potencial de germinación al comienzo del análisis, utilizando para ello la metodología descripta anteriormente. En marzo de 2003, las 960 semillas restantes se colocaron en doce cajones conteniendo suelo previamente tamizado y agujas de pino, simulando las condiciones del suelo de un bosque. Los cajones se colocaron a la intemperie, protegidos por una malla para evitar la depredación y la llegada de nuevas semillas. El ensayo se extendió entre los meses de marzo de 2003 y 2004, registrando mensualmente la emergencia de plántulas. A medida que las semillas germinaban, las plántulas eran extraídas de los cajones. Al final del periodo se volvió a tamizar la tierra para extraer las semillas que permanecían en los cajones, las que fueron colocadas en cámara de germinación para determinar si retenían su potencial germinativo.

RESULTADOS

Edad reproductiva mínima

Más del 80% de los pinos de Alepo analizados del área de expansión espontánea del Bosque del Sismógrafo tenían una edad inferior a los diez años al momento del corte, siendo 23 años la edad del ejemplar más añoso. Los primeros conos femeninos (inmaduros) aparecen en individuos de tres años de edad y sólo el 1% de los pinos de esa edad los presentan. Los primeros conos maduros aparecen a los cinco años de edad. El 9,4% de los pinos de esa edad poseían al menos un cono maduro, porcentaje que aumentó con la edad de los ejemplares, alcanzando el 75,8% a los diez años, el 94,7% a los quince años y el 100% a los 18 años (Figura 7).

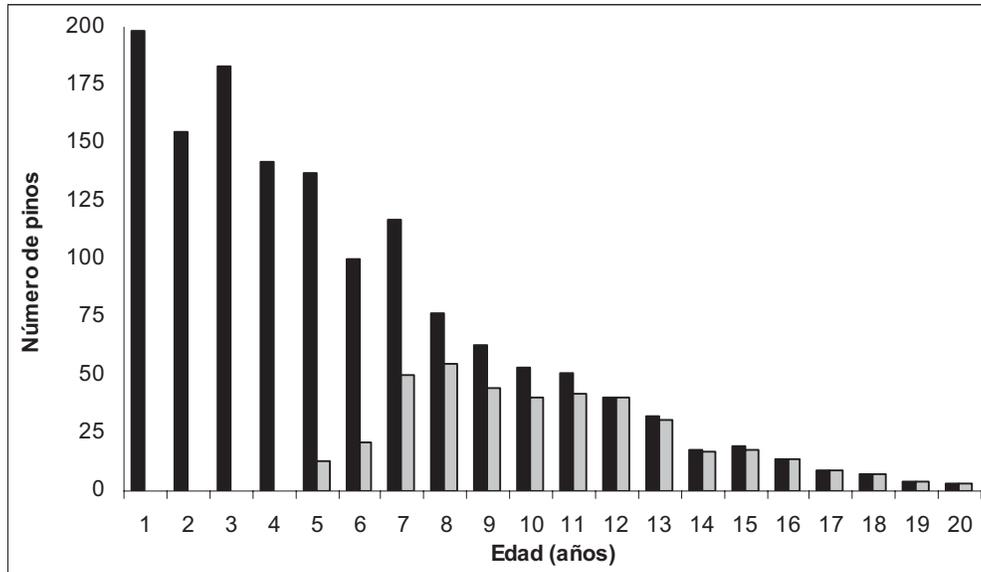


Figura 7. Número total de pinos de cada edad (barras negras) y cantidad de árboles de esa edad con conos maduros (barras grises).

Liberación de semillas: cronología y relación con variables climáticas

La densidad de pinos promedio calculada en el entorno de los árboles seleccionados fue de 422 individuos/ha (ES=70,82; n=20) y el DAP medio de los pinos estudiados resultó de 17,5 cm (ES=1,52; n=20). En cuanto a las características de los conos, éstos mostraron longitudes promedio de 10,3 cm (ES=0,2; n=100).

El 90% de los pinos estudiados mostró abiertos al menos uno de los conos seleccionados al final del periodo de estudio. En el transcurso de los 28 meses de muestreo se observaron tres picos de liberación de semillas centrados en los meses de verano (diciembre a marzo). De los 100 conos cerrados seleccionados inicialmente, el 23% abrió durante el primer verano evaluado (liberando casi el 43% del total de la lluvia de semillas registrada en el muestreo), el 28% abrió sus escamas durante el segundo verano de muestreo (representando el 53% de la lluvia de semillas total) y el 3% abrió durante el tercer verano (4% del total de semillas liberadas) (Figura 8). Los conos que abrieron completamente sus brácteas a lo largo del estudio mostraron una producción que alcanzó un promedio de 103,9 semillas por cono (ES=3,8; n=42).

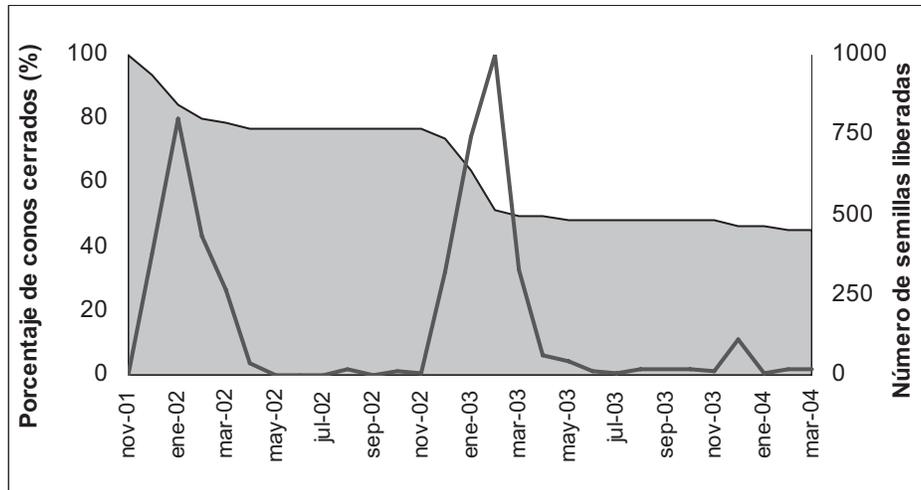


Figura 8. Porcentaje de conos cerrados (área en gris) y número de semillas liberadas (línea negra) para cien conos correspondientes a veinte árboles de *Pinus halepensis*.

La cantidad de semillas liberadas cada mes aumentó de manera significativa con la temperatura media mensual ($r=0,67$; $p=0,00008$; $n=28$; Figura 9). La temperatura media mensual mínima a partir de la cual los conos comienzan a abrir fue de $18,8\text{ }^{\circ}\text{C}$ y los picos de liberación de semillas resultaron máximos durante los meses de enero, cuando se registraron los valores máximos de temperatura en la zona. No se encontró una correlación significativa entre la cantidad de semillas liberadas por mes y las precipitaciones de ese periodo ($r=0,05$; $p=0,78$; $n=28$). Las lluvias durante los periodos de apertura de conos no superaron nunca los 110 mm mensuales.

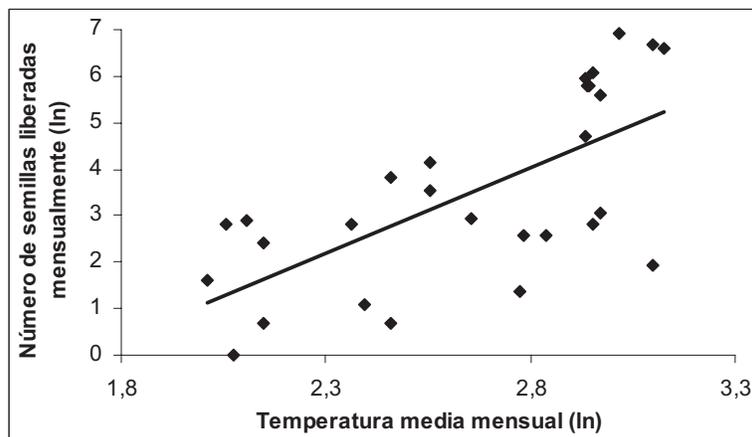


Figura 9. Análisis de correlación entre el número de semillas liberadas mensualmente de los conos de ejemplares adultos de *Pinus halepensis* y la temperatura media mensual ($r=0,67$; $p=0,00008$).

Caracterización y potencial germinativo de las semillas

Las semillas de *P. halepensis* presentaron un largo promedio de 7,04 mm (ES=0,02; n=100), un ancho de 3,93 mm (ES=0,04; n=100) y un peso medio de 27,95 mg (ES=0,88; n=100). El porcentaje de germinación de las semillas fue del 90% (ES=5; n=100) y el tiempo medio de germinación de 10,27 días (ES=0,45).

Distribución y estado de las semillas en el suelo

El número de semillas de pino en el suelo se redujo con el tiempo transcurrido desde su liberación masiva desde los conos. El análisis de varianza doble no detectó interacción entre la época del año y la profundidad del suelo en cuanto a la densidad de semillas en el bosque ($F=0,98$; $p=0,4$; $n=80$). La densidad total de semillas en el suelo resultó significativamente mayor en verano y otoño ($264,9 \pm 35,05$ y $238,6 \pm 18,3$ semillas/m², respectivamente) respecto de invierno y primavera ($151,4 \pm 30,4$ y $58,03 \pm 7,9$ semillas/m², respectivamente; $F=15,4$; $p=0,0001$; $n=80$, Figura 10). No se detectó una diferencia en la densidad de semillas entre el mantillo y el primer centímetro del suelo, respecto de los 2 cm que le siguen en profundidad ($F=1,89$; $p=0,173$; $n=80$). La proporción de semillas en la capa superior del suelo respecto del número total de semillas fue de 0,62 en verano, 0,57 en otoño, se mantuvo cercana a 0,52 en el invierno y se redujo a 0,4 en primavera.

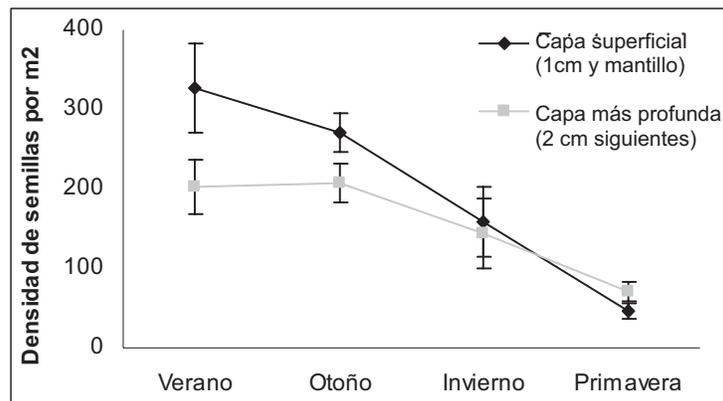


Figura 10. Variación de la densidad total de semillas en el mantillo y capa superficial y en la capa sub-superficial del suelo desde la liberación de semillas desde los conos (verano) hasta la primavera siguiente. Las barras representan los valores del error estándar.

La densidad de semillas rotas resultó superior a la de semillas vacías y sanas a lo largo de todo el año en ambas capas del suelo (Figura 11 A y B). En la capa superior y mantillo, la densidad promedio de semillas sanas se mantuvo relativamente constante durante el verano y el otoño ($61,9 \pm 15,8$ y $64,3 \pm 13$ semillas/m², respectivamente), decayendo a la

mitad durante el invierno ($32,8 \pm 18,2$ semillas/m²) y a la sexta parte durante la primavera ($10,7 \pm 4,5$ semillas/m², Figura 11 A). En el suelo más profundo, la densidad de semillas sanas se mantuvo entre 29,8 (ES=9,2), 38,6 (ES=9,05) y 31,4 (ES=14,2) semillas/m² durante el verano, otoño e invierno, respectivamente, volviéndose a detectar una disminución muy importante de la densidad de semillas en la primavera, alcanzando valores de 8,9 (ES=4,6) semillas/m² (Figura 11 B).

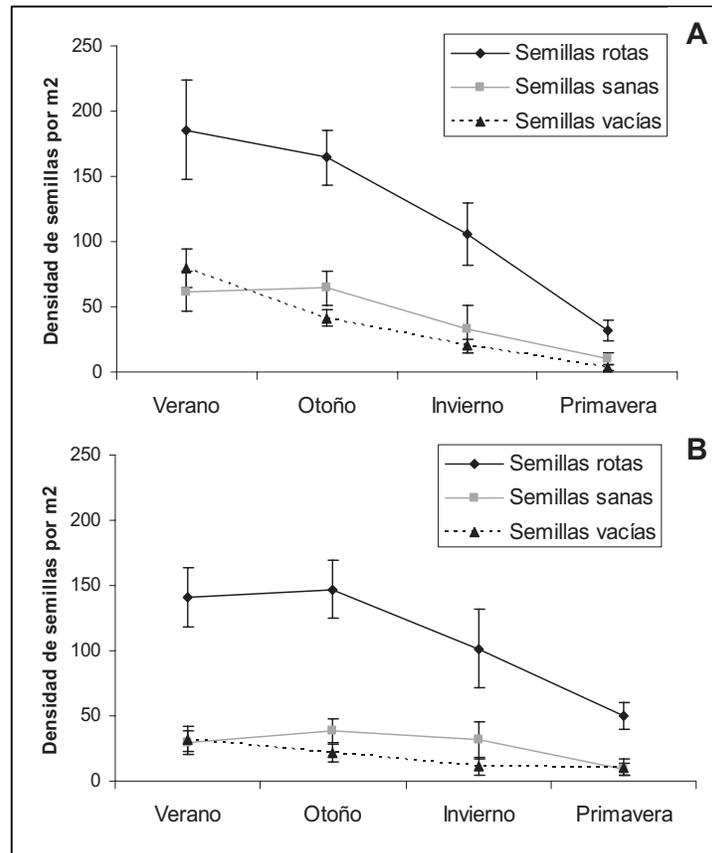


Figura 11. Densidad de semillas rotas, vacías y sanas en A: capa superior y B: capa inferior del suelo del bosque de *Pinus halepensis* para cada estación del año. Las barras representan los valores del error estándar.

Supervivencia de las semillas en el suelo

Las semillas permanecieron viables en el banco del suelo por menos de un año, observándose un único pico de germinación entre los meses de marzo y mayo (otoño), en el que germinó el 66,5% de las semillas sembradas. Este pulso de germinación coincidió con el primer período húmedo posterior a la liberación masiva de las semillas, que se da en la zona durante el mes de marzo (promedio mensual de 111,5 mm para los últimos quince años en la reserva y 85 mm para el año 2003) y con temperaturas medias todavía benignas ($18,9^{\circ}\text{C}$ de temperatura media mensual para el año 2003). Trescientas veinte semillas (el

32%) permanecían sin germinar en el suelo al cabo de un año de comenzado el ensayo y ninguna de ellas germinó al colocarlas en cámara bajo condiciones óptimas.

DISCUSION

Edad de maduración de los pinos, producción y liberación de semillas

La duración del periodo juvenil resulta ampliamente variable dentro del género *Pinus*; los periodos más cortos se registran para *P. densiflora* (dos años) y los más largos para *P. lambertiana* (40-80 años) (Thanos & Daskalaku 2000). La edad de maduración de los ejemplares de *P. halepensis* evaluados en este capítulo se produce tempranamente en su desarrollo, con una edad mínima de cinco años y se generaliza en la población a la edad de 18 años. Estos valores coinciden con los más prematuros reportados para poblaciones en la Cuenca del Mediterráneo, donde los árboles comienzan a portar conos a edades que oscilan entre los cinco y los diez años (Skordilis & Thanos 1997, Thanos & Daskalaku 2000, Tapias et al. 2001, Ne'eman et al. 2004), mientras que casi la totalidad de la población alcanza la edad reproductiva entre los 12 y los 20 años de edad (Thanos & Daskalaku 2000). Si bien la duración del periodo juvenil es una de las variables que permite discriminar las especies invasoras del género *Pinus* de las que no lo son (Rejmánek & Richardson 1996), los datos obtenidos no soportan la idea de que pueda resultar, por sí sola, un factor clave para explicar el éxito invasor de las poblaciones introducidas de *P. halepensis* en el Parque Tornquist.

La reproducción de *Pinus halepensis* incluye una estrategia dual, con conos serótinicos que se abren en respuesta a los incendios y conos no serótinicos o xeriscentes que se abren regularmente, en ausencia de fuego. Así, una parte de sus semillas se acumula en la canopia por largos periodos de tiempo, mientras que otras se liberan con regularidad aún en ausencia de incendios (Nathan et al. 1999, Goubitz et al. 2004, Nathan & Ne'eman 2004, Moya et al. 2008). En situaciones de invasión, el balance entre una liberación constante de semillas y una lluvia particularmente intensa luego de incendios que faciliten el establecimiento de plántulas, podría marcar una diferencia relevante en el éxito de colonización. El porcentaje de serotinia disminuye con la edad de los ejemplares (Goubitz et al. 2004, Ne'eman et al. 2004), de modo que la comparación de esta variable sólo resulta válida si se consideran bosques o plantaciones de aproximadamente la misma edad. Thanos & Daskalaku (2000) en Grecia reportan que stands de *P. halepensis* de doce años

mantienen el 94,6% de los conos de la producción anual cerrados; mientras que en España el porcentaje de conos seróticos (cerrados) disminuye a un 59% para bosques maduros de más de 50 años (Tapias et al. 2001). El porcentaje promedio de conos que permanecieron cerrados en el área de estudio de esta tesis alcanza un 72%, valor que resultaría intermedio en el rango mencionado por los antecedentes bibliográficos, lo que a su vez resulta razonable si se considera que la edad de los pinos seleccionados del Bosque del Sismógrafo promediaba los 35-40 años de edad. La producción promedio de semillas por cono ($103,9 \pm 3,8$) en el ambiente de pastizal invadido estudiado no evidencia grandes diferencias con las reportadas para dos stands de *Pinus halepensis* de características similares en Israel, con $102 \pm 6,8$ y $102 \pm 5,1$ semillas por cono, respectivamente (Goubitz et al. 2004). De esta forma, ni el porcentaje de serotinia ni la producción de semillas por cono bastarían tampoco para explicar el éxito invasor del pino de Alepo en el área de estudio.

La cronología de liberación de semillas en el área invadida se asemeja también a la reportada para la especie dentro de su rango nativo de distribución. En la población de pinos estudiada en este trabajo, la liberación de semillas se concentra en los meses de verano (diciembre a marzo), cuando se dan condiciones de altas temperaturas y baja humedad. Esta situación concuerda con uno de los dos patrones asociados a la apertura de conos descritos para bosques nativos de la Cuenca del Mediterráneo. En Israel, la liberación de semillas en poblaciones de *P. halepensis* suele inducirse durante cortos periodos ventosos, secos (<30 % RH) y cálidos (>35°C), conocidos como eventos Sharav, que se dan durante la primavera y el otoño (Nathan et al. 1999, Nathan & Ne'eman 2004). Por su parte, en Grecia, las condiciones xerotérmicas típicas de los meses de verano favorecen la apertura de los conos (Daskalakou & Thanos 1996, Skordilis & Thanos 1997, Thanos & Daskalakou 2000). En ambos casos, tanto en el área nativa como en el Parque Tornquist, los picos de liberación de semillas ocurren con una frecuencia anual, excluyendo, claro, las condiciones de incendio. De esta manera, la duración del periodo entre eventos de producción masiva de semillas que permiten diferenciar las especies invasoras del género *Pinus* de las que no lo son (Rejmánek & Richardson 1996), tampoco muestra una diferencia en el área invadida con respecto de la nativa.

Potencial germinativo y peso de las semillas

El porcentaje de germinación hallado para las semillas de los árboles de *Pinus halepensis* creciendo en el Parque Tornquist (90%) está incluido dentro del rango descrito para la especie en bosques nativos de Grecia; donde en condiciones óptimas de laboratorio, a una temperatura de 15-20°C, el porcentaje de germinación para estas semillas es de 80-90%

(Thanos & Skordilis 1987, Skordilis & Thanos 1995, Daskalaku & Thanos 1996, Thanos & Daskalaku 2000, Thanos 2000, Ne'eman et al. 2004). Más allá de esta homogeneidad en los porcentajes de germinación, sí detectamos diferencias en el peso de las semillas en el área de estudio ($27,95 \pm 0,88$ mg), respecto de aquellas producidas en el rango nativo de distribución de la especie. Thanos (2000) cita valores de 15 a 20 mg para semillas de árboles creciendo bajo condiciones naturales en Grecia, y una masa de hasta 28,7 mg para árboles cultivados en condiciones de vivero. Una mayor masa de semillas en el rango invadido respecto al nativo ya había sido citada para otras especies invasoras como *Cytisus scoparius* (Buckley et al. 2003). Al menos dos explicaciones podrían proponerse para explicar el mayor peso de las semillas del pino de Aleppo en el área invadida. Por un lado, los valores encontrados podrían deberse, simplemente, a diferencias genéticas en el stock original, considerando sobre todo que se trata de árboles plantados provenientes de variedades seleccionadas. En segundo lugar, las semillas mayores en el rango exótico podrían responder a una mayor asignación de recursos hacia las estructuras reproductivas, que sería posible en función de la ausencia de herbívoros especialistas que afecten a las plantas madres. Más allá de las causas de esta diferencia, interesa analizar sus posibles consecuencias sobre el éxito de las poblaciones invasoras. Como se dijo anteriormente, una mayor masa de las semillas no resultó en un aumento de la tasa de germinación respecto de los valores en el área nativa, al menos bajo condiciones de laboratorio, sin embargo, el efecto de las variaciones del peso de las semillas podría manifestarse en otros parámetros poblacionales. Por un lado, las semillas de mayor tamaño podrían proveer más reservas a las plántulas establecidas, las cuales se volverían más independientes del ambiente físico, alcanzando un mayor éxito de establecimiento. Como contrapartida, las semillas más grandes podrían resultar más susceptibles a la depredación y también verían disminuido su rango de dispersión por el viento. Para profundizar en el análisis de estas hipótesis sería importante estudiar las variaciones en la masa de las semillas a lo largo de toda el área invadida, así como desarrollar experimentos de capacidad de dispersión y de vigor de plántulas en función de variaciones en la masa de las semillas.

Banco de semillas del suelo: viabilidad, supervivencia y distribución

A diferencia de lo que ocurre con otras especies de *Pinus* para las que la germinación a campo ocurre en primavera, las semillas de *P. halepensis* no requieren estratificación, presentando un ritmo endógeno que regula la germinación durante el otoño y comienzo del invierno Mediterráneo, lo que resulta en un único evento de reclutamiento anual, acoplado a temperaturas medias de 10-12°C y precipitaciones de 60-65 mm mensuales (Skordilis & Thanos 1995, Skordilis & Thanos 1997, Izhaki et al. 2000, Nathan et al. 2000, Thanos

2000). Esto resulta en otro aspecto de la biología reproductiva de la especie compartido entre el área nativa y el área invadida evaluada, donde el pico de germinación a campo ocurrió en los meses de otoño, cuando las precipitaciones oscilan entre los 50-90 mm mensuales y la temperatura media mensual varía entre 8,5 y 12,8°C, sin que se detecten más eventos de germinación luego de transcurrido el invierno. Esta coincidencia resta evidencia a favor de una explicación para el éxito invasor basada en condiciones más favorables en el ambiente físico del área invadida.

La duración del banco de semillas del suelo en bosques de *Pinus halepensis* en su rango nativo de distribución es efímera en comparación con la del banco de semillas de la canopia (Daskalakou & Thanos 1996, Izhaki et al. 2000). La densidad de semillas en el suelo resulta muy abundante luego de un fuego (Daskalakou & Thanos 1996, Saracino et al. 1997, Nathan et al. 1999) y decrece abruptamente con el tiempo, debido en parte a la germinación que se ve favorecida por las condiciones post-incendio: agregado de nutrientes al suelo y eliminación de la cobertura vegetal que reduce la competencia por luz y agua (Rejmánek & Richardson 1996, Rejmánek 1999, Thanos 1999, Izhaki et al. 2000, Thanos 2000). En ausencia de fuego, el suelo de un bosque recibe también las semillas liberadas cuando abren los conos durante épocas de alta temperatura y escasa humedad, pero este aporte resulta mucho menor (Daskalakou & Thanos 1996, Nathan et al. 1999). Al momento de la lluvia de semillas (verano) e inmediatamente después (otoño), la densidad de semillas sanas en el estrato superior del suelo en el bosque estudiado en esta tesis alcanzó densidades de $62 \pm 9,2$ y $64 \pm 9,05$ semillas/m², respectivamente. Estos valores superan en más de treinta veces las densidades conocidas para bancos de semillas en stands nativos de *Pinus halepensis*, donde los valores al final del período de liberación desde los conos oscilan entre 1,4-2,1 semillas/m² (Daskalakou & Thanos 1996). Esta situación es semejante a la reportada para otras especies exóticas invasoras, como *Chrysanthemoides monilifera* y *Acacia longifolia*, con densidades de semillas en el rango invadido que superan en cuarenta y en setecientos veces, respectivamente, las densidades en el rango nativo (Weiss & Milton 1984 en Noble 1989). Como se discutió anteriormente, no encontramos evidencias que apoyen la posibilidad de que la mayor densidad de semillas de pino de Alepo en el área invadida se deba a un mayor porcentaje de conos no serótimos o a una mayor producción de semillas por cono. En consecuencia, es lógico suponer que la mayor densidad de semillas registrada en esta tesis responda a menores presiones de depredación respecto de lo que ocurre en la región del Mediterráneo, lo que, a su vez, podría explicar al menos en parte el éxito de la especie como invasora en el área de estudio. La depredación ha sido citada como uno de los factores responsables de la efímera presencia de semillas en el banco del suelo en bosques nativos maduros de *P. halepensis* (Nathan et al. 2000, Nathan

& Ne'eman 2004, Ne'eman et al. 2004, Saracino et al. 2004). En estas áreas, las hormigas y los roedores constituyen los mayores depredadores post-dispersión de semillas en ausencia de fuego, tomando mayor relevancia la depredación por aves bajo condiciones post-fuego (Nathan & Ne'eman 2004, Saracino et al. 2004). A pesar de que existen especies de hormigas y micromamíferos granívoros en el área de estudio (Rodríguez Rey & Zalba 2003, Pardiñas et al. 2004, Gómez Villafañe et al. 2005) y que se han citado especies de aves consumiendo semillas de pinos introducidos (Zalba 2001), la abundancia de semillas en el banco del suelo parecería indicar que la actividad de estos depredadores no resulta limitante para la abundancia de semillas de pino en el Parque Tornquist. Estos resultados difieren con lo reportado por Nuñez et al. (2008) para una forestación de coníferas exóticas en la estepa de la Patagonia Argentina, donde los depredadores de semillas nativos se comportan como importantes componentes de la resistencia biótica a la invasión. El contraste con lo registrado en el área de estudio podría responder a factores relacionados con la estructura y la composición de la vegetación, el estado fenológico de las plantas y la disponibilidad de alimento, así como con las especies de granívoros presentes y sus preferencias al momento de seleccionar las semillas.

De este modo, las diferencias en las tasas de depredación en el área nativa versus la región invadida podrían postularse como una explicación para el éxito de los pinos en esta última. Restaría explicar, sin embargo, el hecho de que *Pinus halepensis* suele exhibir un comportamiento invasor aún dentro de su área nativa de distribución, donde la teoría de liberación de enemigos naturales no podría aplicarse de manera directa. Sin embargo, esta situación podría ser la excepción que confirma la regla: los procesos de invasión reportados para la cuenca del Mediterráneo ocurren desde plantaciones forestales (Lavi et al. 2005), donde la elevada producción de semillas podría generar un efecto de saturación de los depredadores, superando su capacidad de actuar como agentes de regulación.

Los resultados obtenidos apoyan la hipótesis planteada para este trabajo: la capacidad invasiva de *Pinus halepensis* en el área de estudio estaría relacionada con una alta performance reproductiva. En particular, el mayor peso de las semillas de *P. halepensis* y su posible influencia en el establecimiento de las plántulas, sumado a la ausencia de enemigos naturales, resultarían claves para entender el avance de la especie en el ambiente de pastizales que conserva el Parque Provincial E. Tornquist y posiblemente en otros ecosistemas de pradera. El próximo capítulo agrega a este análisis la importancia de los incendios como desencadenantes del proceso de invasión en el área de estudio.

CAPÍTULO 2

EFFECTO DEL FUEGO SOBRE EL RECLUTAMIENTO DE *PINUS HALEPENSIS* EN EL PARQUE PROVINCIAL ERNESTO TORNQVIST

INTRODUCCIÓN

El fuego constituye un factor muy importante en la evolución y adaptación de la flora que compone la región Mediterránea, así como en la configuración de su paisaje, conformado por mosaicos con diferentes niveles de regeneración (Thanos 1999). La resiliencia al fuego de los ecosistemas del tipo Mediterráneo y en particular de sus bosques, resulta un aspecto que se encuentra muy bien documentado, principalmente en lo que hace a la regeneración post-fuego de stands maduros de pinos (Trabaud et al. 1985, Ne'eman et al. 1992, Thanos et al. 1996, Ne'eman & Izhaki 1998, Thanos 1999, Leone et al. 2000, Thanos & Daskalaku 2000, Trabaud 2000, Goubitz et al. 2004).

Pinus halepensis Mill. predomina en ambientes de baja altitud en la costa Mediterránea (Daskalaku & Thanos 1996). En esta especie se observan mecanismos adaptativos que han evolucionado en respuesta a los eventos de fuego. En primer término se trata de una especie que obligadamente regenera a partir de semillas, ya que el árbol adulto suele morir al ser afectado por el fuego. Es así que para su supervivencia, el pino de Alepo depende exclusivamente de su capacidad regenerativa: la producción temprana de grandes cantidades de semillas y la acumulación de una fracción de esta producción en el banco de semillas de la canopia, dentro de los llamados conos seróticos (Nathan et al. 1999, Goubitz et al. 2004, Nathan & Ne'eman 2004, Moya et al. 2008).

El término serotinia se refiere específicamente a la capacidad de algunas plantas de retener y acumular semillas en la canopia por periodos de tiempo prolongados, fenómeno que se contrapone con la liberación inmediata de semillas a la madurez y/o con la presencia de bancos de semilla persistentes en el suelo (Lamont et al. 1991). El significado ecológico de la serotinia suele relacionarse con la maximización de la cantidad de semillas disponibles para el reemplazo generacional posterior a un incendio, a través del aislamiento y

protección física de las semillas, y con la oportunidad de dispersión por viento luego de este tipo de evento (Cowling & Lamont 1987, Lamont & Baker 1988). Dentro del género *Pinus*, la dehiscencia serótina es habitual en al menos diez especies nativas de Norteamérica: *Pinus attenuata*, *P. banksiana*, *P. clausa*, *P. contorta*, *P. muricata*, *P. pungens*, *P. radiata*, *P. rigida*, *P. serotina* y *P. virginiana* (Burns & Honkala 1990). En la Cuenca Mediterránea, además de *P. halepensis*, muestran esta característica especies como *P. brutia*, *P. pinaster* y *P. canariensis* (Tapias et al. 2001). Los conos seróticos presentan características morfológicas y anatómicas diferentes (espesor y grado de separación de las escamas, espesor de los conductos resiníferos, cantidad de resina) respecto a los conos no seróticos. Esto resulta en mecanismos de apertura que requieren diferentes condiciones ambientales para que se produzca la contracción de las escamas (Nathan & Ne'eman 2004, Moya et al. 2008).

La regeneración post-fuego de *P. halepensis* depende exclusivamente del banco de semillas de la canopia, tanto por causa del carácter efímero del banco de semillas del suelo, como de la destrucción de todas las semillas que se encuentran en la superficie del suelo al momento del paso del fuego. La lluvia de semillas post-incendio en bosques maduros de pino de Alepo en su área nativa se estima en varias cientos de semillas por metro cuadrado (Daskalidou & Thanos 1996).

El fuego no sólo promueve la apertura de los conos seróticos, sino que también favorece el establecimiento de las plántulas de pino debido a la adición de nutrientes al suelo y a la eliminación de la cobertura vegetal (Rejmánek 1999, Rejmánek & Richardson 1996, Thanos 1999). El proceso de germinación de las semillas se ha adaptado para explotar las condiciones que ocurren luego de un incendio, cuando los renovales colonizan prontamente las áreas quemadas y abiertas, sin competencia por la luz (Thanos & Skordilis 1987, Thanos 2000). De este modo, las plántulas que reclutan maximizan su desarrollo y una vez adultas desarrollan, a su vez, un banco de semillas en la canopia hasta el próximo fuego. En el área nativa, las plantas surgidas durante los intervalos entre fuegos tienen baja probabilidad de supervivencia debido a la competencia con sus padres y con otras plantas establecidas (Cowling & Lamont 1987, Lamont & Baker 1988).

En las áreas donde *P. halepensis* invade, el fuego presenta un rol primario en el proceso de establecimiento y expansión de sus poblaciones (Richardson & Higgins 1998). Sin embargo, no constituye un factor exclusivo; otras condiciones ecológicas pueden favorecer el avance de esta especie invasora. En el propio Parque Provincial Ernesto Tornquist, el pastoreo continuo de los caballos cimarrones reduce la competencia por luz y favorece el

establecimiento de plántulas de pino en los pastizales serranos, aún en ausencia de fuegos (de Villalobos 2009).

El conocimiento de la relación entre los disturbios y las especies exóticas invasoras constituye una potente herramienta tanto para el entendimiento del proceso de invasión como para el manejo de la especie. Como se mencionó anteriormente, *Pinus halepensis* es reconocido como una especie naturalizada o invasora en varios países del Hemisferio Sur (Richardson & Higgins 1998, Richardson & Rejmánek 2004, Simberloff et al. 2010), pero su dinámica de invasión en relación a los incendios no ha sido estudiada en ninguna parte de Sudamérica. En este capítulo de la tesis se analiza la estructura etaria de dos poblaciones de pino de Aleppo con distinta historia de invasión en el Parque Tornquist. Se intenta probar que: a) el fuego es responsable de la creación de una “ventana de invasión” que permite el establecimiento y el avance de los pinos en pastizales naturales; b) el fuego actúa como disparador del avance de pino de Aleppo tanto en áreas previamente invadidas como en áreas libres de árboles y c) el reclutamiento de renovales de pinos se ve favorecido por una mayor presión de propágulos y una menor distancia a las fuentes de semillas.

SITIO DE ESTUDIO

Los datos de este capítulo corresponden a una población espontánea de pino de Aleppo ubicada sobre la ladera sur-sudeste del Cerro Dr. Serrano (38° 4' S y 62° 0' W) dentro del Parque Tornquist (Figura 12). El sitio de estudio se encontraba libre de árboles hasta el año 1981, tal como lo muestra la Figura 12 (A y B). Datos de fotografías aéreas escala 1:10.000 revelan que las forestaciones de pino cubrían hasta ese año un sector limitado de 10 ha al borde de la ruta provincial 76 (Zalba 1995). El área fue afectada por un incendio que abarcó unas 4000 ha (70% de la superficie de la reserva) en el mes de enero de 1987 (Sibert 2010). Entrevistas con personas residentes en la reserva al momento del incendio revelaron que el fuego alcanzó la mayor parte de los pinos en el área, manteniéndose grupos no quemados a distancias de 250 m a 400 m del sector incendiado (Zalba et al. 2008). Un incremento en 21 veces el área de ocupación de *P. halepensis* fue registrado seis años después de ocurrido el fuego (Zalba 1995), resultando en un bosque denso de pinos maduros en el año 2003 (Figura 12 C). En diciembre de ese año un segundo incendio afectó el área de estudio. Esta vez el fuego quemó tanto sectores de pastizal como bosques espontáneos de pinos maduros.



Figura 12. Distribución de pinos en la base de la ladera sur-sudeste del Cerro Dr. Serrano en el Parque Tornquist. A: año 1967 (Instituto Nacional de Tecnología Agropecuaria), B: año 1981 (Ministerio de Obras y Servicios Públicos de la Provincia de Buenos Aires) y C: año 2003 (Gekko – Grupo de Estudios en Conservación y Manejo, Universidad Nacional del Sur). Nótese el avance de los árboles a partir de forestaciones al borde de la Ruta Provincial 76. Escala 1:10.000.

MÉTODOS

Dinámica del establecimiento de pino de Alepo luego del incendio de 1987

Clareo de las áreas de estudio y análisis de estructura etaria

En el mes de mayo de 1999 se establecieron 17 áreas circulares de 10 m de diámetro distribuidas sobre dos franjas altitudinales en el bosque espontáneo de *P. halepensis* descrito. Las áreas se dispusieron sistemáticamente, a una distancia de 20-30 m una de otra: nueve a 500 msnm y las otras ocho a 700 msnm (Figura 13). Todos los árboles

presentes dentro de las áreas fueron cortados y retirados del lugar. Los pinos adultos fueron cortados con machete o motosierra a 10 cm del suelo y los renovales (con diámetro del tallo hasta 1 cm) fueron arrancados. El tamaño de las áreas clareadas se adaptó de lo descrito para estimación de densidades en áreas de bosque (Bormann 1953 en Hays et al. 1981).

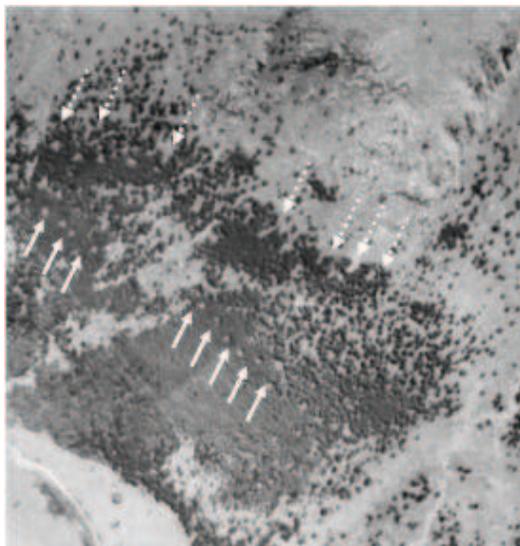


Figura 13. Fotografía aérea del bosque estudiado donde se observan las áreas clareadas dispuestas en dos estratos altitudinales: 500 msnm y 700 msnm.

Se registró el número de pinos extraídos por área y para cada uno se midió el diámetro mayor de los tocones y se contó el número de anillos de crecimiento para determinar la edad de los ejemplares. En el caso de los árboles adultos, los anillos de crecimiento fueron contados a campo, tratando los tocones con hipoclorito de sodio cuando los anillos resultaban difíciles de definir. En el caso de los pinos más pequeños, el número de anillos de crecimiento registrado en el campo fue confirmado posteriormente en laboratorio a través de la observación microscópica de secciones transversales de tallo teñidas con safranina.

El año de reclutamiento de los árboles se determinó en función de la estimación de su edad. Así se evaluó la estructura etaria del stand estudiado mediante un análisis retrospectivo, considerando la densidad de árboles establecidos en cada año. Los cambios en el reclutamiento fueron analizados teniendo en cuenta el tiempo transcurrido desde el incendio que afectó el área en el año 1987 y el momento del control en el año 1999. Se complementó el estudio con la evaluación de información de lluvias durante las estaciones de reclutamiento (marzo a mayo; capítulo 1 de esta tesis) de acuerdo a los registros mensuales de precipitaciones que brindó el Parque Tornquist para el área y se correlacionó con la densidad de pinos establecidos en cada año.

A partir del número de árboles cortados o arrancados, del diámetro de los tocones (a 10 cm del suelo) y del registro del número de anillos de crecimiento se determinaron la densidad, el área basal y la edad promedio de los pinos presentes en las áreas clareadas. Mediante test-t se evaluaron diferencias de las tres variables citadas entre las dos franjas altitudinales.

Se realizó un análisis de regresión lineal para evaluar la relación entre el diámetro mayor de los tocones (troncos a 10 cm del suelo) y el número de anillos de crecimiento para las áreas situadas a 500 msnm y a 700 msnm. Ambas curvas de regresión fueron comparadas mediante un test de comparación de medias para determinar si había diferencias en las tasas de crecimiento de los pinos según la franja altitudinal en que se ubicaban.

Dinámica del establecimiento de pino de Aleppo luego del incendio de 2003

Definición de las áreas y diseño del muestreo

En el mes de diciembre de 2006 se establecieron 44 parcelas de 4 m x 4 m en el mismo sector de la reserva estudiado en el apartado anterior. Dicho sector fue parcialmente afectado por un incendio en diciembre de 2003 que alcanzó tanto áreas de pastizal como de bosques de pinos maduros. Las parcelas se dispusieron considerando y combinando dos criterios: si habían sido o no afectadas por el incendio de 2003 (primer factor) y según la distancia a las fuentes de semillas, el bosque (segundo factor). El primer factor se representó por dos niveles: áreas quemadas (n=28) y áreas no quemadas, distantes más de 250 m del sector incendiado (n=16). El segundo factor se representó por tres niveles (Figura 14): áreas de bosque de pinos, donde se produce directamente la lluvia de semillas (n=14); áreas de pastizal insertas en una matriz de bosque de pinos y no separadas por más de 10 m del borde del bosque más cercano (n=19); y áreas de pastizal alejadas más de 50 m del bosque más próximo (n=11). La densidad de pinos del bosque que fue afectado diferencialmente por el incendio promediaba 8700 pinos/ha (ES=1100, Cuevas 2005). En la Tabla 1 se detalla la cantidad de parcelas establecidas para cada tratamiento. El desbalance en el número de parcelas se debió a la dificultad de encontrar sectores con combinaciones de ambos factores. Se decidió establecer parcelas cuadradas de 16 m² ya que resultan adecuadas en la estimación de densidades de especies leñosas menores a tres metros de altura (Oosting 1956 en Hays et al. 1981). Las Figuras 15 y 16 muestran el aspecto general de cada tipo de parcela evaluada.

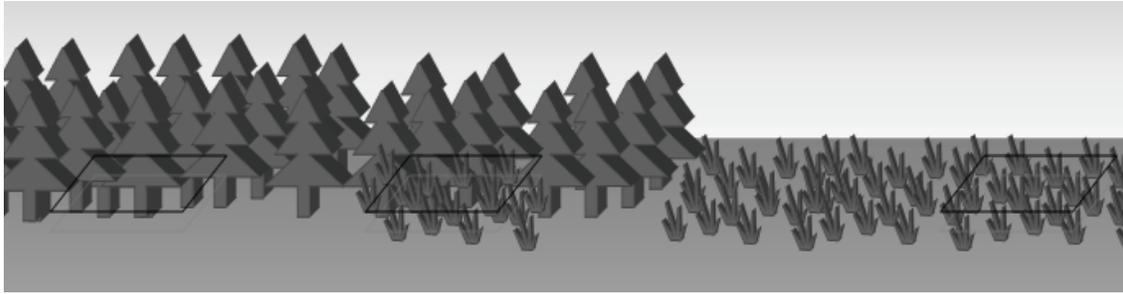


Figura 14. Representación de la ubicación de las parcelas de acuerdo a la distancia a la fuente de semillas: áreas de bosque de pinos, áreas de pastizal insertas en una matriz de bosque de pinos y áreas de pastizal alejadas más de 50 m del bosque de pinos.

Tabla 1. Número de unidades muestrales establecidas según la combinación de dos factores: incidencia o no del fuego y distancia a la fuente de semillas (n=44).

| | Áreas quemadas | Áreas no quemadas (distantes más de 250 m del sector quemado) |
|---|----------------|---|
| Bosque de pinos | n=6 | n=8 |
| Pastizal a menos de 10 m del borde del bosque | n=15 | n=4 |
| Pastizal alejado más de 50 m del bosque | n=7 | n=4 |



Figura 15. Áreas afectadas por el incendio ocurrido en diciembre de 2003. A: bosque de pinos, B: pastizal a menos de 10 m del borde del bosque y C: pastizal alejado más de 50 m del bosque.



Figura 16. Áreas no afectadas por el incendio. A: bosque de pinos, B: pastizal a menos de 10 m del borde del bosque y C: pastizal alejado más de 50 m del bosque.

Se realizó una caracterización de las áreas estudiadas, para lo cual se registró el porcentaje de suelo desnudo y la cobertura de cada una de las especies vegetales presentes en cada unidad muestral. A partir de esta información y junto con la identificación de las especies encontradas se calcularon la cobertura total de la vegetación, la riqueza específica y la cobertura de especies exóticas para cada combinación de tratamiento.

Para cada parcela de muestreo se registró el número de renovales de pino presentes y la cantidad de nudos de ramificación de cada renewal, como indicador de su edad (Tapias et al. 2001). En función de estos datos se definió la densidad de renovales y el año de reclutamiento en cada unidad muestral.

Mediante un Anova doble se evaluó el comportamiento de la variable densidad de renovales de pino de acuerdo a la distancia al sector quemado (primer factor) y de la distancia a las fuentes de semillas (segundo factor). En el caso de detectarse una interacción significativa en el análisis de varianza, se procedió a la realización de análisis de varianza simples para cada factor por separado. Para los cálculos se utilizó el Programa estadístico SPSS 7,5. Para cumplir con el requisito de homocedasticidad los datos correspondientes a la densidad de renovales de pino se transformaron a logaritmo natural ($\ln+2$).

Finalmente, se evaluó la estructura etaria del stand establecido en cada tipo de área considerando el porcentaje de renovales establecidos en cada año.

RESULTADOS

Dinámica del establecimiento de pino de Alepo luego del incendio de 1987

Estructura etaria

En las 17 áreas se cortó un total de 199 pinos. La edad promedio de todos los ejemplares fue de 5,16 años ($ES=0,17$) y la moda estuvo entre los 5 y 6 años, correspondiendo a árboles que fueron reclutados en los años 1994 y 1993, respectivamente. Dado que el clareo de las áreas de bosque fue realizado durante el período de germinación de las semillas de *Pinus halepensis* en la región (capítulo 1 de esta tesis) no se registraron las plántulas provenientes del último pico de liberación de semillas (verano 1998-1999) y de esta forma los renovales de pino más jóvenes correspondían al pico de reclutamiento del año que precedió al corte

(1998). En la franja altitudinal de los 700 msnm, los pinos mayores tenían diez años de edad mientras que en la franja de los 500 msnm, los árboles más viejos alcanzaron los doce años, coincidiendo en este caso con el fuego que afectó el área en 1987.

La falta de árboles en el área bajo estudio antes del incendio de 1987 (ver Figura 12, A y B) fue confirmada por la ausencia de árboles mayores de doce años de edad en el sitio.

La estructura etaria de la población de pinos muestra un perfil multimodal, con varios picos de reclutamiento durante el período bajo consideración (1987-1999; Figura 17). Uno de los picos corresponde a pinos jóvenes, de un año de edad, que representan el 8,5% de la población, la mayoría de los cuales mostraban evidentes signos de debilidad y una alta proporción de agujas secas. Otros dos picos de reclutamiento coinciden con árboles de cinco a seis años y de ocho años, respectivamente. Solamente el 3,7% de los pinos estudiados fueron reclutados durante los primeros tres años posteriores al incendio (pinos que tenían entre diez y doce años al momento del corte). Se pudo detectar una correlación altamente significativa entre la densidad de árboles y la cantidad de lluvia caída durante el período de reclutamiento del año correspondiente a cada clase de edad (meses de marzo, abril y mayo; $r^2=0,66$; $p=0,02$; $n=12$). Así, las precipitaciones durante los períodos de reclutamiento correspondientes a los cuatro primeros años luego del incendio fueron levemente inferiores al promedio histórico en el área (212 mm, $ES=9,8$), coincidiendo con bajas densidades de árboles de entre diez y doce años.

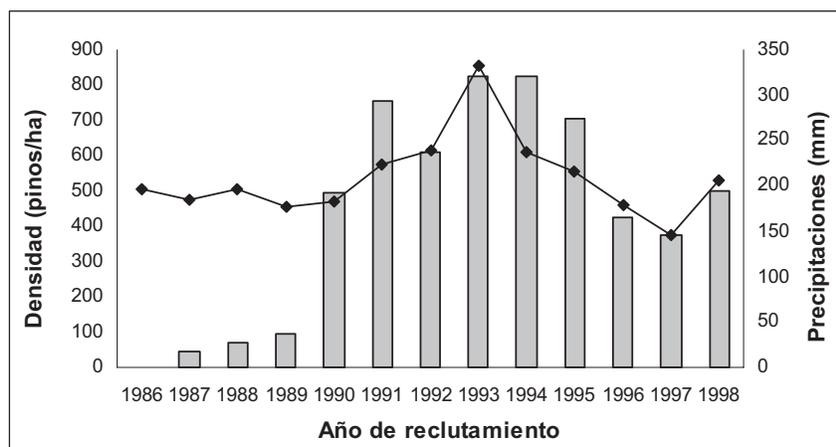


Figura 17. Estructura etaria de un stand de *Pinus halepensis* determinada por el recuento de anillos de crecimiento en 199 árboles (columnas) y precipitaciones medidas durante el período de reclutamiento (marzo-mayo, línea).

Densidad, área basal y relación diámetro del tronco - edad

La densidad promedio de pinos del bosque estudiado en el año 1999 era de 5500 árboles/ha ($ES=2000$), sin encontrarse diferencias significativas en esta variable entre los

sitios a 500 y 700 msnm ($t=1,7$; $p=0,12$). Sin embargo, se registró una gran variación en la densidad de árboles dentro de cada sitio, especialmente a la altitud menor, donde densidades hasta dos y cuatro veces superiores a la densidad promedio fueron detectadas en dos áreas localizadas cerca del borde del stand de pinos. Cuando esas dos áreas fueron excluidas del análisis, la disminución de la variabilidad permitió la detección de una densidad de pinos significativamente superior a 500 msnm (3200 ± 400 plantas/ha) comparada con la densidad a 700 msnm (2100 ± 400 plantas/ha) ($t=2,074$, $p=0,05$).

El área basal promedio de los pinos fue $35,27 \text{ m}^2/\text{ha}$ ($ES=4,01$), sin encontrarse diferencias significativas entre ambas altitudes ($t=0,82$; $p=0,425$) y tampoco se encontraron diferencias al excluir las dos áreas marginales del estrato altitudinal inferior ($t=0,58$; $p=0,57$).

Se detectó una relación lineal altamente significativa entre el diámetro del tronco a 10 cm del suelo y la edad calculada a partir del número de anillos de crecimiento para todos los árboles considerados juntos y para cada estrato de altitud por separado (Figura 18). Las curvas correspondientes a las distintas altitudes mostraron diferencias significativas entre sí ($t=3,28$; $p=0,0013$). La recta correspondiente a los 700 msnm ($Y=0,293X + 2,551$) tiene una pendiente menor que la de los 500 msnm ($Y=0,356X + 2,033$). Esto revela diferencias significativas en las tasas de crecimiento, favoreciendo a los árboles que se encuentran en la franja superior.

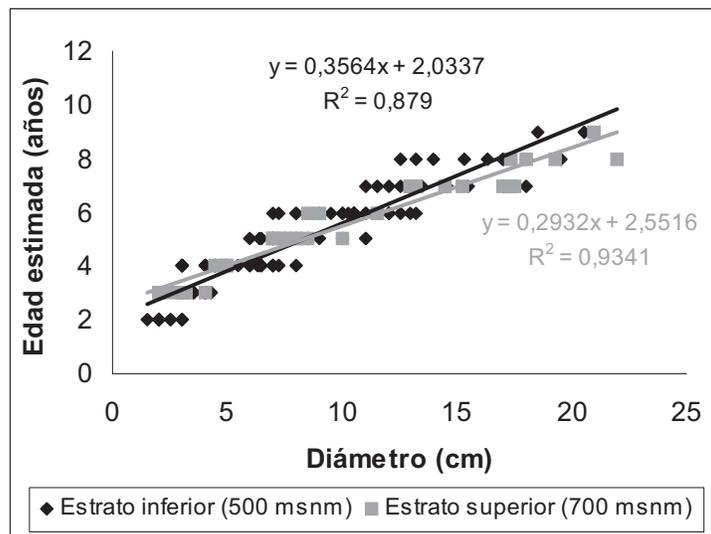


Figura 18. Curvas de regresión entre la edad estimada por recuento de anillos de crecimiento y el diámetro del tronco a 10 cm del suelo, para pinos creciendo a 500 msnm (líneas negras; $R^2=0,879$; $p=0,0001$) y a 700 msnm (líneas grises; $R^2=0,9341$; $p=0,0001$).

Dinámica del establecimiento de pino de Aleppo luego del incendio de 2003*Caracterización de las parcelas estudiadas*

Luego de transcurridos tres años desde el incendio, todas las áreas afectadas por el fuego mostraron valores promedio de riqueza específica superiores a 15 especies y porcentajes de cobertura de vegetación debajo de los pinos mayores al 60%. Dentro de estas áreas, la mayor representación de especies exóticas se observó en el bosque quemado, donde la cobertura de este grupo alcanzó el 21,4%. Las áreas de pastizal que no fueron alcanzadas por el incendio mostraron una riqueza superior a las 13 especies, una cobertura de la vegetación total mayor al 72% y una cobertura de especies exóticas menor al 4%; mientras que el stand de pinos que tampoco fue afectado por el fuego mostró los valores más bajos para las variables estudiadas (Tabla 2).

Tabla 2. Riqueza específica, cobertura de la vegetación bajo los pinos y cobertura de especies exóticas en parcelas establecidas según la combinación de dos factores: incidencia o no del fuego y distancia a la fuente de semillas. Los valores entre paréntesis corresponden al error estándar.

| | Riqueza específica | Cobertura de vegetación | Cobertura de especies exóticas |
|--|-----------------------|----------------------------|-----------------------------------|
| Bosque quemado (n=6) | 15,6 (1,6) | 72,8 (6,1) | 21,4 (3,2) |
| Pastizal a menos de 10 m del bosque quemado (n=15) | 19,2 (0,7) | 61 (3,1) | 10,6 (2,11) |
| Pastizal alejado más de 50 m del bosque quemado (n=7) | 18,8 (0,8) | 85,7 (3,8) | 5,7 (0,46) |
| Bosque no quemado (n=8) | 3,5 (0,6) | 3,4 (0,4) | 0,62 (0,4) |
| Pastizal no quemado a menos de 10 m del bosque (n=4) | 13,2 (1,9) | 78,1 (4,7) | 3,7 (0,75) |
| Pastizal no quemado a más de 50 m del bosque (n=4) | 23,5 (1,2) | 72,5 (2,5) | 3,5 (0,55) |

Densidad y edad de los renovales de pino en las áreas quemadas y no quemadas

La densidad total de renovales de pino bajo la canopia del bosque quemado alcanzó 31666 pinos/ha (ES=4700) y en áreas de pastizal ubicadas a menos de 10 m del stand quemado promedió 28166 pinos/ha (ES=3506). Las parcelas de pastizal que se encontraban a más de 50 m del bosque quemado presentaron una densidad de 1517 renovales de pino/ha

(ES=757). Por su parte, las áreas de bosque no afectadas por el incendio mostraron un muy bajo reclutamiento de pinos bajo la canopia, detectándose allí apenas dos renovales; mientras que la densidad de renovales en áreas de pastizal no quemadas, tanto cercanas como alejadas de este bosque, mostraron un valor promedio de 781 pinos/ha (ES=299 y ES=156, respectivamente, Figura 19).

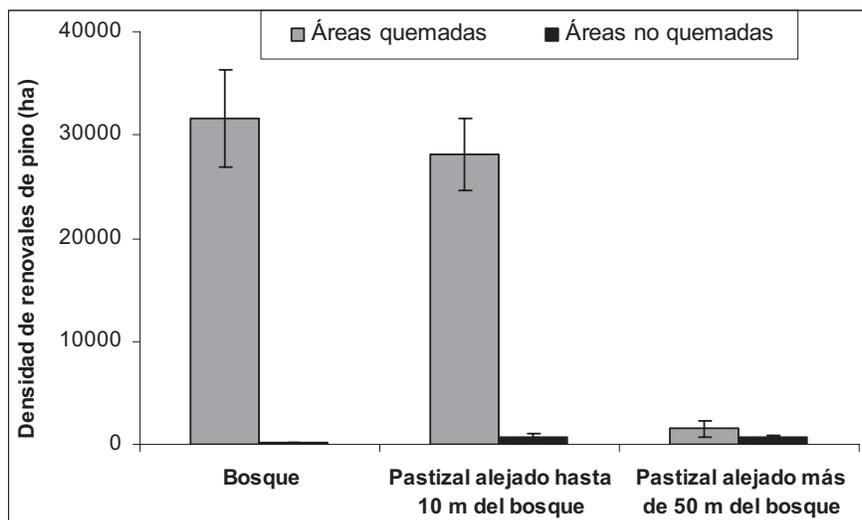


Figura 19. Densidad de renovales de pino creciendo en áreas quemadas y no quemadas a distintas distancias de la fuente de semillas más próxima. Las barras representan los valores del error estándar.

El Anova doble detectó una interacción altamente significativa en la densidad de renovales de pino entre los dos factores estudiados: distancia al sector quemado y distancia a la fuente de semillas ($F= 38,02$; $p=0,0001$, $n=44$), por lo que se realizaron análisis de comparación de medias para las áreas quemadas y no quemadas por separado. Se pudo comprobar que el reclutamiento de pinos dependió diferencialmente del fuego y de la ubicación relativa de los parches de bosque y pastizal. A partir del Anova simple realizado con las áreas afectadas por el incendio, se observó que las áreas de bosque de pinos y las de pastizal ubicadas a menos de 10 m del bosque mostraban una densidad de renovales significativamente mayor a la registrada en áreas de pastizal quemadas y alejadas más de 50 m de las fuentes de semillas de pino ($F=29,6$; $n=28$; $p=0,0001$). El Anova simple realizado sobre las áreas no quemadas, en cambio, mostró que las áreas de bosque de pinos presentaban una densidad de renovales significativamente inferior respecto de las correspondientes en las áreas de pastizal ubicadas a menos de 10 m y a más de 50 m del borde del bosque ($F=11,85$; $p=0,001$; $n=16$).

En ninguna de las áreas quemadas se encontraron renovales reclutados antes del año 2004, que hubiera sobrevivido al incendio. La edad de los renovales reveló un proceso de reclutamiento continuo y decreciente desde el incendio y durante los 36 meses posteriores en las áreas de bosque y en las de pastizal cercanas (Figura 20). Por su parte, en las áreas de pastizal alejadas más de 50 m del bosque quemado, más del 90% de los renovales encontrados reclutaron en el año 2006 y ninguno inmediatamente después del incendio, lo que indicaría una colonización más tardía en estas áreas.

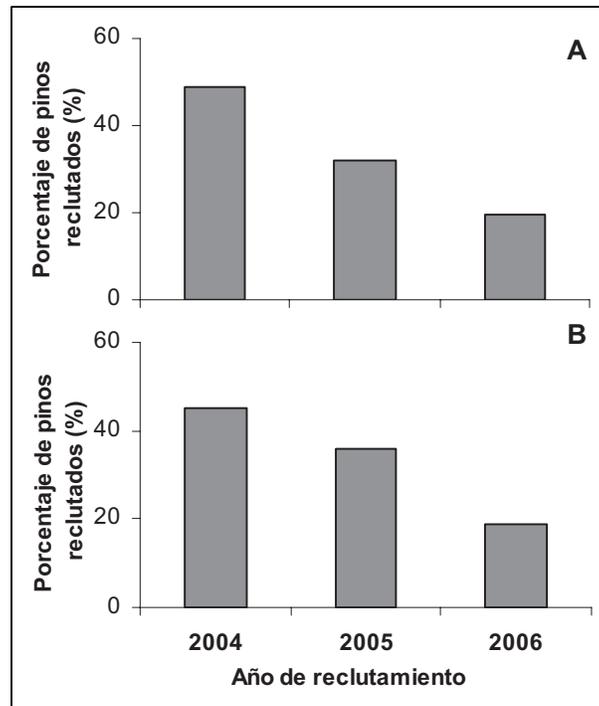


Figura 20. Porcentaje de reclutamiento de renovales de pino entre los años 2004 y 2006, posteriores al incendio. A: áreas de bosque quemado (31666 renovales/ha) y B: áreas de pastizal alejadas hasta 10 m del bosque quemado (28166 renovales/ha).

El escaso reclutamiento de renovales en las áreas de pastizal no afectadas por el incendio de 2003 (con una densidad de 781 pinos/ha) estuvo representado por pinos establecidos en el año 2006 (es decir, ejemplares que tenían menos de un año al momento del muestreo). Lo mismo se observó bajo la canopia del bosque no quemado, donde los dos renovales de pino encontrados tenían menos de un año de edad y en ambos se percibían signos de etiolación.

DISCUSIÓN

El efecto de los disturbios como precursores del avance de las especies invasoras sobre los ambientes naturales ha sido ampliamente discutido (Hobbs 1989, 1991, Lozon & MacIsaac 1997, Higgins & Richardson 1998, Mack et al. 2000). En particular, en pastizales de la Pampa Argentina, los trabajos pioneros sobre la relación entre los disturbios y el éxito de plantas exóticas invasoras han sido abordados por Facelli & León (1986) y Mazía et al. (2001) con especies como el olmo (*Ulmus pumila*), el siempreverde (*Ligustrum lucidum*) y la acacia negra (*Gleditsia triacanthos*). Estos autores concluyen que las especies nativas interfieren con los procesos de establecimiento de las plantas exóticas y que la invasión resulta exitosa solamente cuando los pastizales se encuentran fuertemente disturbados, ya sea por el clareo de la vegetación o por modificaciones en el suelo. De manera similar, los resultados encontrados en este capítulo señalan la importancia del fuego como un factor clave para disparar la invasión de *Pinus halepensis* en los ambientes de pastizal natural estudiados. Esta situación ha sido reportada por otros autores en distintos ambientes de pradera de todo el mundo, donde el fuego constituye el disturbio más importante para iniciar la invasión de pinos exóticos (Higgins & Richardson 1998, Rouget et al. 2001). Sin embargo, algunas características interesantes surgen cuando se compara la dinámica del establecimiento de los pinos en el sector bajo estudio en el Parque Tornquist con las reportadas en otros trabajos, tanto dentro como fuera de su área nativa de distribución, lo que podría contribuir al entendimiento de la naturaleza invasora del pino de Alepo.

Dinámica del establecimiento de pino de Alepo luego del incendio de 1987

Una de los puntos de interés en relación con los resultados de esta tesis tiene que ver con la extensión del periodo de reclutamiento posterior al fuego. El incendio ocurrido en el año 1987 en el sitio de estudio promovió la liberación masiva de semillas y el reclutamiento de renovales de pino. Los resultados obtenidos indican un reclutamiento continuo, por lo menos durante los siguientes doce años posteriores al incendio. Dado que el banco de semillas del suelo de *P. halepensis* es efímero (capítulo 1, esta tesis) se puede concluir que la fuente de semillas para el reclutamiento continuo del stand de pinos estudiado podría provenir de árboles que no fueron afectados por el fuego o de conos pertenecientes a árboles que fueron parcialmente afectados por el incendio. En ambos casos, se contaría con un aporte continuo de semillas al área estudiada durante los años posteriores al incendio. En cuanto a la extensión del periodo de reclutamiento, lo observado en el sitio de estudio coincide con lo reportado por Trabaud et al. (1985) para Montpellier, Francia, donde la densidad de pino de Alepo aumentó durante los 15 años que siguieron a un incendio.

Este resultado contrasta, sin embargo, con lo reportado para Sudáfrica, donde el reclutamiento de pinos invasores se detuvo completamente luego de siete años de producirse un fuego (Richardson 1988). Una posible explicación a la diferencia en la extensión del periodo de reclutamiento entre los dos sitios invadidos podría relacionarse con las características de la vegetación natural y su capacidad de recuperación frente a los eventos de fuego. Si bien los fuegos naturales constituyen un disturbio común en las áreas de pastizal en el Sistema Ventania (Frangi et al. 1980); en la región del fynbos sudafricano, la composición y estructura florística están fuertemente condicionadas por la presión selectiva del fuego, con un régimen de incendios cuya frecuencia oscila entre los diez y quince años (Richardson et al. 1994, Richardson & Higgins 1998). La mayoría de las especies que componen este ambiente de matorral están adaptadas al fuego y muchas dependen exclusivamente de este disturbio natural para su reproducción, regenerando prontamente desde las mismas plantas que sobreviven a los incendios o de las semillas almacenadas en bancos adaptados al fuego (Holmes et al. 2000). Así, la diferencia entre ambos tipos de ambiente podría explicar una recuperación más rápida de la vegetación post-fuego en el matorral que conforma el fynbos sudafricano respecto a las áreas de pastizal estudiadas y, de esta forma, disminuir la extensión del periodo de reclutamiento de los pinos invasores.

Otra característica interesante surgida del análisis de los resultados obtenidos en esta tesis es la escasa representación de la cohorte de pinos establecida en los primeros años posteriores al fuego (1987, 1988 y 1989). Diversos estudios acerca de la respuesta de *P. halepensis* a los incendios reportan estructuras poblacionales con un pico de establecimiento durante el primer año post-disturbio, el que luego decrece (Trabaud et al. 1985, Richardson 1988). El tiempo de establecimiento de los pinos más añosos en este estudio (12 años de edad) coincide con el año en que ocurrió el incendio. El fuego probablemente resultó el responsable de un gran reclutamiento de pinos, tanto por estimular la apertura de los conos y la liberación de las semillas, como por reducir la competencia con los pastos nativos en el nicho de regeneración. Sin embargo, el establecimiento de renovales no resultó muy exitoso durante el año del incendio ni en los dos años posteriores. Este escaso establecimiento podría estar causado por una baja germinación y/o supervivencia de las plántulas reclutadas bajo las condiciones de estrés hídrico resultantes de la combinación de escasas lluvias y pérdida de protección debida a la escasa cobertura de vegetación luego del incendio. Thanos et al. (1996), trabajando en un bosque nativo de pino de Aleppo en Grecia, señalan una alta mortalidad, cercana al 60%, durante el primer verano de producido el reclutamiento de pinos post-fuego, principalmente en respuesta a la competencia con otras plantas, al ataque de insectos y otros animales, a infecciones

fúngicas y al estrés hídrico. También en Grecia, Daskalaku & Thanos (2004) señalan mortalidades de plántulas de entre el 23% y el 50% en relación a la disponibilidad de agua durante la fase de establecimiento temprano luego del fuego. Trabaud et al. (1985) reportan una alta mortalidad de plántulas de pino en Francia, probablemente debido a las condiciones climáticas adversas que afectaron la supervivencia de los renovales. Pausas et al. (2003) en España también señalan una disminución significativa en el reclutamiento de plántulas durante los 29 meses siguientes a un fuego. En las condiciones de los ambientes post-incendio, aún una mínima representación de cobertura vegetal podría aumentar el éxito de establecimiento de las plántulas de pino, especialmente durante veranos secos, por su efecto atenuante sobre la evapotranspiración (Trabaud et al. 1985). En consonancia con esta idea, Pausas et al. (2004) observan que la principal fuente de variación durante la regeneración de pinos post-fuego resultan ser las ramas y troncos caídos cubriendo la superficie del suelo. Pareciera que los restos de árboles quemados proveerían condiciones micro-climáticas que favorecerían el establecimiento de los renovales. Como se mencionó en la sección de Resultados de este capítulo de la tesis, las precipitaciones durante el periodo de reclutamiento correspondiente a los cuatro primeros años siguientes al incendio fueron ligeramente más bajas al promedio histórico para el área, y esto, combinado con la reducción en la cobertura de la vegetación que siguió al fuego en el área de estudio, probablemente aumentó la insolación y el estrés hídrico, resultando en una alta mortalidad de plántulas. Esta hipótesis concuerda con resultados obtenidos en otro estudio dentro del Parque Tornquist donde se demostró que las plántulas de pino de Aleppo creciendo en sitios sujetos a altos niveles de defoliación (y por lo tanto, más expuestos a mayor radiación solar y evapotranspiración) sufren mayor mortalidad (de Villalobos 2009).

Las plántulas que se establecieron exitosamente en el área estudiada durante los años posteriores al fuego posiblemente hayan ido cambiando las condiciones microclimáticas del sitio, aumentando la probabilidad de supervivencia de las plántulas que reclutaron más tarde. Esto podría explicar el pico en el reclutamiento que comenzó a evidenciarse a partir del cuarto año post-incendio (año 1990). Estas condiciones más apropiadas para la germinación y la supervivencia de las plántulas podrían haber continuado hasta el octavo año (año 1994), cuando la densidad de pinos habría aumentado hasta alcanzar un nivel que generó procesos de mortalidad denso-dependiente que resultaron en una menor representación de las clases etarias siguientes. El menor reclutamiento observado en 1992 podría ser, una vez más, consecuencia de los bajos valores de precipitaciones ocurridos en el área ese año, cuando no se registraron lluvias en el periodo comprendido en los meses de febrero y marzo.

El siguiente pico de reclutamiento, ocurrido entre el año 1993 y 1994, probablemente se habría originado a partir de las semillas producidas y liberadas por los pinos reclutados durante los años 1987 y 1988 que ya se encontraban maduros. De acuerdo a los resultados obtenidos en el capítulo 1 de esta tesis, los ejemplares de *P. halepensis* comienzan a portar conos maduros en el área a la edad de cinco años, lo que concuerda con la edad de los pinos de las dos primeras cohortes post-incendio en ese momento.

Nuevamente el reclutamiento se vuelve a hacer intenso en el último año del periodo estudiado. Sin embargo, la mayoría de estas nuevas plantas debieron establecerse bajo un stand maduro y denso, probablemente con escasas perspectivas de supervivencia. Este efecto denso-dependiente negativo se ve reflejado en la baja tasa de crecimiento de los pinos que crecían en el sitio de altitud más baja (500 msnm), donde la densidad de árboles resultó significativamente superior a la reportada en el sitio más alto (700 msnm). Si bien la densidad de árboles resultó mayor al pie del cerro, no se observaron diferencias en el área basal con respecto a los sitios ubicados a mayor altitud en el cerro, indicando que, en promedio, los pinos de Aleppo que crecen a mayor altitud en los cerros son de mayor tamaño pese a que el reclutamiento en estos sitios comenzó más tarde, posiblemente por la mayor distancia desde las fuentes de semillas.

Un factor muy importante a tener en cuenta es que la población estudiada se estableció en un área que previamente estaba desprovista de árboles, a distancias superiores a 250-400 metros de las plantas-madre. De esta forma, la lluvia de semillas en el área probablemente no ha sido tan intensa como la reportada en otros estudios de establecimiento de pino de Aleppo. Luego de los fuegos ocurridos en diciembre de 2001, diciembre de 2002 y febrero de 2003 y que afectaron diversos sectores del Parque Tornquist se observó un intenso reclutamiento de renovales de pino ya en el primer año post-incendio en todos los casos (Zucchini & Zalba 2003), de manera similar a lo que reflejan los resultados de esta tesis para el incendio de diciembre de 2003. Esto se debe a que estos incendios más recientes se desarrollaron sobre áreas previamente invadidas por pinos, y los estudios mencionados se realizaron directamente bajo la canopia de árboles maduros quemados. Esta diferencia destaca la importancia de la presión de propágulos como factor determinante del curso de un evento de invasión.

Dinámica del establecimiento de pino de Aleppo luego del incendio de 2003

De acuerdo a los resultados obtenidos, puede establecerse que el fuego ocurrido en el año 2003 resultó el factor responsable del reclutamiento masivo de renovales de pino en el área

estudiada, comparado con el escaso establecimiento ocurrido en la porción del mismo stand que no fue afectada por el incendio. Considerando las áreas quemadas, la distancia a las fuentes de semillas resulta otro factor de importancia en el establecimiento de los renovales, con valores significativamente mayores de reclutamiento bajo la canopia de los pinos maduros quemados y hasta una distancia no superior a los diez metros de la misma.

La distribución espacial de los renovales de pino establecidos luego de un fuego está relacionada con la localización de los árboles maduros preexistentes, quemados y muertos por este evento (Ne'eman et al. 1992). Ne'eman & Izhaki (1998) explican el patrón espacial de la regeneración post-fuego para una especie arbórea como *Pinus halepensis* que obligadamente regenera a partir de semillas. Ambos proponen que los micro-sitios ocupados por pinos adultos quemados y muertos tras un fuego constituyen los sitios más favorables para el reclutamiento de la nueva generación y reportan altos valores de densidad de plántulas de pino establecidas tras el primer periodo de reclutamiento post-fuego directamente bajo la canopia y hasta cuatro metros del tronco del árbol quemado. Esta situación concuerda en parte con lo observado en el stand de pinos estudiado, donde el efecto de la liberación masiva de semillas desde los conos de los árboles quemados y el establecimiento de plántulas de pino se extendió hasta una distancia de diez metros del borde del bosque. Ya a distancias mayores de cincuenta metros, la densidad total de renovales de pino se reduce en veinte veces, destacándose allí la ausencia de renovales de pino reclutados en 2004. Esta falta de reclutamiento podría deberse a limitaciones en la dispersión post-incendio, a una baja tasa de germinación o a una mortalidad masiva de las plántulas establecidas. Las condiciones post-fuego resultarían las ideales para el proceso de germinación de las semillas de pino de Alepo (Thanos & Skordilis 1987, Thanos 2000) por lo que resultaría poco probable que este factor sea el responsable del reclutamiento diferencial entre las áreas quemadas estudiadas. Si bien la mortalidad de renovales durante el primer verano de producido el reclutamiento post-fuego es muy elevada para esta especie (Trabaud et al. 1985, Thanos et al 1996, Pausas et al. 2003), se esperaría que ese factor hubiera actuado en forma similar en todas las áreas estudiadas, independientemente de la distancia a las fuentes de semillas. Resultaría probable entonces, que la limitada cantidad de semillas que arriban a las áreas más alejadas del bosque quemado haya sido la principal causa de la limitación en el reclutamiento de pinos.

La estructura etaria de los stands de renovales de pino establecidos en las áreas de bosque y en las áreas de pastizal alejadas hasta diez metros del mismo confirman un establecimiento continuo y decreciente desde el primer periodo de reclutamiento post-incendio y durante los dos años siguientes. Como se mencionó anteriormente, situaciones

similares se reportan para áreas donde la especie es nativa y también donde se comporta como invasora, resultando la intensidad de reclutamiento de renovales máxima durante el primer año post-disturbio y decreciendo a partir de entonces (Trabaud et al. 1985, Richardson 1988, Thanos et al 1996). La continuidad del reclutamiento aún después del incendio estaría asociada a la permanencia en el área de árboles maduros que no fueron afectados por el fuego y que siguieron liberando semillas desde sus conos no serótinicos. Teniendo en cuenta los valores de densidad de renovales a tres años de ocurrido el incendio en el stand estudiado en esta tesis (28166 y 31666 renovales/ha) y considerando que el bosque maduro preexistente alcanzaba una densidad de 8700 pinos/ha, restaría saber si los procesos de mortalidad denso-dependiente de renovales llevarían a densidades equivalentes a la del bosque anterior al incendio o si el próximo bosque generacional resultaría más denso que el pionero.

En el caso de las áreas no afectadas por el incendio, el escaso reclutamiento de renovales de pino, independientemente de la distancia a las fuentes de semillas, podría deberse a la resistencia ejercida por el pastizal natural. La ausencia de disturbios como el sobrepastoreo por caballos cimarrones, escasos esta zona de la reserva, favorecen el desarrollo de una elevada cobertura vegetal natural, así como una alta representación de especies, la mayoría nativas. De acuerdo a la hipótesis de la resistencia biótica, aquellas comunidades ricas en especies y de alta diversidad funcional resultan más difíciles de invadir que las comunidades más pobres (Mack et al. 2000, Hufbauer & Torchin 2007). En el caso estudiado, la competencia por la luz y el agua por parte de la vegetación natural impedirían el establecimiento de las plántulas exóticas, aún bajo las fuertes presiones de propágulos ejercidas desde los conos de los pinos cercanos. Por su parte, debajo de la canopia de los pinos de la porción de bosque que escapó del incendio se detecta un muy bajo reclutamiento de plántulas nuevas. Esto concuerda con la información disponible en sectores donde el pino de Alepo es nativo. Allí la sombra ejercida por los árboles ya establecidos restringe la germinación en el suelo del bosque, la que depende de la luz directa (Thanos & Skordilis 1987, Skordilis & Thanos 1995).

Los pastizales pampeanos estuvieron prácticamente desprovistos de árboles nativos antes de la llegada de los europeos, con la excepción de individuos aislados restringidos a hábitats protegidos del fuego, por lo que los árboles exóticos representan una nueva forma de vida en este ecosistema. Como se mencionó anteriormente, los fuegos naturales constituyen un disturbio común en las áreas de pastizal del Sistema Ventania, donde resultan en incrementos de la biomasa y la productividad primaria (Frangi et al. 1980). La presencia de pinos con conos serótinicos como es el caso de *P. halepensis* resulta un factor

ecológico de gran significancia dada su capacidad de expansión a partir de los incendios. Así, el fuego actúa como un disturbio que dispara el proceso de invasión estudiado. A su vez, la presencia de estos árboles modifica la intensidad de los fuegos naturales cuando ocurren: las temperaturas del suelo de un pastizal natural durante un incendio no resultan tan elevadas como las que alcanzan el suelo de un bosque de pinos (más de 1200°C, Ne'eman et al. 1992).

En el bosque estudiado, la ventana de invasión creada a partir del incendio de 1987 permaneció abierta un mínimo de doce años. Esto podría ser consecuencia de la política de supresión de incendios desarrollada en la región desde hace ya muchos años. Si se evita la ocurrencia de incendios es posible que la acumulación de biomasa natural, sumada a la presencia de bosques adultos de pinos, resulten en fuegos de una intensidad tal que limiten la capacidad de recuperación del pastizal, aumentando el periodo durante el cual permanece vulnerable a la invasión. De una forma similar, la ausencia de fuegos puede resultar en una reducción en la abundancia de especies de plantas capaces de cubrir rápidamente el suelo luego de un incendio, lo cual puede resultar clave en la resistencia del pastizal ante el avance de plantas leñosas exóticas.

El fuego prescripto ha sido utilizado como una herramienta de manejo en el control de pinos invasores en Sudáfrica, donde las acciones de manejo están dirigidas a imitar la frecuencia natural de este disturbio, el cual a la vez favorece la recuperación y la conservación de las comunidades de plantas naturales (van Wilgen et al. 1992). Dependiendo de las decisiones de manejo, el fuego puede resultar el promotor de una invasión o un factor clave en el control de pinos serótinicos si el tiempo entre fuegos sucesivos es menor que el periodo entre el reclutamiento de los pinos y su maduración. El pino de Alepo en el área de estudio comienza a liberar semillas a la edad de cinco años (capítulo 1 de esta tesis), por lo que frecuencias de fuegos de cinco años parecen ser apropiadas para controlar efectivamente la invasión. Se requieren futuros estudios para evaluar la frecuencia de incendios que sea compatible con la conservación a largo plazo de la biodiversidad del pastizal y prevenga la reinvasión de pinos. Una estrategia de manejo adaptativo parece ser la mejor opción para estimar la frecuencia óptima de quemadas, considerando la necesidad urgente de detener el avance de los pinos.

Hasta aquí se discutieron características biológicas de *Pinus halepensis* y condiciones ecológicas del pastizal serrano que resultarían clave para el proceso de invasión y se presentaron conclusiones que podrían fortalecer una estrategia de control. El próximo capítulo de la tesis analiza la resiliencia de los pastizales frente a la invasión, evaluando si

el corte de los pinos invasores en distintos estadios de desarrollo lleva por sí sólo a la recuperación de las comunidades naturales, o si este objetivo requiere de la aplicación de medidas complementarias de restauración.

CAPÍTULO 3

RESTAURACIÓN DE ÁREAS DE PASTIZAL INVADIDAS POR *PINUS* *HALEPENSIS*

INTRODUCCIÓN

Los ecosistemas de pastizal cubren unos treinta y nueve millones de km² en todo el mundo, tratándose de sistemas clave para el mantenimiento de funciones ecológicas tan importantes como la regulación de gases de la atmósfera, el mantenimiento del ciclo del agua, el control de la erosión, la polinización y la producción de alimentos, además de contener una rica variedad genética (Costanza et al. 1997). A pesar de su importancia, los pastizales templados constituyen uno de los ambientes con menor nivel de protección. Apenas un 0,7 % de la superficie ocupada por este ecosistema a nivel global se encuentra protegida. Esta situación es aún más grave en los pastizales de América del Sur, donde menos del 0,3 % de su extensión está incluida en áreas protegidas y las zonas de praderas naturales por fuera de ellas son mínimas (Bilenca & Miñarro 2004). La aptitud de sus suelos y su clima benigno favorecieron el desarrollo y el avance de actividades productivas como las agricultura y la ganadería, convirtiendo a los pastizales naturales en uno de los ambientes más transformados. Estos cambios en el uso de la tierra han llevado en gran parte a una degradación de los ecosistemas de pastizal y resultan preocupantes a nivel mundial (Miñarro & Bilenca 2008).

La restauración de hábitats y ecosistemas degradados aparece como un componente de creciente importancia para la conservación biológica, particularmente para este tipo de ambientes, transformados intensa y extensivamente (Primack et al. 2001). Las acciones de restauración se basan en la aplicación programada de estrategias para alcanzar la recuperación de la estructura y composición de la comunidad y el restablecimiento de los procesos ecológicos en áreas disturbadas (Cairns 1995). El objetivo central de las prácticas de restauración es retornar al sistema afectado hacia condiciones más deseables, ya sea la situación inicial, previa al disturbio que generó su degradación, o a una situación similar a la de las áreas prístinas aledañas no afectadas (D'Antonio & Meyerson 2002, Suding et al. 2004). El proceso de restauración depende de diversos factores, entre ellos la naturaleza e

intensidad del disturbio que actúa sobre el hábitat. En algunas circunstancias, la restauración implica la remoción o modificación del disturbio específico, permitiendo que los procesos ecológicos de sucesión ocurran en forma natural. En situaciones más complejas, la restauración también requiere la reintroducción deliberada de especies nativas que se han perdido y/o el control de especies exóticas o perjudiciales (SER 2004). Tradicionalmente, las acciones de restauración se ocuparon del restablecimiento de los regímenes de disturbio y de las condiciones abióticas con la expectativa de que los mecanismos naturales de sucesión permitieran la recuperación de la vegetación natural. Sin embargo, actualmente se da un mayor énfasis a condicionantes de naturaleza biológica que restringen esa recuperación espontánea y que incluyen el empobrecimiento de la biodiversidad nativa, los cambios en las especies dominantes o la invasión de nuevas especies exóticas (Bischoff 2002, Suding et al. 2004).

La mayor parte de los estudios referidos a la restauración de ambientes de pradera se han centrado en áreas agrícolas abandonadas (Bakker & Berendse 1999, Bischoff 2002, Warren et al. 2002, Rosenthal 2003, Abensperg-Traun et al. 2004, Allison & Ausden 2004, Kinloch & Friedel 2005). En los últimos veinte años se han sumado análisis de recuperación de áreas de pastizal invadidas por especies exóticas (Wilson & Gerry 1995, Adler et al. 1998, Pärtel et al. 1998, Rice & Toney 1998, Farnsworth & Meyerson 1999, Plevich et al. 2001, Alexander & D'Antonio 2003, Daehler & Goergen 2005). En ambos casos se considera que el proceso de restauración está sujeto a restricciones tanto abióticas (pH y disponibilidad de agua o nutrientes) como bióticas, incluyendo la ausencia de semillas en el banco del suelo o las limitaciones en la dispersión debidas a la fragmentación del hábitat (Bakker & Berendse 1999).

En el caso del manejo de pastizales invadidos por especies leñosas exóticas, las estrategias de restauración comienzan con acciones de clareo y remoción de las plantas invasoras (Bakker & Berendse 1999, SER 2004). En ocasiones la remoción de los árboles invasores basta para recuperar la estructura y la composición de las comunidades naturales (D'Antonio & Meyerson 2002). En otros casos, sin embargo, el control de las especies invasoras debe ser complementado con otras acciones de manejo tales como el enriquecimiento o la estimulación de los bancos de semillas de especies nativas (Bakker et al. 1996, Holmes & Cowling 1997, Bakker & Berendse 1999, Holmes et al. 2000, Warren et al. 2002). En términos generales, las acciones de control de especies invasoras intentan no sólo reducir el área cubierta y limitar la expansión de los invasores, sino, fundamentalmente, revertir el impacto asociado a ellos, recuperando la estructura y composición de las comunidades naturales. La efectividad de este proceso dependerá,

entre otros factores, de la densidad, extensión y antigüedad de la presencia de la especie invasora en el área. Invasiones más extendidas, densas y con mayor antigüedad constituyen condicionantes más severos para la persistencia de un banco de semillas de especies nativas adecuado para la reinstauración de las comunidades nativas una vez eliminado el invasor (Zalba & Ziller 2007).

Varios son los aspectos a considerar en el desarrollo de un proyecto de restauración, incluyendo un diagnóstico del disturbio responsable de la degradación del sistema, la definición de las estrategias y técnicas de restauración y el establecimiento de los indicadores de estados de recuperación para realizar una evaluación del proyecto en función de su evolución (Cairns 1995, Herrick 2001, Barrera Cataño et al. 2002). Dentro de la problemática de la invasión de pinos en el Parque Provincial Ernesto Tornquist, se ha comprobado el impacto de la presencia de estas leñosas invasoras sobre las áreas de pastizal natural afectadas, las cuales se han visto intensamente transformadas en términos de estructura y función (Zalba & Villamil 2002). A partir del desarrollo de un plan de manejo integral de los pinos dentro de la reserva, se ha podido establecer que el corte mecánico de los ejemplares resulta una de las estrategias de control más efectiva en el área (Cuevas 2005, Cuevas & Zalba 2009, Zalba et al. 2009). Finalmente, de acuerdo a estudios previos de recuperación de la vegetación luego del corte de pinos, se pudieron definir buenos y diversos indicadores del estado de recuperación de las áreas luego de eliminados los árboles (Cuevas & Zalba 2010).

Así, el monitoreo de la vegetación en los años siguientes a la remoción de los árboles invasores resulta crítico para diagnosticar la necesidad de iniciar una estrategia de restauración activa o para implementar acciones complementarias de control de otras especies invasoras que pudieran colonizar las áreas clareadas. En este capítulo de la tesis se evalúan factores clave que intervienen en la restauración ecológica de áreas de pastizal del Parque Tornquist afectadas por pinos invasores. Se presentan los cambios observados en diferentes variables utilizadas como indicadores de recuperación (cobertura de vegetación, riqueza específica, cobertura de especies exóticas, porcentaje de suelo desnudo, composición y formas de vida de especies vegetales, pH del suelo) luego de la remoción de stands maduros y de renovales de *Pinus halepensis* en dos áreas con diferentes historias de invasión y se evalúa la capacidad de recuperación del pastizal natural ante distintas alternativas de control de pinos (raleo y tala rasa) y luego de acciones complementarias que *a priori* podrían acelerar el proceso de recuperación (remoción de acículas de pino, disturbio superficial del suelo para favorecer el proceso de

germinación de las semillas del banco y enriquecimiento con semillas provenientes de áreas prístinas de pastizal).

Así, los análisis desarrollados en este capítulo están orientados a poner a prueba un conjunto de hipótesis: a) que los pastizales naturales del Parque Tornquist exhiben una alta capacidad de recuperación luego de la remoción de pinos invasores, tanto en el caso del corte de pinos adultos como en el clareo de renovales, b) que la velocidad de recuperación de la estructura y de la composición de especies será mayor para áreas con remoción total de los pinos (tala rasa) que para sectores con reducciones de la densidad (raleo), c) que el corte de los árboles es seguido por un incremento en la cobertura de especies exóticas, pero esta situación se reduce a medida que pasa el tiempo y se produce la recuperación de la vegetación nativa, d) que las condiciones creadas luego del control de la especie invasora favorecen el reclutamiento de renovales de pinos en función de la disponibilidad de fuentes cercanas de propágulos y e) que el retiro de acículas, el disturbio superficial del suelo y el agregado de suelo con semillas provenientes de áreas no invadidas aceleran la recuperación de la vegetación luego del corte de los árboles invasores.

SITIO DE ESTUDIO

La evaluación de la recuperación de la vegetación luego del control de pinos invasores se realizó sobre dos poblaciones espontáneas de *Pinus halepensis* ubicadas en las laderas sur y sudoeste del Cerro Dr. Serrano, en el Parque Provincial Ernesto Tornquist. El primer bosque corresponde a un stand denso de pinos ubicado a una altitud de entre 500 y 550 msnm, sobre la ladera sudoeste del Cerro Dr. Serrano (Figura 21). La edad aproximada del stand es de veinte años, considerando que su establecimiento se produjo espontáneamente luego del incendio ocurrido en 1987 en el sector (Zalba 1995). El segundo núcleo está representado por renovales de pino creciendo en muy alta densidad entre los 650 y 750 msnm de altitud sobre la ladera sur del mismo cerro. Este sector correspondía a un bosque de antigüedad similar al anterior, que fue afectado por un incendio en febrero de 2003, cuando la densidad de ejemplares adultos alcanzaba los 200 a 600 pinos/ha (Cuevas 2005). Los árboles resultaron totalmente quemados por el fuego, permaneciendo muertos en pie en el sitio, y bajo su canopia se estableció el stand de renovales de pino estudiado (Figura 22).



Figura 21. Stand de pinos maduro considerado como parte del estudio de recuperación de la vegetación en el Parque Tornquist. A: ubicación del bosque sobre la ladera sudoeste del Cerro Dr. Serrano y B: interior del bosque estudiado antes de las acciones de control.



Figura 22. Stand de pinos considerado como parte del estudio de recuperación de la vegetación en el Parque Tornquist. A: bosque de pinos quemado sobre la ladera sur del Cerro Dr. Serrano casi cuatro años después de ser alcanzado por el incendio de febrero de 2003 y B: interior del stand de renovales de pinos con presencia de árboles adultos quemados en pie.

MÉTODOS

Tala total y parcial de pinos maduros y acciones complementarias de restauración

En noviembre de 2006 se delimitaron seis áreas de 26 m x 12 m dispuestas en dos bloques en el bosque maduro de *Pinus halepensis* descrito anteriormente. En cada bloque se establecieron tres tipos de control: uno en el que se cortaron todos los pinos (tala rasa o tala completa, TC), otro donde se cortó parte de los pinos presentes hasta llevar la densidad a valores aproximadamente equivalentes a la sexta parte de la abundancia original (raleo o

tala parcial, TP; Figura 23) y otro en que se mantuvieron los pinos en pie (sin tala, ST). El corte de los ejemplares se realizó con motosierras, a 10 cm del suelo, permaneciendo el tocón en el sitio y retirando los restos de pinos de las áreas clareadas.

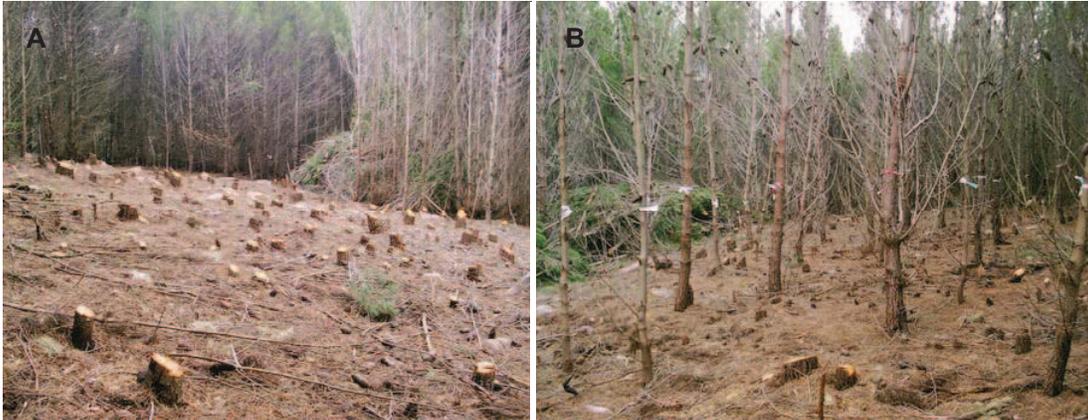


Figura 23. Áreas correspondientes al estudio de la recuperación del pastizal natural ante diferentes acciones de control de pinos. A: área con tala completa (TC) y B: área con tala parcial (TP).

En cada una de las seis áreas descritas se dispusieron ocho parcelas de 2 m x 2 m ubicadas una junto a la otra, y todas a más de 5 m del borde para reducir el efecto de la sombra del bosque circundante (Figura 24). A cada parcela se le asignó al azar uno de los cuatro tratamientos evaluados: en dos de ellas se removió el total de las acículas de pino (remoción de acículas, RA), en otras dos se agregó suelo extraído de áreas de pastizal no invadido (agregado de suelo, AS), en dos se removieron las acículas y se produjo una alteración mecánica superficial del suelo (remoción y disturbio, RD) y las dos últimas parcelas de cada área se mantuvieron como controles, sin aplicar ninguna medida de manejo complementaria (control, CO; Figuras 25 y 26). La extracción de acículas se realizó manualmente, mientras que para la alteración del suelo se desagregó con una palita de jardín una capa superficial de suelo de 2 cm de espesor. Los sitios de donde se extrajo suelo fueron seleccionados al azar y en cada punto se removieron los 2 cm superiores en un área de aproximadamente 1 m². Este suelo fue transportado en bolsas y esparcido sobre las parcelas correspondientes.



Figura 24. Área totalmente talada (TC) mostrando la disposición de las ocho parcelas de 2 m x 2 m donde se aplicaron los tratamientos complementarios de restauración.



Figura 25. Parcelas sujetas a acciones complementarias de restauración. A: Detalle de una parcela donde se mantuvieron las acículas sobre el suelo y B: Detalle de una parcela donde se retiraron las acículas.

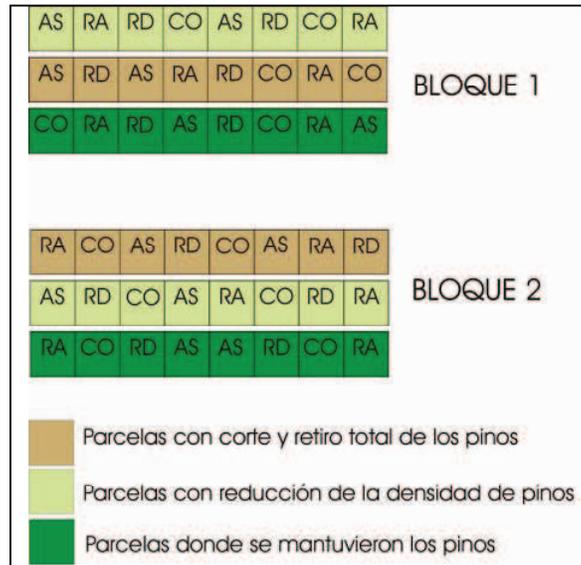


Figura 26. Diseño del experimento de restauración. RA: remoción de acículas, AS: agregado de suelo, RD: remoción de acículas y disturbio superficial y CO: control sin acciones complementarias.

Durante 22 meses se siguió la evolución de las parcelas correspondientes a cada tratamiento con una frecuencia bimensual, registrando el porcentaje de suelo desnudo y la cobertura de cada una de las especies vegetales presentes siguiendo una modificación de la escala de Braun-Blanquet (Sutherland 1996). A partir de estos datos se calcularon la cobertura total de la vegetación, la riqueza específica y la cobertura de especies exóticas para cada combinación de tratamientos y se describió el comportamiento de cada una de las variables a lo largo del período de muestreo. La determinación de las especies vegetales se realizó mediante el uso de claves (Cabrera 1969) y la nomenclatura se actualizó de acuerdo con Zuloaga & Morrone (1996, 1999).

Si bien los objetivos del muestreo inicialmente se establecieron para evaluar la recuperación de las parcelas por varios años, el monitoreo debió suspenderse a los 22 meses debido a un incendio ocurrido en octubre de 2008 que afectó a cuatro de las seis áreas de estudio, permaneciendo intactas sólo una de las áreas donde se cortaron todos los pinos y un área sin tala (control). De esta forma, el periodo de muestreo comenzó en noviembre de 2006 y finalizó en septiembre de 2008, utilizándose los valores correspondientes al último relevamiento previo al incendio como estado final del proceso analizado.

Análisis estadístico

Para el análisis se empleó un Anova en bloques con parcelas divididas, representado por dos bloques y dentro de cada bloque, las áreas de 26 m x 12 m que aleatoriamente se

designaron a los tratamientos TC, TP y ST, representando éstos el factor principal (factor corte, n=3). El factor secundario (factor suelo, n=4) correspondió a las parcelas de 2 m x 2 m, cada una de ellas con dos réplicas. Estas réplicas fueron promediadas para obtener un valor por tratamiento.

Se utilizó el programa InfoStat (2008) para realizar los análisis de varianza de cada variable estudiada (porcentaje de suelo desnudo, cobertura de vegetación, riqueza específica y cobertura de especies exóticas) según los diferentes tratamientos al momento de realizarse las acciones de control y nuevamente al momento del último muestreo (22 meses después del corte). Los datos que no cumplían con los requisitos de homocedasticidad fueron transformados. Así, las variables porcentaje de suelo desnudo, cobertura de vegetación total y cobertura de especies vegetales exóticas fueron transformadas mediante la función arcoseno de la raíz cuadrada, y la riqueza de especies a la función raíz cuadrada. En los casos en que se detectó una interacción significativa en el análisis de varianza, se procedió a la realización de análisis de varianza simples para cada factor por separado.

Composición florística y formas de vida

Se estudió la variación en la composición florística de las áreas clareadas bajo diferentes medidas de control y en distintos momentos de la sucesión desde el corte y retiro de los pinos. Mediante el programa XStat se realizaron análisis de componentes principales (ACP) a partir de la matriz de covarianza del porcentaje de cobertura de cada especie, datos previamente transformados al arcoseno de la raíz cuadrada. Se evaluó la variación en la composición florística en las áreas donde se talaron todos los pinos y en las áreas donde se redujo la densidad de los árboles al inicio de las acciones de control (noviembre de 2006) y en las dos primaveras siguientes (septiembre de 2007 y 2008).

También se estudió la variación en la proporción de grupos funcionales vegetales de las áreas sujetas a diferentes medidas de control. Para ello se clasificó a las especies siguiendo el criterio de hábito de crecimiento en gramíneas y graminoides, latifoliadas (dicotiledóneas herbáceas), arbustos y sufrútices y árboles (Noble & Gitay 1996) y se estimaron los porcentajes de cobertura de cada grupo. Las estimaciones se realizaron al momento de implementar las acciones de control (noviembre de 2006) y en las dos primaveras siguientes (septiembre de 2007 y 2008) para todas las áreas de manejo.

Análisis del pH del suelo

Para evaluar la evolución del pH del suelo luego de casi dos años del corte y retiro de pinos se tomaron muestras de suelo del área talada que no fue afectada por el incendio ocurrido en octubre de 2008. Este valor fue comparado con el pH del suelo del bosque de pinos lindante al área clareada y de un área de pastizal no invadida ubicada a 100 m de distancia.

En diciembre de 2008 se seleccionaron al azar cinco tocones en el área clareada y cinco árboles dentro del bosque en pie. En cada caso se extrajeron dos muestras de suelo, una próxima al tocón o tronco y otra a un metro de distancia. Se tomaron también cinco muestras de suelo dispuestas en sitios al azar en el pastizal no invadido distante a 100 m del bosque. Todas las muestras de suelo correspondían a cilindros de 10 cm de profundidad y 7 cm de diámetro.

Las 25 muestras se dispusieron en bandejas durante 20 días hasta que el suelo quedó completamente seco. El suelo proveniente de cada muestra fue tamizado y por cada tratamiento se pesaron dos sub-muestras de 10 g que fueron colocadas en vasos de precipitado. A una sub-muestra se le agregaron 25 ml de agua destilada para medir el pH actual y a la otra 25 ml de solución de cloruro de potasio 1 N (7,46 g de KCl en 1000 ml de agua destilada) para establecer el pH potencial del suelo (Duchaufour 1978, Sutherland 1996). Se mezcló el suelo con cada solución y se dejó en reposo durante una hora. Cada muestra se volvió a mezclar con agitador magnético y se midió el pH con un pH-metro con electrodo de vidrio, calibrado con solución estándar a pH=7, que fue lavado entre las mediciones.

Ambos valores de pH, el actual y el potencial, se determinaron simultáneamente. El primero para determinar la acidez definida por la actividad de los iones H^+ presentes en la solución del suelo; y el segundo, asociado a los iones H^+ adsorbidos al complejo de cambio y que pueden ser desplazados a la solución de suelo por otros cationes, para indicar el grado de acidez intercambiable (Duchaufour 1978).

Se realizaron análisis de varianza simples para evaluar posibles diferencias en los valores de pH del suelo entre el área clareada, el bosque y el pastizal no invadido. También se analizaron, mediante test t de diferencia de medias, posibles cambios en el pH del suelo de acuerdo a la distancia de las muestras al tronco o al tocón de los pinos estudiados. Para cumplir con los requisitos de homocedasticidad todos los datos fueron transformados previamente a su logaritmo natural.

Corte de renovales de pinos en áreas de recolonización post-incendio

En diciembre de 2006, durante dos jornadas de trabajo con ayuda de voluntarios, se removieron todos los renovales de pino en un área de aproximadamente 2 ha ubicada sobre la ladera sur del Cerro Dr. Serrano, descrita en la sección Sitio de Estudio de este capítulo. Los pinos fueron cortados con tijeras y sierras de mano o arrancados de raíz en el caso de los ejemplares más pequeños.

Inmediatamente después del corte se delimitaron ocho parcelas fijas de 3 x 3 m dentro del área clareada: en cuatro de ellas se retiraron los restos de los ejemplares cortados y en cuatro se dejaron esparcidos sobre el suelo, tal como habían quedado luego del control. Otras cuatro parcelas de la misma medida se dispusieron en un sector lindante donde permanecían los renovales de pino en pie y que actuaron como controles (Figura 27). El tamaño y forma de las parcelas se ajustó a las recomendaciones de Sutherland (1996) para la estimación de valores de cobertura de vegetación en áreas de pastizal y a trabajos previos en el área de estudio.



Figura 27. Parcelas de control de renovales de pino. A: corte y retiro de los restos de pinos y B: corte de los pinos y permanencia de los restos.

Durante 22 meses se siguió la evolución de la vegetación en forma bimensual, registrando las especies vegetales presentes y la cobertura de cada una de ellas, así como el porcentaje de suelo desnudo y la cobertura de los restos de los pinos cortados cuando correspondía. A partir de estos datos se calcularon la cobertura total de la vegetación, la riqueza específica y la cobertura de especies exóticas para todas las parcelas y su variación en el tiempo.

Complementariamente a la evolución de la cobertura de la vegetación se estudió la variación en la proporción de grupos funcionales vegetales de las áreas sujetas a diferentes

medidas de control. Se clasificó a las especies vegetales encontradas siguiendo el criterio de hábito de crecimiento y se analizaron los porcentajes de cobertura de gramíneas y graminoides, latifoliadas, arbustos o sufrútices y árboles (Noble & Gitay 1996) al inicio del estudio (diciembre de 2006) y durante las dos primaveras siguientes (octubre de 2007 y de 2008) para todas las áreas de manejo.

Se evaluaron posibles diferencias en cada una de las variables estudiadas según el tipo de tratamiento realizado sobre las parcelas. A través del programa InfoStat (2008) se realizaron análisis de varianza simples para comparar los valores de cobertura de la vegetación, de cobertura de especies exóticas y de riqueza específica entre las parcelas con corte y retiro de restos de renovales, con corte y permanencia de los restos y las parcelas que actuaron como controles (renovales en pie) al momento del último muestreo (22 meses de transcurridas las acciones de corte). Los datos que no cumplían con los requisitos de homocedasticidad fueron transformados. Así, las variables cobertura de vegetación total y cobertura de especies vegetales exóticas fueron transformadas mediante la función arcoseno de la raíz cuadrada, y la riqueza de especies a la raíz cuadrada.

Si bien los objetivos del muestreo inicialmente se establecieron para evaluar la recuperación de las parcelas durante un largo período, el monitoreo debió suspenderse a los 22 meses debido a que el incendio ocurrido en octubre de 2008 afectó en este caso a la totalidad de las parcelas de este estudio. De esta forma, el periodo de muestreo comenzó en diciembre de 2006 y finalizó en octubre de 2008.

RESULTADOS

Tala total y parcial de pinos maduros y acciones complementarias de restauración

La densidad promedio de pinos en el bosque estudiado, calculada en función de los árboles cortados en cada parcela, fue de 9300 pinos/ha (ES=154). El rango de valores de los diámetros del tronco a 10 cm del suelo varió entre 2 y 19 cm, promediando 8,6 cm (ES=0,7).

Las acciones de corte llevaron la densidad de pinos a cero en las dos áreas taladas completamente (TC) y a 1122 y 1378 pinos/ha en las dos áreas taladas parcialmente (TP), mientras que la densidad se mantuvo en 9060 y 9870 pinos/ha, respectivamente, en las dos áreas de bosque que sirvieron de control (ST).

Al momento de realizarse las acciones complementarias de restauración no se registraron diferencias en los valores de cobertura total de vegetación ($F=0,08$; $p=0,92$; $n=48$), así como tampoco en los valores de riqueza específica ($F=1,23$; $p=0,31$; $n=48$) ni de cobertura de especies exóticas ($F=0,68$; $p=0,58$; $n=48$) entre las parcelas donde se aplicaron los diferentes tratamientos: remoción de acículas (RA), remoción de acículas y disturbio superficial del suelo (RD), agregado de suelo (AS) y sin tratamiento (CO). En esta fase inicial del estudio, las parcelas donde las acículas no fueron removidas (AS y CO) mostraron porcentajes de suelo desnudo inferiores al 1% y coberturas de acículas superiores al 90%; mientras que en las parcelas donde sí se removieron las acículas (RA y RD), el porcentaje de suelo desnudo alcanzó valores cercanos al 90% como consecuencia de la intervención. La Tabla 3 resume los promedios obtenidos para estas variables en cada tipo de parcela al inicio del estudio.

Tabla 3. Valores promedio de cobertura de vegetación, riqueza específica, cobertura de especies exóticas, porcentaje de suelo desnudo y cobertura de acículas para las parcelas con remoción de acículas (RA), con remoción de acículas y disturbio superficial del suelo (RD), con agregado de suelo (AS) y sin tratamiento (CO) al inicio del estudio. Entre paréntesis se presentan los valores de error estándar. Letras iguales indican ausencia de diferencias significativas ($p<0,05$).

| | RA (n=12) | RD (n=12) | AS (n=12) | CO (n=12) |
|------------------------------------|------------------------|-------------------------|-------------------------|-------------------------|
| Cobertura de vegetación (%) | 2,1(0,3) ^a | 1,8 (0,3) ^a | 1,2 (0,3) ^a | 1,4 (0,3) ^a |
| Riqueza específica | 1 (0,21) ^a | 0,9 (0,19) ^a | 0,5 (0,15) ^a | 0,7 (0,25) ^a |
| Cobertura de especies exóticas (%) | 0,8 (0,1) ^a | 0,6 (0,1) ^a | 0,8 (0,2) ^a | 0,2 (0,03) ^a |
| Porcentaje de suelo desnudo (%) | 88,7 (1,1) | 90 (1,2) | 0,8 (0,3) | 0,6 (0,3) |
| Cobertura de acículas (%) | - | - | 90 (1,44) | 93,3 (0,83) |

Cambios en el porcentaje de suelo desnudo y en la cobertura de acículas

El porcentaje de suelo desnudo mostró una evolución similar para cada tratamiento complementario de restauración durante los 22 meses de monitoreo, tanto en las áreas de corte total como en las de tala parcial. En todos los casos, las parcelas en las que no se removieron las acículas (AS y CO) mostraron porcentajes bajos de suelo desnudo a lo largo de todo el estudio, con ligeros incrementos a partir del sexto mes, que no superaron nunca el 12%. Por su parte, las parcelas en las que se removieron las acículas (RA y RD), mostraron porcentajes de suelo desnudo superiores al 60% durante el primer año como consecuencia del retiro del mantillo. Este porcentaje disminuyó considerablemente durante el segundo año de seguimiento hasta alcanzar valores semejantes a los de las parcelas sin remoción al final del periodo de muestreo. Una marcada diferencia mostraron los controles

sin corte de árboles, donde desde el cuarto mes todas las parcelas exhibían porcentajes de suelo desnudo inferiores al 5%, independientemente del tratamiento aplicado (Figura 28).

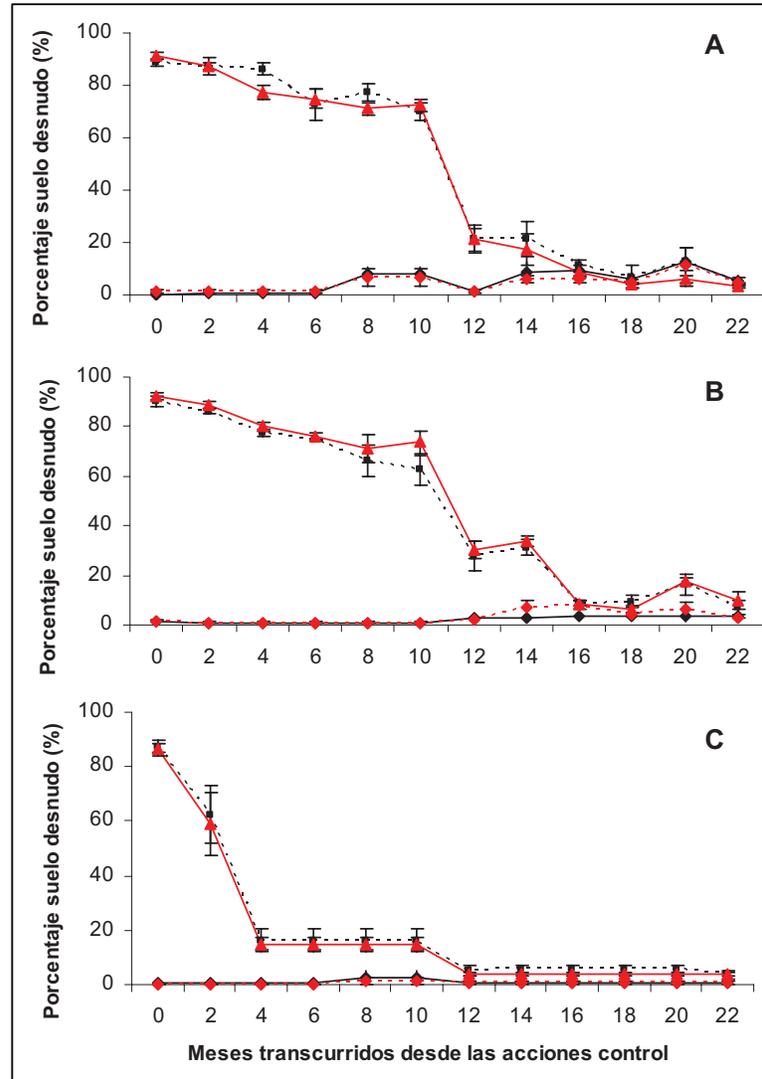


Figura 28. Cambios en el porcentaje de suelo desnudo luego del corte de pinos y de la aplicación de medidas complementarias de restauración. A: áreas donde se realizó tala completa (TC); B: áreas con tala parcial (TP) y C: áreas de bosque sin talar (ST) Línea roja entrecortada: agregado de suelo (AS); línea negra continua: control (CO); línea negra entrecortada: remoción de acículas (RA) y línea roja continua: remoción de acículas y disturbio superficial del suelo (RD). Las barras representan los valores del error estándar.

Al final del estudio no se detectaron diferencias significativas en el porcentaje de suelo desnudo entre las áreas donde se cortaron todos los pinos y las de raleo ($F=0,86$; $p=0,39$; $n=48$); así como tampoco entre los distintos tratamientos aplicados sobre el suelo de estas áreas ($F=1,60$; $p=0,28$; $n=48$).

La cobertura de acículas varió de manera diferencial según el tipo de clareo y también de acuerdo los distintos tratamientos aplicados sobre el suelo. Dentro de las áreas de corte total, las parcelas sin remoción de acículas (AS y CO) mostraron una disminución progresiva en la cobertura de acículas a lo largo de los meses de estudio, que alcanzó al 20% de la cobertura original al final del monitoreo. Las parcelas con remoción inicial de acículas (RA y RD) exhibieron un pequeño aumento durante el primer verano, manteniéndose luego una cobertura de apenas un 3,7% a 5,3%. En las áreas de corte parcial de los pinos se observó que la disminución en la cobertura de acículas en las parcelas con agregado de suelo y control (AS y CO) resultó mucho menos marcada que en sus equivalentes de tala completa, alcanzando al final del estudio un 75% a 76,2% de cobertura; mientras que parcelas inicialmente libres de acículas mostraron un aumento en esta variable que alcanzó valores del 21,2% al 26,2% a los 22 meses. En ambos casos, se observó un pico en la cobertura de acículas al verano siguiente de establecidas las áreas clareadas. En los controles sin tala, la cobertura de acículas se mantuvo por encima del 70% en todas las parcelas luego de los cuatro meses de aplicadas las acciones de manejo.

Cambios en la cobertura de la vegetación

El porcentaje de cobertura de la vegetación mostró un aumento a lo largo del periodo de estudio, tanto en las áreas de corte total como en las de tala parcial. En el primer caso, todos los tratamientos aplicados sobre el suelo exhibieron un patrón de evolución semejante, observándose valores de cobertura de vegetación levemente mayores en las parcelas donde se removieron las acículas (RA y RD). Al año de las acciones de control, las parcelas donde se retiraron las acículas mostraron valores de cobertura vegetal de entre el 55 y el 60% y aquellas en las que no se quitaron, porcentajes de 32,5 a 33,7%. A los dos años estos valores aumentaron a 83,5-83,7% y 70-71,2%, respectivamente. En las áreas donde se redujo la densidad de pinos, el porcentaje de cobertura de la vegetación también mostró un aumento a partir del momento del corte, pero con un descenso marcado entre los 14 y 16 meses de iniciadas las tareas de control (diciembre de 2007 a febrero de 2008), momento que coincidió con un aumento en la cobertura de acículas sobre el suelo. Al año de la intervención, las parcelas donde se retiraron las acículas mostraron valores de cobertura vegetal del 35 al 41,4% y las que conservaban las acículas de apenas 16,2 a 17,5%. A los dos años estos valores aumentaron a 58,7-60% y a 18,7-21,2%, respectivamente. No ocurrió lo mismo en las áreas donde se mantuvieron los pinos en pie, donde todas las parcelas mostraron valores muy bajos de cobertura de vegetación a lo largo de todo el estudio, independientemente del tratamiento realizado sobre el suelo, no superando en ningún caso el 2,5% de cobertura (Figura 29).

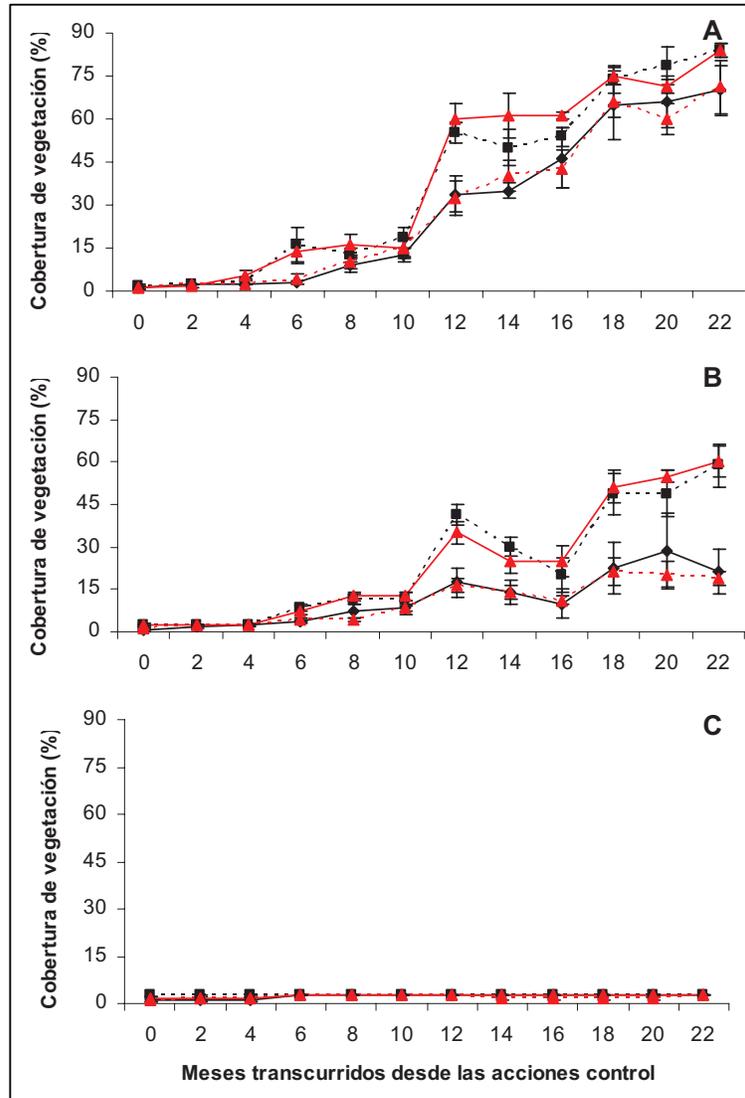


Figura 29. Cambios en la cobertura de la vegetación luego del corte de pinos y de la aplicación de medidas complementarias de restauración. A: áreas donde se realizó tala completa (TC); B: áreas con tala parcial (TP) y C: áreas de bosque sin talar (ST). Línea roja entrecortada: agregado de suelo (AS); línea negra continua: control (CO); línea negra entrecortada: remoción de acículas (RA) y línea roja continua: remoción de acículas y disturbio superficial del suelo (RD). Las barras representan los valores del error estándar.

Al final del estudio el porcentaje de cobertura de la vegetación resultó significativamente mayor en las áreas donde se cortaron todos los pinos, intermedio en las áreas donde se redujo la densidad de pinos y significativamente inferior en las áreas sin talar ($F=76,7$; $p=0,0001$; $n=48$). La Figura 30 muestra el aspecto general de una de las áreas con corte y retiro de todos los pinos y una con clareo parcial al final del muestreo. En el primer caso no se observaron diferencias significativas en la cobertura de vegetación entre los cuatro tratamientos aplicados al suelo ($F=1,29$; $p=0,32$; $n=16$), superando ésta el 70%, en todos los casos. En cambio, en las áreas donde se redujo la densidad de pinos, la aplicación de

medidas complementarias de restauración resultó en diferencias en el porcentaje de cobertura de la vegetación: las parcelas RA y RD mostraron una cobertura de vegetación significativamente mayor que las parcelas AS y CO ($F=12,89$; $p=0,000$; $n=16$; Figura 31).



Figura 30. A: área sujeta a corte total de pinos y B: área con reducción de la densidad, 22 meses después de las acciones de control.

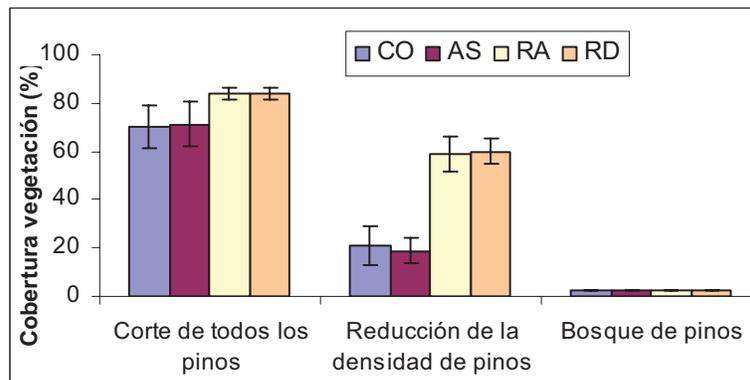


Figura 31. Porcentaje de cobertura vegetal en las áreas con tala total y parcial y en los bosques sin corte al final del periodo de estudio, en función del tipo de medidas complementarias de restauración aplicadas: control (CO), agregado de suelo (AS), remoción de acículas (RA) y remoción de acículas y disturbio superficial del suelo (RD). Las barras representan los valores del error estándar.

Cambios en la riqueza específica

Luego del corte y retiro de los pinos las áreas controladas mostraron un aumento continuo en el número de especies vegetales que resultó levemente superior para el tratamiento de corte total. En estas áreas, las parcelas ya alcanzaban entre 11,75 y 14,75 especies en promedio al año de estudio y valores de 15,2 a 18,2 especies a los 22 meses. En las áreas donde se redujo la densidad de pinos, la riqueza promedio de especies también aumentó, pero en menor medida, alcanzando un promedio de 8,5 a 9,75 especies por parcela al año

del clareo y valores de 10,5 a 14 especies a los 22 meses. Todas las parcelas mostraron aumentos continuos en los valores de riqueza específica a lo largo del estudio, independientemente del tratamiento realizado sobre el suelo. Sin embargo, aquellas parcelas que conservaron las acículas y sobre las que no se realizaron acciones complementarias de restauración (CO) mostraron los menores valores de riqueza de especies, tanto en las áreas raleadas como en las taladas. En las áreas sin tala de árboles, la riqueza específica resultó siempre menor a tres, sin detectarse variaciones asociadas a los tratamientos de restauración (Figura 32).

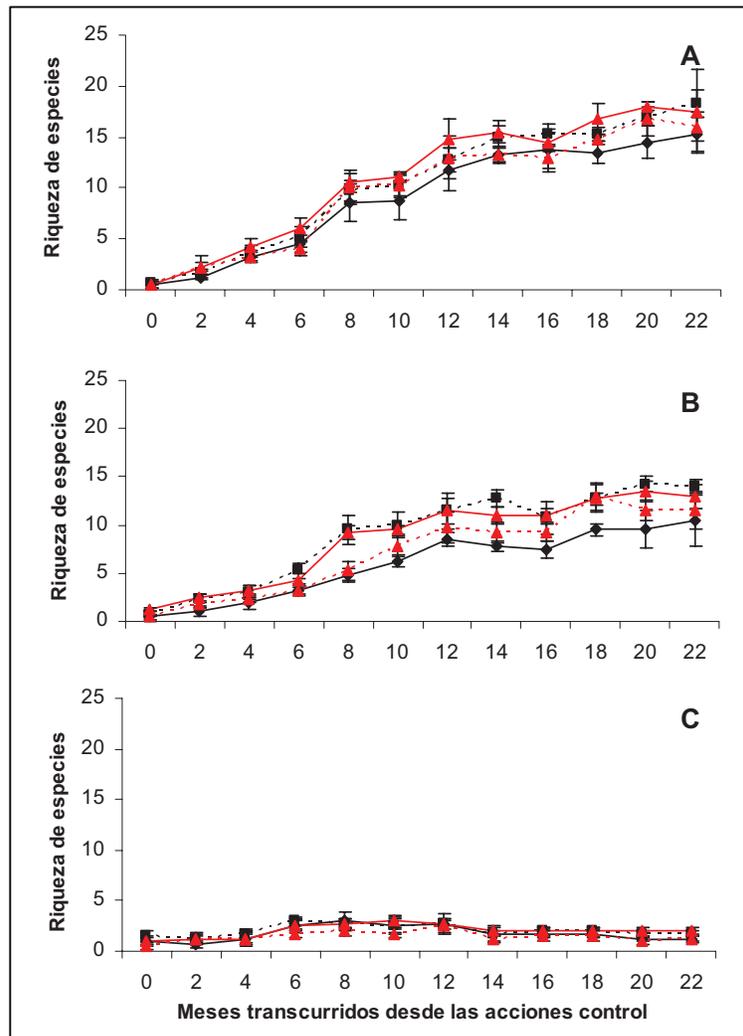


Figura 32. Cambios en la riqueza de especies vegetales luego del corte de pinos y de la aplicación de medidas complementarias de restauración. A: áreas donde se realizó tala completa (TC); B: áreas con tala parcial (TP) y C: áreas de bosque sin talar (ST). Línea roja entrecortada: agregado de suelo (AS); línea negra continua: control (CO); línea negra entrecortada: remoción de acículas (RA) y línea roja continua: remoción de acículas y disturbio superficial del suelo (RD). Las barras representan los valores del error estándar.

Al final del estudio la riqueza de especies vegetales resultó significativamente mayor en las áreas totalmente clareadas de pinos, intermedia en las áreas en que se redujo la densidad de pinos y significativamente inferior en las áreas de bosque sin corte ($F=80,37$; $p=0,0001$; $n=48$). No se observaron diferencias significativas en la riqueza de especies dentro de cada tipo de corte (total y parcial) en función de los distintos tratamientos complementarios de restauración ($F=0,94$, $p=0,43$; $n=32$; Figura 33).

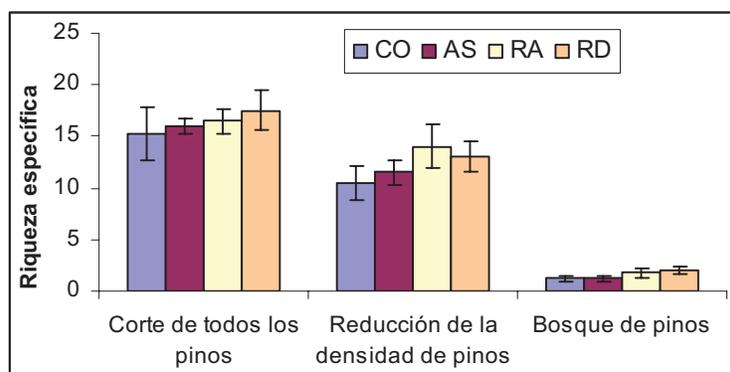


Figura 33. Riqueza de especies vegetales en las áreas con tala total y parcial y en los bosques sin corte al final del periodo de estudio en función del tipo de medidas complementarias de restauración aplicadas: control (CO), agregado de suelo (AS), remoción de acículas (RA) y remoción de acículas y disturbio superficial del suelo (RD). Las barras representan los valores del error estándar.

Cambios en la cobertura de especies exóticas

En las áreas donde se cortaron los pinos, la cobertura de especies vegetales exóticas mostró un aumento en los primeros meses de aplicadas las acciones de control, acompañando lo que ocurría con la cobertura total de la vegetación, y posteriormente una disminución a partir de los 18 meses. En el caso de las áreas de corte total, la cobertura de especies exóticas alcanzó valores máximos entre los 12 y los 18 meses; las áreas liberadas de acículas tuvieron una mayor cobertura de especies exóticas (31%) a los 12-14 meses; mientras que en aquellas donde las acículas permanecieron en el sitio se observó un pico máximo (20 a 22%) a los 18 meses. La misma situación se repitió en las áreas donde se redujo la densidad de pinos, siendo los valores máximos de cobertura de exóticas algo menores a los descriptos anteriormente y alcanzando un 10,7% a un 17,5% a los 18 meses. En las áreas de bosque sin corte de pinos, la cobertura de especies exóticas resultó menor al 1,3% a lo largo de todo el periodo de estudio (Figura 34).

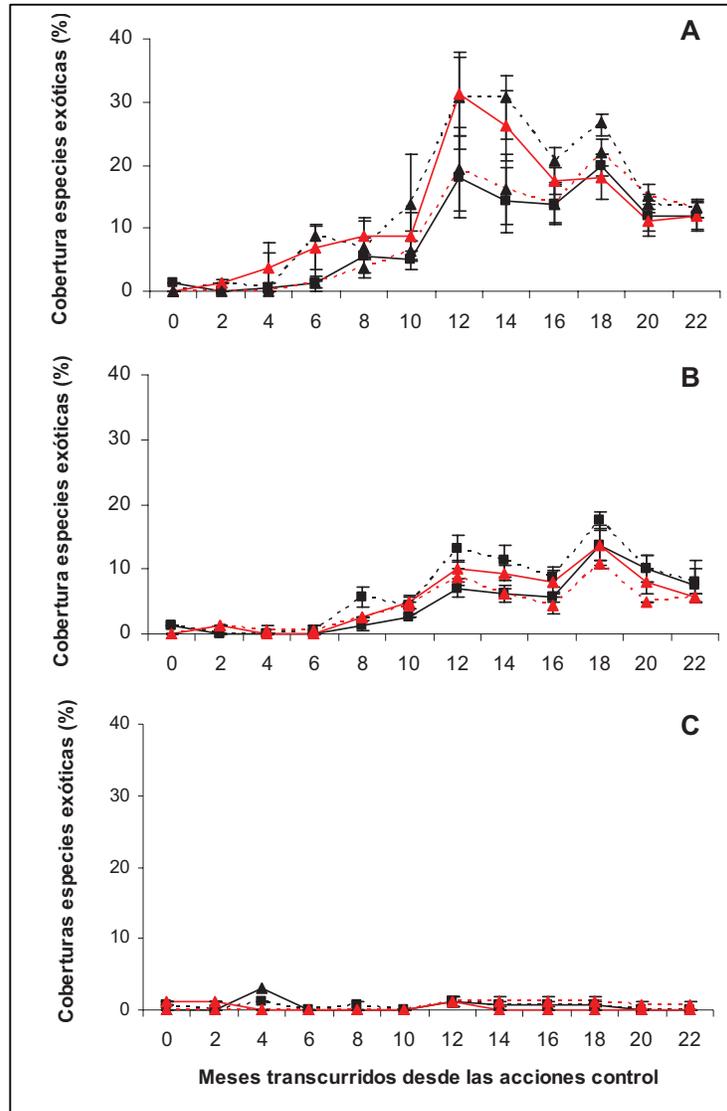


Figura 34. Cambios en la cobertura de especies exóticas luego del corte de pinos y la aplicación de medidas complementarias de restauración. A: áreas donde se realizó tala completa (TC); B: áreas con tala parcial (TP) y C: áreas de bosque sin talar (ST). Línea roja entrecortada: agregado de suelo (AS); línea negra continua: control (CO); línea negra entrecortada: remoción de acículas (RA) y línea roja continua: remoción de acículas y disturbio superficial del suelo (RD). Las barras representan los valores del error estándar.

Al final del estudio la cobertura de especies vegetales exóticas aún resultaba significativamente superior en las áreas clareadas respecto al suelo del bosque de pinos; y a su vez, las áreas totalmente libres de pinos presentaron una cobertura de exóticas significativamente mayor a la de las áreas de corte parcial ($F=56,7$; $p=0,0001$; $n=48$). No se detectaron diferencias significativas entre los distintos tratamientos complementarios dentro de cada tipo de tala (parcial y total; $F=0,31$; $p=0,82$; $n=32$; Figura 35).

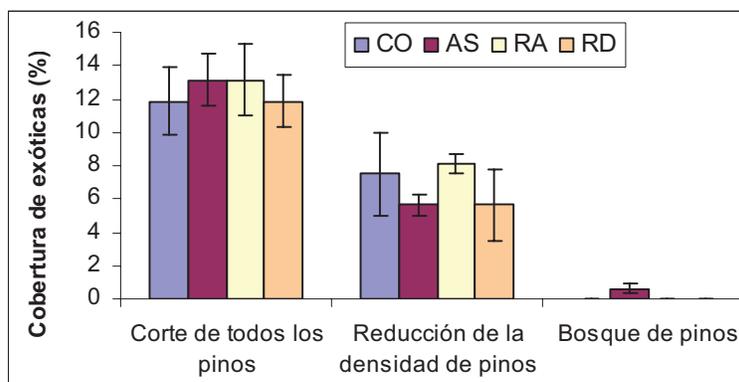


Figura 35. Cobertura de especies vegetales exóticas en las áreas con tala total y parcial y en los bosques sin corte al final del periodo de estudio en función del tipo de medidas complementarias de restauración aplicadas: control (CO), agregado de suelo (AS), remoción de acículas (RA) y remoción de acículas y disturbio superficial del suelo (RD). Las barras representan los valores del error estándar.

El reclutamiento de renovales de pinos post-corte resultó muy bajo. Tan sólo tres renovales de *Pinus halepensis* fueron observados a lo largo de los meses de estudio en las áreas donde se cortaron y retiraron todos los árboles y apenas un renoval en las áreas con reducción de densidad de árboles. Las áreas de bosque no mostraron reclutamiento de pinos.

Cambios en la composición de especies

A lo largo del trabajo se identificaron un total de 82 especies vegetales creciendo en las parcelas de muestreo, 78 fueron observadas en las áreas donde se cortaron y retiraron todos los pinos, 67 en las áreas donde se redujo la densidad de pinos y doce en las áreas que actuaron como controles (bosque de pinos). Del total de especies, el 31% correspondió a la familia Asteraceae y el 14,8% a Poaceae. El resto de las familias mejor representadas fueron: Apiaceae (6,75%), Caryophyllaceae (5,4%) y Fabaceae (4%), junto con Rosaceae, Verbenaceae, Malvaceae, Alliaceae, Oxalidaceae y Geraniaceae, las últimas con un 2,7% del total de especies. Las familias restantes incluyeron el 21,8% de las especies, todas con menor representación.

Las áreas donde se cortaron y retiraron todos los pinos mostraron una composición específica notoriamente distinta en cada una de las primaveras estudiadas (noviembre de 2006 y septiembre de 2007 y 2008), separándose claramente las parcelas correspondientes a las condiciones iniciales (bajo el bosque, noviembre de 2006) de aquellas correspondientes a los 10 y 22 meses de realizadas las acciones de control de pinos. El ACP permitió separar sobre el eje 1 (30% de la varianza) a las muestras de noviembre de

2006 de las de 2008; mientras que sobre el eje 2 (19% de la varianza) se separaron las parcelas de 2006 y 2008 de las de 2007. Al comienzo del muestreo sólo se detectaron tres especies en las muestras, todas ellas herbáceas: *Commelina* sp., *Pfaffia gnaphaloides* y *Setaria* sp. En la primavera de 2007 se identificaron un total de 32 especies, predominando las latifoliadas como *Ipheion uniflorum*, *Apium leptophyllum*, *Arenaria serpyllifolia*, *Hypochaeris chondrilloides*, *Pelletiera serpyllifolia*, *Viola tricolor*, *Setaria viridis*, *Senecio madagascariensis*, *Raphanus sativus* y *Gamochaeta* sp., entre otras. Mientras que al año siguiente (primavera de 2008) el total de especies aumentó a 44 y la diversidad estructural de las parcelas se incrementó, adicionándose a las latifoliadas, especies de gramíneas y arbustos o sufrútices como *Briza subaristata*, *Piptochaetium* sp., *Solidago chilensis*, *Pelletiera serpyllifolia*, *Aira* sp., *Achyrocline satureioides*, *Oxalis articulata*, *Baccharis articulata*, *Carduus acanthoides*, *Echium plantagineum*, *Abutilon terminale* y *Senecio pinnatus*, entre otras (Figura 36). La composición de especies no mostró variaciones entre los tratamientos complementarios de restauración realizados dentro de las áreas con tala total de pinos en ninguno de los tres momentos evaluados.

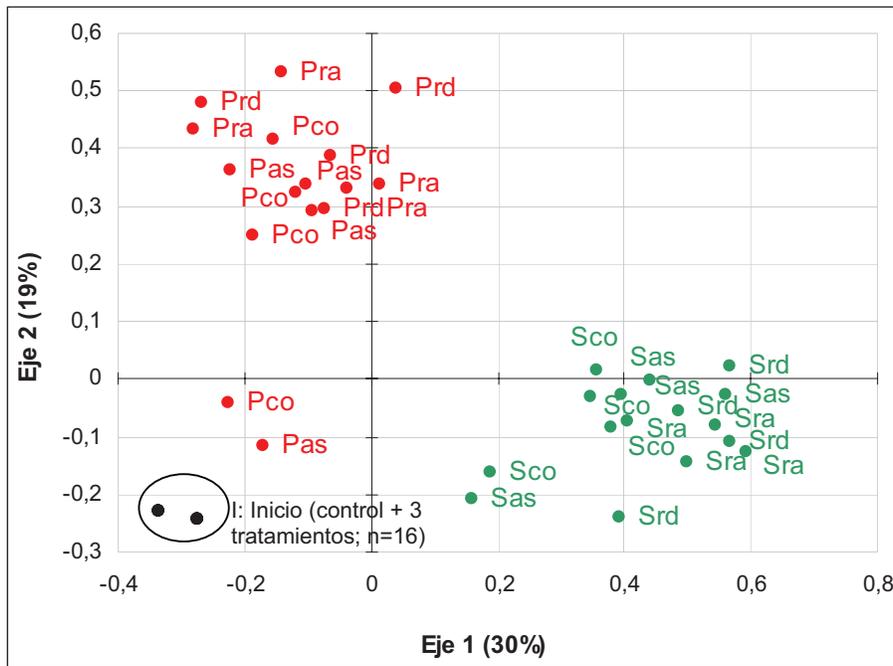


Figura 36. Ordenamiento de las parcelas según el Análisis de Componentes Principales de las áreas con corte y retiro de todos los pinos (TC). I (negro): parcelas en la primavera de 2006 (las parcelas de control y de los tratamientos aparecen superpuestas); P (rojo): parcelas en la primavera de 2007 y S (verde): parcelas en la primavera luego de 2008. Los tratamientos indican: agregado de suelo (as), control (co), remoción de acículas (ra) y remoción de acículas y disturbio superficial del suelo (rd).

Las áreas donde se redujo la densidad de los pinos del bosque también mostraron una composición de especies definida para cada uno de los tres muestreos, separándose claramente las muestras tomadas inmediatamente después de las acciones de control de aquellas a los 10 y 22 meses de seguimiento de la vegetación. El ACP permitió separar sobre el eje 1 (30% de la varianza) y el eje 2 (17% de la varianza) a las parcelas según las especies más representativas en cada fase del proceso de restauración. En noviembre de 2006 se encontraron sólo cuatro especies herbáceas: *Setaria* sp., *Eryngium serra*, *Dichondra* sp. y *Stipa trichotoma*. En la primavera de 2007 se identificaron un total de 33 especies, con predominio de *Apium leptophyllum*, *Ipheion uniflorum*, *Pelletiera serpyllifolia*, *Cichorium intybus*, *Silybum marianum*, *Hypochaeris chondrilloides*, *Viola tricolor*, *Linum selaginoides*, *Arenaria serpyllifolia* y *Senecio madagascariensis*. Durante el muestreo de la primavera siguiente, el total de especies aumentó a 37 y también lo hizo la diversidad estructural de las parcelas, caracterizadas ahora por *Baccharis articulata*, *Oxalis chrysantha*, *Piptochaetium* sp., *Achyrocline satureioides*, *Lucilia acutifolia*, *Paspalum* sp., *Aira* sp. y *Margyricarpus pinnatus*, entre otras (Figura 37). En este caso, la composición de especies tampoco mostró variaciones entre los tratamientos complementarios de restauración realizados sobre el suelo en ninguno de los tres momentos evaluados.

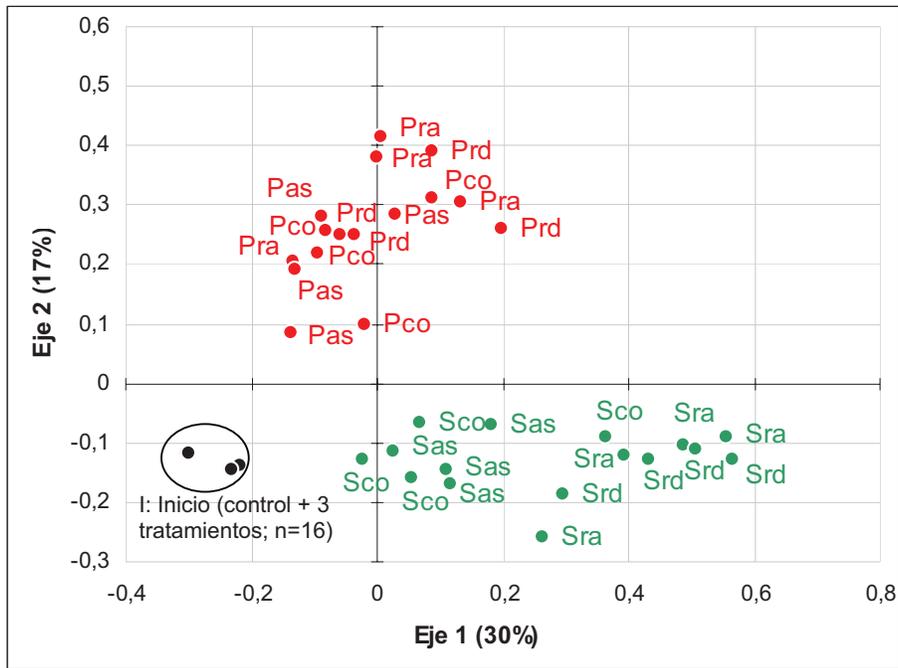


Figura 37. Ordenamiento de las parcelas según el Análisis de Componentes Principales de las áreas donde se redujo la densidad de pinos. I (negro): parcelas en la primavera de 2006 (las parcelas de control y de los tratamientos aparecen superpuestas); P (rojo): parcelas en la primavera de 2007 y S (verde): parcelas en la primavera de 2008. Los tratamientos indican: agregado de suelo (as), control (co), remoción de acículas (ra) y remoción de acículas y disturbio superficial del suelo (rd).

Por su parte, las áreas de bosque no mostraron cambios en la composición de especies a lo largo del tiempo de estudio. La vegetación en el suelo del bosque estuvo representada siempre por un pequeño conjunto de especies, las herbáceas *Eryngium serra*, *Setaria* sp., *Linum selaginoides*, *Juncus capillaris*, *Abutilon terminale*, *Ipheion uniflorum*, *Oxalis* sp., *Commelina* sp., *Dichondra* sp. y *Stipa trichotoma*, y las leñosas *Discaria americana* y *Prunus mahaleb*.

Cambios en la cobertura de grupos funcionales

Las áreas taladas de pinos, tanto en forma total como parcial, mostraron cambios en la abundancia relativa de los grupos funcionales vegetales estudiados desde el momento de aplicación de las acciones de control. A pesar de las diferencias en el porcentaje de cobertura del total de la vegetación entre ambos tratamientos de corte a lo largo del tiempo, la contribución relativa de cada grupo resultó muy semejante en cada muestreo.

Al inicio del estudio, la cobertura de vegetación en el bosque de pinos resultó inferior al 2,5%: la cuarta parte correspondía a especies latifoliadas y el resto a gramíneas. Esta representación se mantuvo a lo largo de todo el estudio en las áreas sin tala de árboles, o sea, bajo la canopia del bosque (Figura 38). A los diez meses de realizadas las acciones de clareo (primavera de 2007), el porcentaje de cobertura promedio de la vegetación ascendió al 45,3% en las áreas donde se cortaron y retiraron todos los pinos y al 27,6% en las que se redujo la densidad de árboles. En ambos casos, entre el 75 y el 78% de la cobertura total correspondió a especies latifoliadas (muchas de ellas exóticas como *Apium leptophyllum*, *Conium maculatum*, *Carduus acanthoides*, *Sonchus oleraceus*, *Arenaria serpyllifolia* y *Echium plantagineum*), entre el 16 y el 21% a la cobertura de gramíneas, entre el 3 y el 5% a arbustos y sufrútices y menos del 1% a plantas jóvenes de la especie arbórea exótica *Prunus mahaleb* (Figura 38 A). A casi dos años de la tala de los pinos (primavera de 2008), la cobertura promedio de la vegetación aumentó a 77,2% y a 39,7% en cada tipo de tratamiento (corte total y raleo respectivamente). En el primer caso, el 47% de la cobertura de la vegetación estuvo representada por especies latifoliadas, mientras que la cobertura de gramíneas aumentó a cerca de un 38% y la de arbustos y sufrútices a un 10%. En cuanto a las áreas con tala parcial de pinos, el 50% de la cobertura de la vegetación estuvo representada por especies latifoliadas, el 40% por gramíneas y el 12% por arbustos (Figura 38 B).

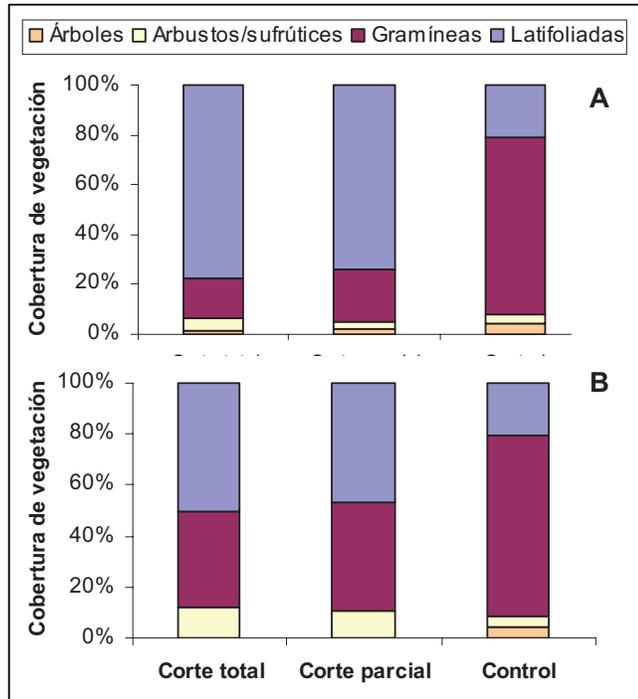


Figura 38. Contribución relativa de gramíneas, latifoliadas, arbustos y sufrútices y árboles a la cobertura total de la vegetación para las áreas clareadas (corte total y parcial de pinos) y las áreas sin tala (control). A: primavera de 2007 y B: primavera de 2008.

Cambios en el pH del suelo

El valor de pH actual del suelo del bosque de pinos fue de 5,4 (ES=0,06; n=10), el del sector clareado y libre de pinos desde hacía dos años de 5,6 (ES=0,05; n=10) y el del área de pastizal no invadida de 6,6 (ES=0,32; n=5).

En todas las muestras de suelo, la diferencia entre el pH actual y potencial resultó menor a la unidad. Ambos tipos de pH mostraron patrones similares al comparar estadísticamente los valores de los tratamientos evaluados, por lo que se describe a continuación sólo el comportamiento del pH potencial.

Las muestras de suelo del área de pastizal indicaron valores de pH potencial significativamente superiores a los encontrados en el bosque y en el área donde los pinos habían sido retirados dos años atrás ($F=21,61$; $p=0,0001$, $n=25$). Si bien esta última mostró valores de pH levemente superiores a los hallados en el suelo del bosque, estas diferencias no alcanzaron a ser significativas. En el bosque de pinos, el pH potencial del suelo próximo a los troncos de los pinos no se diferenció significativamente del pH potencial del suelo a una distancia de un metro ($t=-1,77$; $p=0,11$; $n=10$). Esta situación se repitió dentro del área

clareada, donde si bien el pH potencial del suelo próximo a los tocones pertenecientes a los pinos talados resultó algo inferior, esta diferencia no alcanzó a ser significativa ($t=-2,04$; $p=0,075$; $n=10$; Tabla 4).

Tabla 4. Valor medio \pm ES de pH potencial del suelo (en solución de KCl) para un área de bosque, un área clareada de pinos y un área de pastizal no invadido. Muestras tomadas junto al tronco y a 1m de distancia. Letras distintas indican diferencias significativas ($p<0,05$).

| | Próximo al tronco | A un metro del tronco |
|------------------------------|------------------------------|------------------------------|
| Bosque de pinos | 4,42 \pm 0,07 ^a | 4,6 \pm 0,06 ^a |
| Área clareada | 4,51 \pm 0,09 ^a | 4,77 \pm 0,08 ^a |
| Área de pastizal no invadido | | 5,81 \pm 0,36 ^b |

Corte de renovales de pinos en áreas de recolonización post-incendio

La densidad promedio de renovales de acuerdo a la cantidad de pinos cortados y arrancados fue de 65300 individuos/ha (ES=2100), con una altura promedio de 60,76 cm (ES=8,1).

Al realizarse las acciones de control de renovales de pinos, las parcelas mostraban porcentajes de suelo desnudo de entre el 2,5% y el 7,5%, una cobertura promedio de la vegetación total bajo los renovales del 73,75% (ES=6,8; $n=12$), una riqueza específica de 11 especies (ES=0,81; $n=12$) y una cobertura de especies exóticas (excluyendo *Pinus halepensis*) del 30% (ES=8,8; $n=12$). Los renovales caídos luego del control ocupaban en promedio el 85,3% (ES=5; $n=4$) de las parcelas para el tratamiento de corte sin retiro de los restos de pino, cubriendo de esta manera gran parte de la vegetación y del suelo subyacentes.

Cambios en la cobertura de los restos de renovales de pino

La cobertura de los restos de renovales caídos tras el corte decreció en el transcurso de los 22 meses de seguimiento, reduciéndose a casi la mitad a los seis meses del control y alcanzando una cobertura del 15% (ES=4,68; $n=4$) al final del estudio (Figura 39). Durante el periodo de estudio la densidad de las acículas de los pinos cortados fue disminuyendo y su color fue cambiando desde el verde oscuro al rojizo y finalmente al marrón (Figura 40).

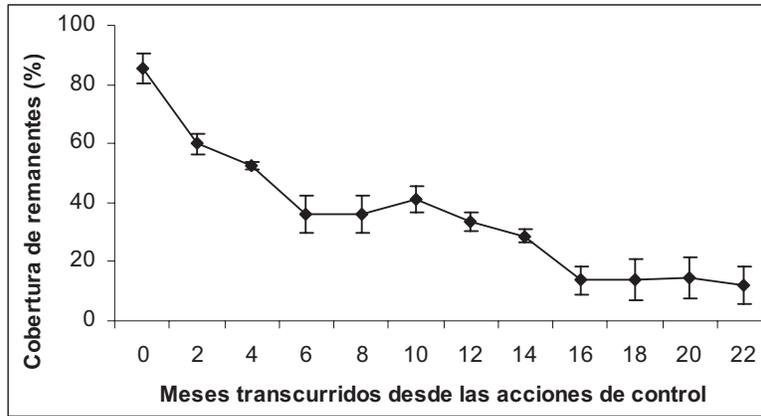


Figura 39. Evolución de la cobertura de renovales de pinos cortados y caídos luego de las acciones de control. Las barras representan los valores del error estándar.



Figura 40. Cambios en la cobertura y coloración de las acículas de renovales de pino luego de las acciones de control. A: transcurrido un mes desde el corte; B: a los cuatro meses; C: al año y D: a los 22 meses.

Cambios en la cobertura de la vegetación y de los grupos funcionales

Desde el momento del corte de los pinos y con el transcurso de los meses, la cobertura total de la vegetación aumentó en las áreas controladas. Las parcelas donde se retiraron los

restos de pinos mostraron valores que superaron siempre el 80%. Las parcelas sin retiro de los restos de renovales mostraron una recuperación muy importante en la cobertura de la vegetación, partiendo de un promedio de 16,25% que emergía entre los pinos cortados al inicio del estudio, hasta un 66,25% (ES=5,15; n=4) a los 22 meses. Por su parte, las parcelas con renovales de pino en pie mostraron un descenso leve y continuo en la cobertura de la vegetación bajo los pinos que alcanzó un promedio de 47,5% (ES=3,2; n=4) al finalizar el periodo de estudio. Luego de 22 meses, la cobertura de la vegetación resultó significativamente superior en las áreas donde se cortaron los pinos y se retiraron los restos, seguida, en ese orden, por los sectores clareados con permanencia de los restos de renovales y por las parcelas sin corte de pinos ($F=11,93$; $p=0,002$; $n=12$; Figura 41).

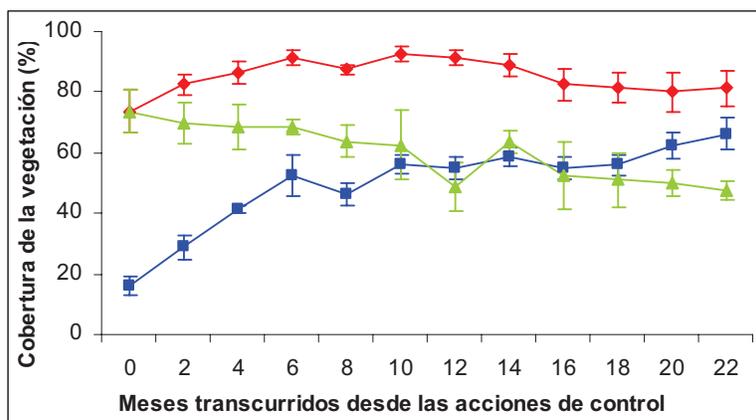


Figura 41. Cambios en la cobertura de la vegetación en áreas de corte de renovales y controles sin remoción de pinos. Línea roja: áreas de corte y retiro de los restos de renovales de pino; línea azul: áreas de corte con restos de renovales y línea verde: áreas con renovales de pino en pie. Las barras representan los valores del error estándar.

Al momento de la implementación de las medidas de control sobre los renovales (diciembre de 2006), una cuarta parte de la vegetación total bajo los pinos correspondía a las gramíneas, un 65% a latifoliadas y un 10% a arbustos y sufrútices. Durante la primavera siguiente (octubre de 2007), la vegetación de las áreas donde se cortaron los pinos, tanto con permanencia como con retiro de restos de renovales, mostraba un 35% de gramíneas y graminoides, un 60% de latifoliadas y un 5% de arbustos y sufrútices. En ese momento, la vegetación de los controles sin corte de renovales mostraba porcentajes del 35% para las gramíneas, un poco más del 40% de latifoliadas, un 20% de arbustos y sufrútices y algo menos del 2% de árboles. En este último caso se trataba de plantas jóvenes de la especie arbórea exótica, *Prunus mahaleb*. En la segunda primavera luego del control (octubre de 2008), ambos tipos de áreas clareadas siguieron mostrando abundancias similares de los distintos grupos funcionales, con un aumento a un 45% en la representación de gramíneas y graminoides, casi un 40% de latifoliadas y un 15% de arbustos. La vegetación de los

controles sin corte de renovales no mostró variaciones, manteniendo valores de cobertura del 35% para las gramíneas, 41% de latifoliadas, un 18% de arbustos y sufrútices y menos del 2% de árboles. La Figura 42 resume los cambios observados en las abundancias relativas de los grupos funcionales para las áreas clareadas y para aquellas en las que se mantuvieron los pinos en pie.

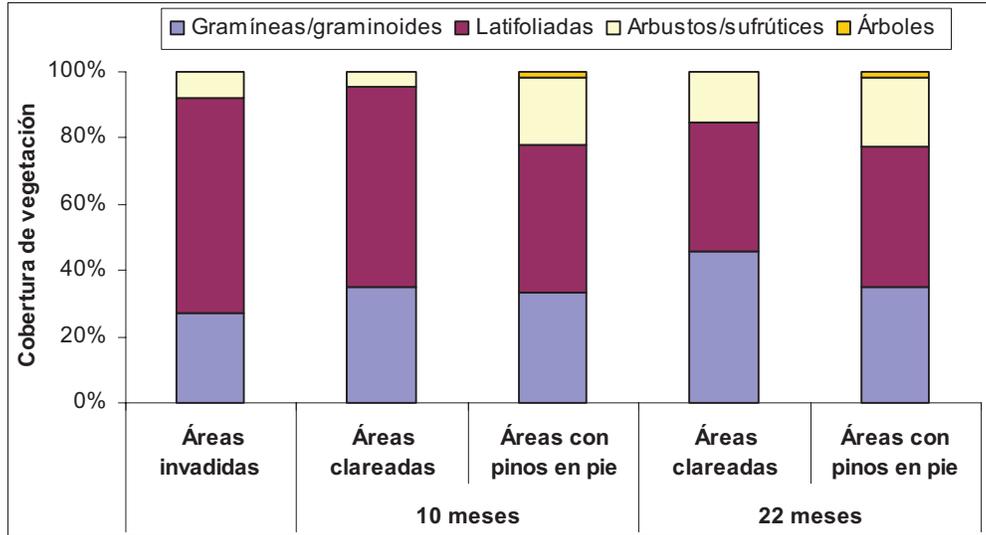


Figura 42. Representación proporcional de la vegetación en grupos funcionales (gramíneas y graminoides, latifoliadas, arbustos y sufrútices y árboles) al momento de realizarse las acciones de control (diciembre de 2006) y al cumplirse 10 meses (octubre de 2007) y 22 meses (octubre de 2008). En estos dos últimos momentos, para las áreas de corte de renovales de pinos (con y sin remoción de los restos de pinos) y para las áreas control, sin corte de renovales.

Cambios en la cobertura de especies exóticas

Al iniciarse las acciones de control, la cobertura de especies exóticas en el suelo del área invadida por renovales de pino de Alepo promedió el 30% (ES=8,8; n=12). En ambos tipos de áreas clareadas, tanto con presencia como con retiro de los restos de pinos, la cobertura de especies exóticas mostró oscilaciones a lo largo de los meses de estudio, alcanzando valores máximos de 30% y 45% respectivamente, entre doce y catorce meses después del corte. La totalidad de las especies exóticas detectadas en ese momento de la sucesión correspondían a latifoliadas, siendo las más frecuentes *Hypochaeris radicata*, *Senecio madagascariensis*, *Sonchus asper*, *Echium plantagineum*, *Carduus* sp., *Conium maculatum*, *Cichorium intybus*, *Cirsium vulgare*, *Crepis setosa* y *Cerastium arvense*, entre otras. También estuvieron representadas gramíneas exóticas, como *Briza subaristata*, *Aira* sp y *Vulpia myuros*. Luego del pico de mayor cobertura de especies exóticas, el porcentaje

comenzó a disminuir hacia los 16 meses de iniciado el control, manteniéndose relativamente constante hasta el final del estudio. Por su parte, la cobertura de especies exóticas disminuyó debajo de los renovales de pino que permanecieron en pie en los controles hasta los cuatro meses de seguimiento, momento en el que se mantuvo constante en un 10% aproximadamente hasta el final del periodo evaluado. En este momento, los pinos que permanecieron en pie alcanzaban una altura media superior al metro y mantenían una canopia cerrada que representaba un 40% de cobertura aproximadamente (ES=3,53; n=4). Luego de 22 meses, no se observaron diferencias significativas en la cobertura de especies exóticas (exceptuando los pinos) entre las áreas clareadas de renovales y las áreas control (F=1,85; p=0,21; n=12). Ninguna de las tres áreas superó el 20% de cobertura de especies exóticas en ese momento del estudio (Figura 43).

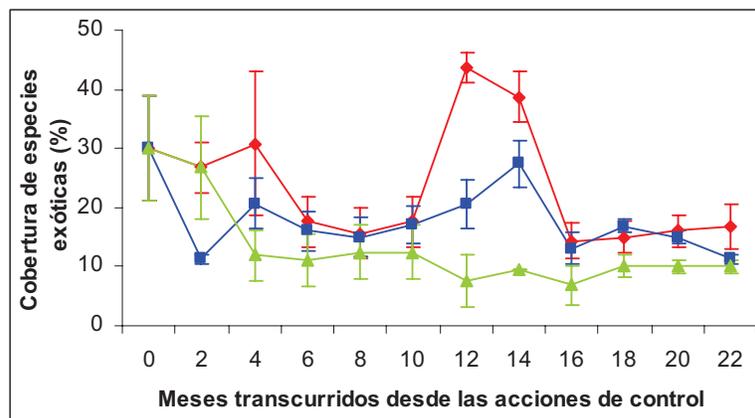


Figura 43. Cambios en la cobertura de especies exóticas en áreas de corte de renovales de pino y en controles sin corte. Línea roja: áreas con corte y retiro de los restos de renovales de pino; línea azul: áreas de corte con restos de renovales y línea verde: áreas con renovales de pino en pie. Las barras representan los valores del error estándar.

A lo largo de todo el estudio se observó el reclutamiento de apenas ocho renovales de *Pinus halepensis* en las áreas clareadas. Esta situación se detectó a los seis meses del corte de los pinos (junio de 2007) en las áreas donde se retiraron los restos de renovales (seis pinos reclutados) y hacia los 16 meses (abril de 2008) en las áreas donde los restos de los pinos cortados permanecieron en el sitio (dos pinos reclutados). No se observaron nuevas plántulas de pino en los controles sin corte de renovales.

Cambios en la riqueza específica

Al momento de realizarse las acciones de corte se encontraron 11 especies vegetales (ES=0,81) en promedio por área creciendo bajo los renovales de pino. Hacia el final del

estudio la riqueza específica se mantuvo relativamente constante en las áreas con presencia de pinos en pie ($12,5 \pm 0,35$ especies) y aumentó a 15 especies en promedio (ES=1,41) en las áreas libres de restos de renovales y a 14,5 especies (ES=1,06) en aquellas en las que los restos permanecieron en el sitio de corte. Es de destacar que las áreas con restos de pinos cortados mostraron una disminución temporal en la riqueza de especies a los dos meses del corte de los renovales. Si bien el número de especies en las áreas clareadas de renovales se incrementó levemente al final del relevamiento, la riqueza específica no llegó a ser significativamente mayor a la de las áreas control ($F=1,48$; $p=0,312$; $n=12$; Figura 44).

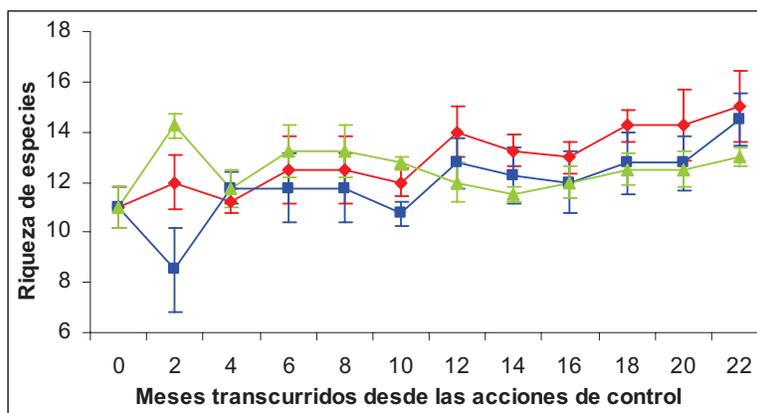


Figura 44. Cambios en la riqueza de especies en áreas de corte de renovales de pino y en controles sin corte. Línea roja: áreas con corte y retiro de los restos de renovales de pino; línea azul: áreas con corte y permanencia de los restos de renovales de pino en el sitio de control; y línea verde: áreas con renovales de pino en pie. Las barras representan los valores del error estándar.

DISCUSIÓN

El avance de especies leñosas exóticas constituye una de las principales amenazas para la conservación de los pastizales naturales en América del Sur (Guadagnin et al. 2009). En Argentina, si bien el control de especies leñosas ha comenzado a priorizarse en áreas protegidas de la ecorregión del pastizal pampeano, como el caso del paraíso (*Melia azedarach*) en el Parque Nacional El Palmar (GISP 2005) o de zarzamora (*Rubus ulmifolius*), ligustro (*Ligustrum lucidum*) y acacia negra (*Gleditsia triacanthos*) en el Parque Provincial Pereyra Iraola (Galarco 2008), no existían hasta esta tesis trabajos dedicados a evaluar la recuperación de estos ambientes luego del control de árboles o arbustos invasores. Aún considerando el corto periodo de monitoreo, los resultados obtenidos en

este capítulo resaltan la capacidad de recuperación espontánea del pastizal pampeano serrano luego del control de pinos creciendo en densidades altas. Se observan asimismo variaciones en los estados alcanzados en función del tipo de manejo implementado como estrategia de control de las plantas invasoras.

El clareo generado por el corte y retiro de los pinos, ya sean que se trate de árboles maduros o de renovales, representa un cambio súbito en las condiciones ecológicas imperantes. En particular, la recuperación de la vegetación en las áreas clareadas de pinos parecería responder a la eliminación de la interferencia de la especie invasora sobre la llegada de luz. Esta hipótesis resulta consistente con la mayor velocidad de recuperación de la vegetación en aquellas áreas en las que se talaron y retiraron todos los pinos; mientras que, donde se redujo la densidad de las plantas o permanecieron los restos de pinos cortados en el lugar, la velocidad de recuperación resultó menor, probablemente por el mayor sombreado. De manera similar, la ausencia de cambios en las áreas donde los pinos permanecieron sin talar apoyaría la idea de que el retorno a las condiciones naturales de insolación resulta responsable de la recuperación de la vegetación, al menos en el bosque estudiado. Como se determinó en esta tesis, otras variables ambientales, por ejemplo las características químicas del suelo, reflejadas en este caso por el pH, resultan menos resilientes y la vegetación responde más rápido que este parámetro químico al corte de los pinos. Esta idea resulta consistente con los resultados reportados por Pärtel et al. (1998) para pastizales en la costa este del Mar Báltico, donde los cambios observados en la vegetación de las áreas clareadas responde a la vuelta a las condiciones naturales de insolación, más que a la reversión de alguna otra alteración de carácter más intenso o permanente.

Tala total y parcial de pinos maduros y acciones complementarias de restauración

De acuerdo a antecedentes conocidos para el Parque Tornquist, los árboles y arbustos exóticos producen cambios significativos en la estructura y composición de las comunidades vegetales del pastizal (Zalba & Villamil 2002) y en la fauna silvestre asociada (Zalba 2001). En este capítulo, el efecto de la presencia de pinos maduros sobre la vegetación se refleja en las características de las áreas de muestreo al momento del corte y retiro de los árboles, con una muy baja cobertura vegetal y una pobre representación de especies. Mientras que en el suelo del bosque estudiado la vegetación apenas supera el 2% de cobertura, áreas de pastizal natural lindantes, libres de la invasión, pueden alcanzar más de 70% de cobertura vegetal y 23 veces más especies, tal como se menciona en el capítulo 2 de esta tesis.

Una vez removidos los árboles, la vegetación en las áreas clareadas responde rápidamente, mostrando incrementos en la cobertura y riqueza de especies que, si bien son leves en los primeros meses, se mantienen a lo largo de todo el periodo de monitoreo, situación que no se observa en los controles donde los pinos continúan en pie. Parte de este cambio se debe a un incremento temporario en la cobertura de especies exóticas, que alcanza un pico máximo al año de iniciadas las acciones de control y que afecta particularmente las áreas donde se cortaron todos los pinos. Sin embargo, la cobertura de especies exóticas se reduce al final del estudio cuando éstas comienzan a ser reemplazadas por plantas nativas. La remoción de la cubierta arbórea podría actuar como una ventana temporaria de oportunidad para la colonización por especies pioneras, en su mayor parte exóticas, al exponer el suelo al efecto de la luz directa. Con el tiempo este espacio es compartido con plantas nativas con mayor aptitud competitiva, que son las que predominan en los estadios finales.

Los cambios en la composición específica de las áreas de manejo apoyan esta idea. Los análisis de componentes principales realizados reflejan los cambios en la composición de la vegetación desde los estadios iniciales en el suelo del bosque hacia estados diferentes en las siguientes primaveras evaluadas, situación que no se repite en los controles (pinos sin talar) y que claramente responde a la respuesta de la comunidad vegetal luego del retiro o el raleo de la especie invasora. Las plantas presentes en las áreas de corte al año del retiro de los pinos incluyen hierbas exóticas oportunistas como *Apium leptophyllum*, *Conium maculatum*, *Carduus acanthoides*, *Sonchus oleraceus*, *Arenaria serpyllifolia* y *Echium plantagineum*, o nativas del área pero frecuentemente citadas como malezas en Argentina y/o en otras regiones, como *Ipheion uniflorum*, *Solanum chenopodioides* y *Euphorbia portulacoides* (Randall 2002). Las áreas al final del estudio muestran una representación significativa de especies nativas con adaptaciones a la insolación directa como *Lucilia acutifolia*, *Grindelia buphthalmoides*, *Achyrocline satureioides*, *Glandularia pulchella* y *Senecio pinnatus* (Long & Grassini 1997).

Una diferencia interesante entre los resultados obtenidos en este capítulo y los de estudios previos realizados también en el Parque Tornquist tiene que ver con la abundancia de especies exóticas registradas en el piso de los bosques de pinos. Mientras Zalba & Villamil (2002), trabajando en un bosque maduro de *P. halepensis* cercano al área de estudio de esta tesis, reportan una alta representación de plantas exóticas que llegan a superar en más del 20% al número de especies nativas, esta situación no se repite en los resultados de esta tesis. La diferencia mencionada podría deberse a distintos factores, incluyendo el hecho que el bosque estudiado por Zalba & Villamil (2002) es un stand plantado hace más de cuarenta

años, mientras que el bosque de pinos objeto de este estudio es de aproximadamente 20 años y se generó espontáneamente a partir de un incendio. Es posible que, en el caso del bosque más antiguo, a las alteraciones relacionadas con la reducción de la insolación se sumaran cambios más profundos en las características del suelo, que con el tiempo favorecieran a especies exóticas oportunistas por sobre las plantas nativas del pastizal. Estudios de Amiotti et al. (2000, 2007) en la región, determinaron que plantaciones de pino de una antigüedad mayor a cincuenta años producen cambios significativos y eventualmente irreversibles sobre las características del suelo. Para estas plantaciones se menciona un alto grado de acidificación, representado por un decrecimiento de 1,7 unidades de pH respecto a las áreas de vegetación natural (Amiotti et al. 2000). Los resultados obtenidos en este capítulo muestran una disminución menor, de aproximadamente un punto en el pH del suelo del bosque de pinos respecto al área de pastizal no invadida. Esta diferencia en el grado de acidez del suelo del bosque podría relacionarse con la menor antigüedad del stand estudiado. Es posible que la presencia de los pinos en el caso analizado en esta tesis no haya resultado suficientemente prolongada como para producir los efectos irreversibles citados por Amiotti et al. (2000), lo que se refleja también en la ausencia en el sitio de estudio del efecto de cambio en los patrones edáficos a distintas distancias de los troncos citados por esos autores, y que en consecuencia los efectos sobre la vegetación subyacente tampoco hayan sido tan notables como los citados por Zalba & Villamil (2002). Como dato complementario se puede mencionar que el bosque estudiado por los autores mencionados había sido utilizado previamente como área de depósito de maquinaria de una empresa vial, lo que podría haber resultado en una mayor y más diversa presión de propágulos. Así, resulta interesante resaltar la importancia que tiene la historia y antigüedad de los stands de pinos a controlar como posibles condicionantes de las acciones de restauración. En particular la recuperación de la vegetación observada en esta tesis podría no ser tan rápida y/o significativa en el caso de bosques antiguos donde los cambios en la estructura del suelo resultaran más intensos (Knapp 1991).

La velocidad y el grado de recuperación de las comunidades nativas después del corte de los árboles dependerán, además de la intensidad de los cambios operados por la invasora sobre el ambiente, del estado del banco de semillas y/o del aporte de propágulos desde áreas vecinas. Los estudios de comunidades de pastizal sobrepastoreadas o invadidas por especies exóticas han mostrado que el banco de semillas puede ser muy importante, particularmente en los primeros estadios de la sucesión que sigue a las acciones de restauración (Pärtel et al. 1998, Holmes et al. 2000, Mayer et al. 2004, Götmark et al. 2005). Un número importante de especies de pastizal forman bancos persistentes y muchas se mantienen aún luego que los pastizales son reemplazados por arbustales o bosques,

permaneciendo como un vestigio de la vegetación previa (Davies & Waite 1998). Otras especies de pradera, en cambio, tienen bancos de semillas transientes o de corta duración (Bischoff 2002). A las semillas sobrevivientes en el banco del suelo del sector directamente afectado por un disturbio, se le suman como agentes de recolonización, las especies que sobrevivieron al disturbio como plantas o como órganos vegetativos de resistencia (rizomas o bulbos), así como las semillas provenientes de plantas que crecen en el entorno. La probabilidad de llegada de semillas depende de la distancia de la fuente y de la capacidad de dispersión de cada especie (Holmes & Cowling 1997). La presencia de stands densos y extendidos de especies invasoras pueden condicionar el aporte de semillas al producir la muerte prematura de plantas nativas o reducir su capacidad reproductiva, como ha sido citado para el fynbos sudafricano (Holmes et al. 2000). Los resultados obtenidos en esta tesis permiten especular acerca de la importancia relativa de estas tres fuentes de colonización, especies persistentes, banco de semillas y dispersión desde la periferia, en el área de estudio. Por un lado, la muy escasa representación de especies en el suelo del bosque al iniciarse las acciones de control y en los muestreos inmediatos indicaría una escasa supervivencia de plantas bajo la canopia del bosque. El momento del corte de los árboles, en cambio, podría haber resultado clave para promover la respuesta de las semillas tanto desde el propio banco del suelo del bosque como desde plantas creciendo en los alrededores, ya que la tala se produjo en el mes de noviembre, justo al comienzo del periodo de liberación de semillas en los pastizales estudiados (octubre a marzo; Andrea Long, Cátedra de Diversidad de Plantas Vasculares, Universidad Nacional del Sur, com. pers.).

Al analizar las acciones complementarias de restauración resulta interesante destacar que no se detectaron evidencias de que el aporte externo de semillas desde áreas de pastizal prístino acelerara el establecimiento de las especies en las áreas clareadas. De manera similar, Pärtel et al. (1998) concluyen que la recuperación de áreas de pastizal degradadas en Estonia no requiere la incorporación artificial de diásporas. Tampoco se pudo detectar un efecto de la remoción del suelo superficial de las áreas que active el proceso de germinación de las semillas en el banco del suelo. A diferencia, Allison & Ausden (2004) reportan que la remoción de la capa superficial del suelo resulta exitosa en el establecimiento de la vegetación en áreas de pastizal degradadas en Inglaterra. En este caso, el tratamiento consistió en una alteración más profunda, lo que podría haber tenido una mayor influencia en el proceso de activación del banco de semillas.

La recuperación de áreas degradadas por invasiones implica mucho esfuerzo y resulta un proceso costoso, principalmente si las acciones de clareo se realizan en forma manual y se

ejercen sobre cada planta de modo individual, como en el caso del corte con motosierras (Cronk & Fuller 1995, Tu et al. 2001). Esta situación se confirma para el manejo de *Pinus halepensis* en el área de estudio (Cuevas 2005). En esta tesis se pudo comprobar que las acciones complementarias de restauración no modificaron significativamente el proceso de recuperación de la riqueza específica, ni de la composición de especies y formas de vida, registrándose apenas un efecto de la remoción de acículas en el aumento de la cobertura de la vegetación para parcelas de tala parcial. En función de estos resultados no parece necesario complementar el corte de los pinos, al menos bajo las condiciones de invasión descritas, con otras también costosas que aceleren la recuperación de la comunidad natural, lo que facilita y abarata significativamente las acciones de manejo.

Otro aspecto de importancia relacionado con la estrategia de control de las plantas invasoras es el impacto que estas acciones pueden tener sobre el sistema que se intenta recuperar. En particular es frecuente que la reducción de cobertura vegetal que sigue al control se asocie con aumentos en la tasa de erosión (D'Antonio & Meyerson 2002), principalmente si hay un tiempo de retardo entre la remoción de las plantas exóticas y el establecimiento de la vegetación nativa. Aumentos en la tasa de erosión del suelo han sido reportados en stands de pinos invasores en Sudáfrica (Macdonald & Richardson 1986). Durante esta tesis no se detectaron procesos de erosión en el suelo en las áreas clareadas, posiblemente en función de la rapidez (menos de un año) en que el porcentaje de suelo desnudo disminuye a lo largo del periodo evaluado y/o por la escala a la que se implementaron los cortes. Acciones de control en áreas mayores, con mayor pendiente, o realizadas en otra época del año deberán igualmente considerar el riesgo de erosión asociado al corte de los árboles, considerando la baja cobertura vegetal debajo de los bosques invasores.

Como parte del proceso de restauración es interesante resaltar que el reclutamiento de pinos en las áreas clareadas resultó muy bajo a pesar de estar insertas en el bosque y que las condiciones ambientales post-control podrían considerarse *a priori* apropiadas para el establecimiento de esta especie invasora (luz solar directa y escasa cobertura vegetal, Thanos 1996, Thanos & Daskalaku 2000). Esta falla en la colonización de los claros podría atribuirse a una reducida presión de propágulos o a una germinación o establecimiento deficientes. La primera causa parece poco probable considerando que la especie comienza reproducirse a los cinco años en el área de estudio (capítulo 1 de esta tesis) y que la edad promedio de los ejemplares que conforman el bosque superaba sobradamente esa edad. Resulta más probable, en cambio, que sean las tasas de germinación y/o establecimiento las responsables de la reducida presencia de renovales. Como se mencionó en el capítulo 2

de esta tesis, *P. halepensis* es una especie adaptada a aprovechar la reducción de la competencia en el nicho de regeneración que sigue a los incendios (Ne'eman et al. 1992, Thanos et al. 1996). En este caso el aporte de semillas no se produce sobre un área quemada, sino sobre el piso del bosque original y unos meses después de eliminada o reducida la cubierta arbórea (la apertura de las áreas de control en esta tesis se realizó hacia fines de la primavera y el reclutamiento del pino de Aleppo en el área ocurre durante el otoño; capítulo 1 de esta tesis). En relación con esta situación, al menos tres factores podrían haber condicionado el establecimiento de pinos durante el periodo post-tala. En primer lugar, la vegetación establecida en los primeros meses posteriores al clareo, si bien escasa, podría haber interferido con las condiciones necesarias para la germinación y establecimiento. Complementariamente, la escasa lluvia caída en el periodo de estudio, con precipitaciones nulas en el mes de mayo y apenas 5,5 mm en junio de 2007, podría haber condicionado la germinación y la supervivencia de las plántulas. Finalmente, en el caso particular de las áreas donde se produjo el raleo de pinos, las acículas continuaron cayendo desde los pinos que se mantuvieron en pie, cubriendo parte de estas áreas y probablemente afectando la germinación de las semillas. Para el segundo periodo de reclutamiento del pino de Aleppo luego del control (otoño de 2008) la vegetación había alcanzado porcentajes de cobertura elevados y altos niveles de diversidad específica y estructural que podrían haber actuado como factores de resistencia biótica al proceso de recolonización (Mack et al. 2000).

Es importante destacar que algunos de los resultados obtenidos en este capítulo podrían estar parcialmente condicionados por el reducido número de réplicas o por el tamaño de las parcelas de corte, las que sin embargo fueron maximizadas en función del personal y recursos disponibles para el corte y retiro de los árboles.

Corte de renovales de pinos en áreas de recolonización post-incendio

Una de las principales diferencias encontradas entre las áreas de bosque maduro y los sectores colonizados por renovales de pino post-incendio es la mayor cobertura de vegetación y representación de especies bajo la canopia de los pinos en el caso del bosque más joven. Esta situación se refleja en las características de las áreas al momento de las acciones de control, cuando la cobertura de la vegetación alcanzaba allí valores del 73%, con una riqueza promedio de 11 especies. De manera similar a lo descripto para el bosque maduro, la evolución de las variables indicadoras de recuperación estudiadas muestra una respuesta favorable al finalizar el periodo de monitoreo, independientemente de la remoción o no de los restos de renovales cortados.

Es de destacar que a los dos meses del corte de renovales, las áreas con permanencia de remanentes mostraron una disminución en la cantidad de especies en correspondencia con altos valores de cobertura promedio de los restos de pinos cortados, que en este mes alcanzaba todavía el 60%. La riqueza específica comenzó a aumentar a medida que el porcentaje de remanentes mostraba una disminución. De acuerdo a estudios realizados en el área de estudio, la degradación de las acículas de pinos maduros talados se completa en unos dos años (Dispigno 2007). Los resultados obtenidos en esta tesis demuestran que ese tiempo también resulta aplicable a las acículas de renovales. Considerando el esfuerzo que implica el retiro de los restos de renovales de pino, sumado al hecho de que los tiempos de degradación de las acículas no sean prolongados y que su presencia en el sitio de corte no influya en el restablecimiento de la vegetación natural, no parecería ser necesario quitar los restos de pinos luego del corte.

La restauración ecológica ha avanzado en una permanente relación entre la teoría y la aplicación práctica (King & Hobbs 2006). En los últimos años se ha incrementado el interés en desarrollar mejores herramientas de predicción basadas en trabajos conceptuales y de esta forma delinear guías para la restauración de los ambientes degradados (Suding et al. 2004). Los resultados obtenidos en este capítulo de la tesis alientan a priorizar las acciones de manejo de *Pinus halepensis* en el Parque Tornquist, considerando los signos de recuperación espontánea del pastizal natural. También se recomienda intervenir tempranamente en la problemática para evitar cambios en el suelo que puedan resultar irreversibles y/o condicionar la recuperación natural de las áreas por el empobrecimiento del banco de semillas. Resta sin embargo avanzar en la evaluación de otros aspectos que pueden resultar claves en la restauración de las áreas y aportar generalizaciones que consideren variables tales como la densidad, extensión y antigüedad de la especie invasora, en complemento con la evaluación de los mejores momentos del año para realizar las acciones de control.

CONCLUSIONES GENERALES

En función de los resultados obtenidos en esta tesis, puede elaborarse una serie de conclusiones que abarcan aspectos relacionados con el proceso de invasión de *Pinus halepensis* en el Parque Provincial Ernesto Tornquist y sus implicancias para el manejo del problema.

En primer término, la comparación de la performance reproductiva de la especie en el área invadida respecto de su rango nativo de distribución permiten postular dos aspectos principales, el mayor peso de las semillas y su posible influencia en el establecimiento de las plántulas y la ausencia de enemigos naturales, principalmente depredadores de semillas, como hipótesis biológicas para comprender el proceso de avance de la especie.

Diversos aspectos de la ecología reproductiva del pino de Alepo (rápida maduración, elevada producción y liberación de semillas y alto potencial germinativo) resaltan la importancia de núcleos poblacionales, o aún de individuos aislados como fuentes de propágulos capaces de originar procesos de invasión. De manera complementaria, el ajuste entre la historia de vida de la especie y los disturbios típicos de los pastizales naturales (incendios y herbivoría) también resultan clave en su capacidad invasora. En particular el fuego genera ventanas de oportunidad para el establecimiento de la especie y constituye un factor clave para su expansión. A nivel local, el proceso de invasión estará condicionado, además, por la presión de propágulos, la que a su vez depende de la cercanía y el tamaño de la fuente de semillas.

La presencia de *Pinus halepensis* está asociada a profundos cambios en la vegetación nativa y a alteraciones de la acidez del suelo del pastizal. Las condiciones generadas luego del control mecánico de los pinos invasores promueven la sucesión y establecimiento de especies de pastizal, aún poco tiempo después de implementadas. Todas las variables estudiadas relacionadas con la vegetación (cobertura, riqueza de especies, composición y grupos funcionales) muestran cambios a lo largo del período de monitoreo que conducen a los sitios donde se ejerció el control hacia situaciones más parecidas a las de las áreas no invadidas, sin detectarse problemas asociados a la erosión del suelo debido a la exposición de suelo desnudo. La restauración de los valores de pH del suelo, en cambio, podría requerir tiempos mayores.

El corte y retiro de todos los pinos invasores aparece como una alternativa preferible ante la opción del raleo, permitiendo una mayor exposición solar de las áreas afectadas y una recuperación más rápida de la vegetación, sin ninguna de las consecuencias negativas que podrían haberse esperado como un aumento en la erosión o en el establecimiento permanente de otras especies invasoras. Las acciones complementarias de manejo sobre el suelo de un área clareada de pinos no resultaron en una aceleración de la recuperación de la vegetación.

El control de árboles adultos y de renovales de *Pinus halepensis* es seguido por un incremento en la cobertura de otras especies exóticas, principalmente herbáceas, pero esta situación se revierte a medida que pasa el tiempo y aumenta la representación de especies nativas heliófilas.

Los resultados obtenidos destacan la resiliencia de los pastizales y alientan la adopción de una estrategia de control de la invasión de *Pinus halepensis* a nivel de la reserva completa y de los ambientes serranos circundantes basada en el conocimiento acerca de la biología de la especie y de su relación con los procesos ecológicos clave del sistema y con las variaciones en la respuesta del pastizal ante distintas opciones de manejo. Cuanto antes se emprendan estas acciones de control mayores serán las chances de revertir un proceso que se presenta como una de las principales amenazas para la conservación de la biodiversidad y los procesos ecológicos en las Sierras Australes Bonaerenses.

BIBLIOGRAFÍA

- Abensperg-Traun M, Wrška T, Bieringer G, Hobbs R, Deininger F, Main B Y, Milasowszky N, Sauberer N & Zulka KP. 2004. Ecological restoration in the slipstream of agricultural policy in the old and new world. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 103(3):601-611.
- Adler P, D'Antonio CM & Tunison JT. 1998. Understorey succession following a dieback of *Myrica faya* in Hawaii Volcanoes National Park. *Pacific Science* 52:69-78.
- Alexander, JA & D'Antonio CM. 2003. Effectiveness of different control methods on the removal of French and Scotch Broom and restoration of grassland in coastal California. *Ecological Restoration* 21(3):191-198.
- Allison M & Ausden M. 2004. Successful use of topsoil removal and soil amelioration to create heathland vegetation. *Biological Conservation* 120:221-228.
- Amiotti NM, Zalba P, Sánchez LF & Peinemann N. 2000. The impact of single trees on properties of loess-derived grassland soil in Argentina. *Ecology* 81(12):3283-3290.
- Amiotti NM, Bravo O, Zalba P & Peinemann N. 2007. Effect of landscape position on the acidification of loess-derived soils under *Pinus radiata*. *Austral Ecology* 32:534-540.
- Amodeo M & Zalba SM. 2008. Reconstruyendo la historia de invasión de núcleos poblacionales de *Prunus mahaleb* en pastizales pampeanos. XXIII Reunión Argentina de Ecología, San Luis, Argentina.
- Bakker J, Poschod P, Strykstra RJ, Bekker RM & Thompson K. 1996. Seeds banks and seed dispersal: important topics in restoration ecology. *Acta Botanica Neerlandica* 45(4):461-490.
- Bakker J & Berendse F. 1999. Constraints in the restoration of ecological diversity in grassland and heathland communities. *Tree* 14(2):63-68.
- Barbero M, Loisel R, Quézel P, Richardson DM & Romane F. 1998. Pines of the Mediterranean Basin. En: Richardson DM (ed.). *Ecology and biogeography of Pinus*, p. 153-170. Cambridge University Press. Cambridge, Reino Unido.
- Barrera Cataño JI, Ríos Alzate HF & Pinzón Osorio CA. 2002. Planteamiento de la propuesta de restauración ecológica de áreas afectadas por fuego y/o invadidas por el retamo espinoso (*Ulex europaeus* L.) en los cerros de Bogotá DC. En: Perez-Arbelaezia A (ed.). *Jardín Botánico Bogotá* 13:55-71. Colombia.
- Bercovich N. 2000. Evolución y situación actual del complejo forestal en Argentina. Informe División de Desarrollo Productivo y Empresarial de la Comisión Económica para América Latina y el Caribe Centro Internacional de Investigaciones para el Desarrollo (CIID/IDRC).
- Bertonatti C & Corcuera J (eds.). 2000. *Situación Ambiental Argentina 2000*. Fundación Vida Silvestre Argentina, Buenos Aires.
- Bilenca D & Miñarro F. 2004. Identificación de Áreas Valiosas de Pastizal (AVPs) en las Pampas y Campos de Argentina, Uruguay y sur de Brasil. Fundación Vida Silvestre Argentina, Buenos Aires.
- Bischoff A. 2002. Dispersal and establishment of floodplain grassland species as limiting factors in restoration. *Biological Conservation* 104:25-33.
- Blair AC & Wolfe LM. 2004. The evolution of an invasive plant: an experimental study with *Silene latifolia*. *Ecology* 85(11):3035-3042.

- Blossey B & Nötzold R. 1995. Evolution of increased competitive ability in invasive nonindigenous plants: a hypothesis. *Journal of Ecology* 83(5):887-889.
- Buckley YM, Downey P, Fowler SV, Hill R, Memmot J, Norambuena H, Pitcairn M, Shaw R, Sheppard AW, Winks C, Wittenberg R & Rees M. 2003. Are invasives bigger? A global study of seed size variation in two invasive shrubs. *Ecology* 84(6):1434-1440.
- Burgos J. 1968. El clima de la provincia de Buenos Aires en relación con la vegetación natural y el suelo. En: Cabrera AL (ed.). *Flora de la provincia de Buenos Aires* 4(1):33-100. Colección científica del INTA, Buenos Aires.
- Burns RM & Honkala BH. 1990. *Silvics of North America, Vol.1: Conifers*. U.S.D.A. Forest Service Agriculture Handbook 654. Washington DC.
- Cabrera AL. 1938. Revisión de las Anacardiaceas austroamericanas. *Revista del Museo de La Plata, La Plata. Botánica* 2:3-64.
- Cabrera AL. 1969. *Flora de la Provincia de Buenos Aires*. Colección Científica del INTA, Buenos Aires.
- Cabrera AL. 1976. Regiones Fitogeográficas Argentinas. En: Parodi LR (ed.) *Enciclopedia Argentina de agricultura y jardinería*, tomo 2, fascículo 2. Edición ACME. Argentina.
- Cairns J (ed.). 1995. *Rehabilitating damaged ecosystems*. Lewis Publishers. USA.
- Celsi C, Mac Lean HD, Yessi A, Triches M. 2010. Dunas costeras de la Pampa austral: biodiversidad, ecología y conservación entre el Río Quequén Salado y el Balneario Pehuen-có. Proyecto Costas Bonaerenses. Fundación de Historia Natural Félix de Azara. Universidad Maimónides, Buenos Aires.
- Chaneton EJ, Perelman SB, Omacini M & León RJC. 2002. Grazing, environmental heterogeneity and alien plant invasions in temperate Pampa grasslands. *Biological Invasions* 4:7-24.
- Charles H & Dukes JS. 2007. Impacts of invasive species on ecosystem services. En: Nentwig W (ed.). *Biological Invasions*. Ecological Studies 193. Springer-Verlag. Berlín, Heidelberg.
- Chebez JC. 2005. *Guía de las reservas naturales de Argentina. Zona Centro*. Editorial Albatros, Buenos Aires.
- Costanza R, d'Arge R, de Groot R, Farber S, Grasso M, Hannon B, Limburg K, Naeem S, O'Neill RV, Paruelo J, Raskin RG, Sutton P & van den Belt M. 1997. The value of the world's ecosystem services and natural capital. *Nature* 387: 253-260.
- Cowling RM & Lamont BB. 1987. Post-fire recruitment of four co-occurring *Banksia* species. *Journal of Applied Ecology* 24:645-58.
- Cozzani NC, Zalba SM, Mattos E & Sarria R. 2008. Nidificación del jilguero austral (*Sicalis lebruni*) en Sierra de la Ventana, provincia de Buenos Aires. *Nuestras Aves* 53:21-23.
- Cratford JA, Jansson R & Nilsson C. 2009. Reducing redundancy in invasion ecology by integrating hypotheses into a single theoretical framework. *Diversity & Distributions* 15:22-40.
- Crawley MJ. 1987. What makes a community invulnerable? En: Gray AJ, Crawley MJ & Edwards PJ (eds). *Colonisation, succession and stability*, p. 429-455. Blackwell Scientific Publications. Oxford. UK.
- Cronk QCB & Fuller JL. 1995. *Plants invaders. A people and plants conservation manual*. Chapman & Hall. Cambridge University Press. UK.

- Cuevas YA. 2005. Plan de manejo de *Pinus halepensis* para el Parque Provincial Ernesto Tornquist (Buenos Aires). Tesis de Maestría en Manejo de Vida Silvestre. Universidad Nacional de Córdoba, Córdoba.
- Cuevas YA & Zalba SM. 2009. Control de pinos invasores en el Parque Provincial Ernesto Tornquist (Buenos Aires): áreas prioritarias y análisis de costos. *BioScriba* 2(2):76-89.
- Cuevas YA & Zalba SM. 2010. Recovery of native grasslands after removing invasive pines. *Restoration Ecology* 18(5):711-719.
- Daehler CC. 2003. Performance comparisons of co-occurring native and alien invasive plants: implications for conservation and restoration. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 34:183-211.
- Daehler CC & Goergen EM. 2005. Experimental restoration of an indigenous Hawaiian grassland after invasion by buffel grass (*Cenchrus ciliaris*). *Restoration Ecology* 13(2):380-389.
- D'Antonio C & Meyerson LA. 2002. Exotic plant species as problems and solutions in ecological restoration: a synthesis. *Restoration Ecology* 10(4):703-713.
- Daskalakou EN & Thanos CA. 1996. Aleppo pine (*Pinus halepensis*) post-fire regeneration: the role of canopy and soil seed banks. *International Journal of Wildland Fire* 6(2):59-66.
- Daskalakou EN & Thanos CA. 2004. Post-fire regeneration of Aleppo pine - the temporal pattern of seedling recruitment. *Plant Ecology* 171:81-89.
- Davies A & Waite S. 1998. The persistence of calcareous grassland species in the soil seed bank under developing and established scrub. *Plant Ecology* 136:27-39.
- Dawson G. 1967. Salicaceae. En: Cabrera AL (ed.). *Flora de la Provincia de Buenos Aires* 3:4-7. Colección Científica del INTA, Buenos Aires.
- de Villalobos AE. 2009. Invasión de *Pinus halepensis* en el Parque Provincial Ernesto Tornquist y su relación con el pastoreo de caballos cimarrones. Tesis Doctoral. Universidad Nacional del Sur, Bahía Blanca.
- de Villalobos AE & Zalba SM. 2010. Continuous feral horses grazing and grazing exclusion in mountain pampean grasslands in Argentina. *Acta Oecologica* 36(5):514-519.
- DeWalt SJ, Denslow JS & Ickes K. 2004. Natural-enemy release facilitates habitat expansion of the invasive tropical shrub *Clidemia hirta*. *Ecology* 85:471-483.
- Di Giacomo AS. 2005. Áreas importantes para la conservación de las aves en Argentina. Sitios prioritarios para la conservación de la biodiversidad. *Temas de naturaleza y conservación* 5:1-514. Aves Argentinas/Asociación Ornitológica del Plata, Buenos Aires.
- Dispigno L. 2007. Cambios en las comunidades vegetales luego del control de ejemplares aislados de *Pinus halepensis*. Tesina de Licenciatura en Ciencias Biológicas. Universidad Nacional del Sur, Bahía Blanca.
- Doiny Cabré PC & Lejarraga R. 2007. *Aves de Sierra de la Ventana*. Edición del autor, Bahía Blanca, Argentina.
- Duchaufour P. 1978. *Manual de edafología*. Toray-Masson, S.A., Barcelona.
- Ebeling SK, Hensen I & Auge H. 2008. The invasive shrub *Buddleja davidii* performs better in its introduced range. *Diversity and Distributions* 14:225-233.
- Edwards KR, Adams MS & Květ J. 1998. Differences between European native and American invasive populations of *Lythrum salicaria*. *Journal of Vegetation Science* 9:267-280.

- Facelli JM & León RJC. 1986. El establecimiento espontáneo de árboles en la Pampa, un enfoque experimental. *Phytocoenología* 14(2):263–274.
- Farnsworth EJ & Meyerson LA. 1999. Species composition and inter-annual dynamics of a freshwater tidal plant community following removal of the invasive grass, *Phragmites australis*. *Biological Invasions* 1:115-127.
- Fernández L. 2010. Biología reproductiva de *Pinus radiata*, una especie exótica invasora en el Parque Provincial Ernesto Tornquist. Tesina de Licenciatura en Ciencias Biológicas. Universidad Nacional del Sur, Bahía Blanca.
- Ferreras AE & Galetto L. 2010. From seed production to seedling establishment: important steps in an invasive process. *Acta Oecologica* 36:211-218.
- Fiori SM, Scorolli AL & Zalba SM (eds.). 1997. Propuesta de Plan de Manejo para el Parque Provincial Ernesto Tornquist. Departamento de Biología, Bioquímica y Farmacia. Universidad Nacional del Sur, Bahía Blanca.
- Frangi JM, Ranco G, Sánchez N, Vicari LR, Rovetta GS. 1980. Efecto del fuego sobre la composición y dinámica de la biomasa de un pastizal de Sierra de la Ventana (Buenos Aires, Argentina). *Darwiniana* 22(4):565–585.
- Frangi JL & Bottino OJ. 1995. Comunidades vegetales de la Sierra de la Ventana, provincia de Buenos Aires, Argentina. *Revista de la Facultad de Agronomía, La Plata* 71(1):93-133.
- Galarco S. 2008. Pereyra Iraola. En: Schüttler E & Karez CS (eds.). Especies exóticas invasoras en las Reservas de Biosfera de América Latina y el Caribe. Un informe técnico para fomentar el intercambio de experiencias entre las Reservas de Biosfera y promover el manejo efectivo de las invasiones biológicas. UNESCO, Montevideo.
- GISP. 2005. (Brand K, ed.). Sudamérica Invasida – El Creciente peligro de las Especies Exóticas Invasoras. GISP – Programa Mundial sobre Especies Invasoras. Kirstenbosch, Sudáfrica.
- Goergen E & Daehler CC. 2001. Reproductive ecology of a native Hawaiian grass (*Heteropogon contortus*; Poaceae) versus its invasive alien competitor (*Pennisetum setaceum*; Poaceae). *International Journal of Plant Sciences* 162(2):317-326.
- Gómez Villafaña IE, Miño M, Cavia R, Hodara K, Courtalón P, Suárez O & Busch M. 2005. Roedores. Guía de la provincia de Buenos Aires. L.O.L.A. Buenos Aires, Argentina, 97 pp.
- Görgens AHM & van Wilgen BW. 2004. Invasive alien plants and water resources in South Africa: current understanding, predictive ability and research challenges. *South African Journal of Science* 100:27-33.
- Götmark F, Paltto H, Nordén B & Götmark E. 2005. Evaluating partial cutting in broadleaved temperate forest under strong experimental control: short-term effects on herbaceous plants. *Forest Ecology and Management* 214:124–141.
- Goubitz S. 2001. Reproduction ecology of *Pinus halepensis*: a monoecious, wind-pollinated and partially serotinous Mediterranean pine tree. Degree grantor, University Utrecht, Netherlands.
- Goubitz S, Nathan R, Roitemberg R, Shmida A & Ne'eman G. 2004. Canopy seed bank structure in relation to: fire, tree size and density. *Plant Ecology* 173:191-201.
- Guadagnin DL, Zalba SM, Costa Gorris B, Fonseca CR, Nebbia AJ, Cuevas YA, Emer C, Germain P, Wendland E, Perello LFC, Bastos MCS, Sanhueza C, Masciadri Bálsamo S & de Villalobos AE. 2009. Árvores e arbustos exóticos invasores no Bioma Pampa - questões ecológicas, culturais e socioeconômicas de um desafio crescente. Capítulo 24: 300-316. En: Campos Sulinos: conservação e uso sustentável da biodiversidade. Ministerio do Meio Ambiente,

Secretaria Estadual do Meio Ambiente do Rio Grande do Sul e International Union for Conservation of Nature (IUCN). Ministério do Meio Ambiente. Brazil.

- Güsewell S, Jakobs G & Weber E. 2006. Native and introduced populations of *Solidago gigantea* differ in shoot production but not in leaf traits or litter decomposition. *Functional Ecology* 20:575–584.
- Habrouk A, Retana J & Espelta JM. 1999. Role of heat tolerance and cone protection of seeds in the response of three pine species to wildfires. *Plant Ecology* 145:91-99.
- Hays RL, Summers C & Seitz W. 1981. Estimating wildlife habitat variables. U.S.D.I. Fish and Wildlife Service. USA.
- Herrick JE. 2001. Monitoring methodology for pasture degradation and restoration. Proceedings of the International Symposium on Silvopastoral Systems and Second Congress on Agroforestry and Livestock Production in Latin America. San José, Costa Rica.
- Hierro JL, Maron JL & Callaway RM. 2005. A biogeographical approach to plant invasions: the importance of studying exotics in their introduced and native range. *Journal of Ecology* 93:5–15.
- Higgins SI & Richardson DM. 1998. Pine invasions in the southern hemisphere: modelling interactions between organism, environment and disturbance. *Plant Ecology* 135:79–93.
- Higgins SI, Richardson DM, Cowling RM & Trinder-Smith TH. 1999. Predicting the landscape distribution of invasive alien plants and their threat to native plant diversity. *Conservation Biology* 13:303-313.
- Hinz HI & Schwarzlaender M. 2004. Comparing invasive plants from their native and exotic range: what can we learn for biological control? *Weed Technology* 18:1533-1541.
- Hobbs RJ. 1989. The nature and effect of disturbance relative to invasions. En: Drake JA, Mooney HA, di Castri F, Groves RH, Kruger FJ, Rejmaánek M & Williamson M (eds.). *Biological invasions: a global perspective*, p. 389-405. Wiley, Chichester, England.
- Hobbs RJ. 1991. Disturbance a precursor to weed invasion in native vegetation. *Plant Protection Quarterly* 6(3):99-104.
- Hobbs RJ. 2000. Land-use changes and invasions. En Mooney HA & Hobbs RJ (eds.). *Invasive Species in a Changing World*, p. 31-54. Island Press, Washington DC.
- Hobbs RJ & Mooney HA. 2005. Invasive species in a changing world: the interactions between global change and invasives. En: Mooney HA, Mack RN, McNeely A, Neville LE, Schei PJ & Waage JK (eds.). *Invasive alien species: a new synthesis*. SCOPE 63,p. 310-331. Island Press. Washington DC.
- Holmes P & Cowling R. 1997. Diversity, composition and guild structure relationships between soil stored seed banks and mature vegetation in alien plant invaded South African shrublands. *Plant Ecology* 133:107-122.
- Holmes P, Richardson DM, Van Wilgen B & Gelderblom C. 2000. Recovery of South African fynbos vegetation following alien woody plant clearing and fire: implications for restoration. *Austral Ecology* 25:631-639.
- Hufbauer RA & Torchin ME. 2007. Integrating ecological and evolutionary theory of biological invasions in biological invasions: ecological studies, Vol. 193:79-96. Springer-Verlag Berlin Heidelberg.
- InfoStat 2008. InfoStat versión 2008. Manual del usuario. Grupo InfoStat, FCA, Universidad Nacional de Córdoba. Editorial Brujas. Córdoba. Argentina.

- Isacch JO & Maceira NO. 2008. Reserva de la Biósfera de Mar Chiquita. En: Schüttler E & Karez CS (eds). Especies exóticas invasoras en las Reservas de Biosfera de América Latina y el Caribe. Un informe técnico para fomentar el intercambio de experiencias entre las Reservas de Biosfera y promover el manejo efectivo de las invasiones biológicas. UNESCO, Montevideo.
- Inbiar. Base de Datos sobre Invasiones Biológicas Argentinas. Consultada en noviembre de 2010. IABIN. Interamerican Biodiversity Information Network. Proyecto I3N. www.inbiar.org.ar.
- Izhaki I, Henig-Sever N & Ne'eman N. 2000. Soil seed banks in Mediterranean Aleppo pine forests: the effect of heat, cover and ash on seedling emergence. *Journal of Ecology* 88:667-675.
- Jakobs G, Weber E & Edwards PJ. 2004. Introduced plants of the invasive *Solidago gigantea* (Asteraceae) are larger and grow denser than conspecifics in the native range. *Diversity and Distributions* 10:11–19.
- Jobbagy EG & Jackson RB. 2003. Patterns and mechanisms of soil acidification in the conversion of grasslands to forests. *Biogeochemistry* 64:205–229.
- Keane RM & Crawley MJ. 2002. Exotic plant invasions and the enemy release hypothesis. *Trends in Ecology and Evolution* 17:164-170.
- King EG & Hobbs RJ. 2006. Identifying linkages among conceptual models of ecosystem degradation and restoration: towards an integrative framework. *Restoration Ecology* 14(3):369-378.
- Kinloch JE, Friedel MH. 2005. Soil seed reserves in arid grazing lands of central Australia: seed bank and vegetation dynamics. *Journal of Arid Environments* 60:133-161.
- Knapp PA. 1991 The response of semiarid vegetation assemblages following the abandonment of mining towns in south-western Montana. *Journal of Arid Environments* 20:205-222.
- Kristensen MJ & Frangi JL. 1995. La Sierra de la Ventana: una isla de biodiversidad. *Ciencia Hoy* 5(30):25-34.
- Lamont BB & Baker MJ. 1988. Seed bank dynamics of a serotinous, fire-sensitive *Banksia* species. *Australian Journal of Botany* 36:193-203.
- Lamont BB, Le Maitre DC, Cowling RM & Enright NJ. 1991. Canopy seed storage in woody plants. *The Botanical Review* 57(4):277-317.
- Lavi A, Perevolotsky A, Kigel J & Noy-Meir I. 2005. Invasion of *Pinus halepensis* from plantations into adjacent natural habitats. *Applied Vegetation Science* 8(1):85-92.
- Ledgard N. 2001. The spread of lodgepole pine (*Pinus contorta*, Dougl.) in New Zealand. *Forest Ecology and Management* 141:43-57.
- Le Houérou HN. 1974. Fire and vegetation in the Mediterranean basin. *Proceedings of the Annual Tall Timbers Fire Ecology Conference* 13:237-277.
- Le Maitre DC, van Wilgen BW, Gelderblom CM, Bailey C, Chapman RA & Nel JA. 2002. Invasive alien trees and water resources in South Africa: case studies of the costs and benefits of management. *Forest Ecology and Management* 160:143-159.
- Leone V, Borghetti M & Saracino A. 2000. Ecology of post-fire recovery in *Pinus halepensis* in southern Italy. En: Trabaud L (ed.). *Life and Environment in the Mediterranean, Advances in Ecological Sciences* 3, p. 129–154. WIT Press, Southampton, UK.

- Levine JM, Vilà M, D'Antonio CM, Dukes JS, Grigulis K & Lavorel S. 2003. Mechanisms underlying the impacts of exotic plant invasions. *Proceedings of the Royal Society Biological Sciences* 270:775–781.
- Levine JM, Adler PB & Yelenik SG. 2004. A meta-analysis of biotic resistance to exotic plant invasions. *Ecology Letters* 7:975-989.
- Lodge E. 1993. Biological invasions: lessons for ecology. *Tree* 8(4):133-136.
- Long MA & Grassini CM. 1997. Actualización del conocimiento florístico del Parque Provincial Ernesto Tornquist. Ministerio de Asuntos Agrarios Provincia de Buenos Aires y Universidad Nacional del Sur, Bahía Blanca.
- Lonsdale WM. 1999. Global patterns of plant invasions and the concept of invasibility. *Ecology* 80(5):1522-1536.
- López-García MC & Maillet J. 2005. Biological characteristics of an invasive South African species. *Biological Invasions* 7:181-194
- Loydi A. 2005. Impacto de los cúmulos de estiércol de caballos cimarrones sobre la flora de una reserva de pastizal pampeano. Tesina de Licenciatura en Ciencias Biológicas, Universidad Nacional del Sur, Bahía Blanca.
- Loydi A & Zalba SM. 2009. Feral horses dung piles as invasion windows in natural grasslands. *Plant Ecology* 201(2):471-480.
- Lozon JD & MacIsaac HJ. 1997. Biological invasions. Are they dependent on disturbance? *Environmental Review* 5:131–144.
- Macdonald IAW & Richardson DM. 1986. Alien species in terrestrial ecosystems of the Fynbos Biome. En: Macdonald IAW, Kruger FJ & Ferrar AA (eds.). *The ecology and management of biological invasions in southern Africa*, p. 77-93. Oxford University Press, Cape Town.
- Mack RN, Simberloff D, Lonsdale WM, Evans H, Clout M & Bazzaz FA. 2000. Biotic invasions: causes, epidemiology, global consequences and control. *Ecological Applications* 10(3):689-710.
- Maron JL & Vilà M. 2001. Do herbivores affect plant invasion? Evidence for the natural enemies and biotic resistance hypotheses. *Oikos* 95:363–373.
- Mayer P, Abs C & Fischer A. 2004. Colonisation by vascular plants after soil disturbance in the Bavarian Forest—key factors and relevance for forest dynamics. *Forest Ecology and Management* 188:279–289.
- Mazía CN, Chaneton EJ, Ghersa CM & León RJC. 2001. Limits to tree species invasion in pampean grassland and forest plant communities. *Oecologia* 128:594–602.
- Meffe GK & Carroll R. 1994. *Principles of conservation biology*. Sinauer Associates, Inc. Sunderland. USA.
- Meyer JY. 1998. Observations on the reproductive biology of *Miconia calvescens* DC (Melastomataceae), an alien invasive tree on the island of Tahiti (South Pacific Ocean). *Biotropica* 30(4):609-624.
- Miñarro F & Bilenca D. 2008. The conservation status of temperate grasslands in central Argentina. Special report. Fundación Vida Silvestre Argentina, Buenos Aires.
- Mooney HA, Mack RN, McNeely A, Neville LE, Schei PJ & Waage JK (eds.). 2005. Invasive alien species: a new synthesis. *SCOPE* 63, p. 368. Island Press, Washington DC.

- Moya D, Saracino A, Salvatore R, Lovreglio R, de Las Heras J & Leone V. 2008. Anatomic basis and insulation of serotinous cones in *Pinus halepensis* Mill. *Trees* 22: 511-519.
- Myers JH & Bazely DR. 2003. Ecology and control of introduced plants. Ecology, biodiversity and conservation. Cambridge University Press. UK.
- Nathan R, Safriel UN, Noy-Meir I & Schiller G. 1999. Seed release without fire in *Pinus halepensis*, a Mediterranean serotinous wind-dispersed tree. *Journal of Ecology* 87:659-669.
- Nathan R, Safriel UN, Noy-Meir I & Schiller G. 2000. Spatiotemporal variation in seed dispersal and recruitment near and far from *Pinus halepensis* trees. *Ecology* 81:2156-2169.
- Nathan R & Ne'eman G. 2004. Spatiotemporal dynamics of recruitment in Aleppo pine (*Pinus halepensis* Miller). *Plant Ecology* 171:123-137.
- Ne'eman G, Lahav H & Izhaki I. 1992. Spatial pattern of seedlings 1 year after fire in a Mediterranean pine forest. *Oecologia* 91:365-370.
- Ne'eman G & Izhaki I. 1998. Stability of pre- and post-fire spatial structure of pine trees in Aleppo pine forest. *Ecography* 21:535-542.
- Ne'eman G, Goubitz S & Nathan R. 2004. Reproductive traits of *Pinus halepensis* in the light of fire – a critical review. *Plant Ecology* 171:69-79.
- Noble IR. 1989. Attributes of invaders and the invading process: terrestrial and vascular plants. En: Drake JA, Mooney HA, di Castri F, Groves RH, Kruger FJ, Rejmánek M & Williamson M (eds.). *Biological Invasions: a Global Perspective*, p. 301-313. John Wiley & Sons, New York.
- Noble IA & Gitay H. 1996. A functional classification for predicting the dynamics of landscapes. *Journal of Vegetation Science* 7:329-336.
- Núñez MA, Simberloff D & Relva MA. 2008. Seed predation as a barrier to alien conifer invasions. *Biological Invasions* 10:1389-1398.
- Pardiñas UFJ, Abba AM & Merino ML. 2004. Micromamíferos (Didelphimorphia y Rodentia) del sudoeste de la provincia de Buenos Aires (Argentina): taxonomía y distribución. *Mastozoología Neotropical* 11(2):211-232.
- Parodi LR. 1942. ¿Por qué no existen bosques naturales en la llanura bonaerense?. *Revista del Centro de Estudiantes de la Facultad de Agronomía de la Universidad Nacional de Buenos Aires* 30:387-390.
- Pärtel M, Kalamees R, Zobel M & Rosén E. 1998. Restoration of species-rich limestone grassland communities from overgrown land: the importance of propagule availability. *Ecological Engineering* 10:275-286.
- Pausas JG, Ouadah N, Ferran A, Gimeno T & Vallejo R. 2003. Fire severity and seedling establishment in *Pinus halepensis* woodland, eastern Iberian Peninsula. *Plant Ecology* 169:205-213.
- Pausas JG, Ribeiro E & Vallejo R. 2004. Post-fire regeneration variability of *Pinus halepensis* in the eastern Iberian Peninsula. *Forest Ecology and Management* 203:251-259.
- Peña E, Hidalgo M, Langdon B & Pauchard A. 2008. Patterns of spread of *Pinus contorta* Dougl. ex Loud. invasion in a natural reserve in southern South America. *Forest Ecology and Management* 256:1049-1054.
- Pérez CHF & Grassini CM. 1997. Peces, anfibios y reptiles del Parque Provincial E. Tornquist y del Sistema de Ventania: Estudios preliminares en números de especies y problemas de

- conservación. Primeras Jornadas de Investigación y Extensión. Universidad Nacional del Sur-Parque Provincial E. Tornquist. Editorial de la Universidad Nacional del Sur.
- Plevich JO, Demaestri M, Viale SN, Cantero JJ & Nuñez CO. 2001. Primary productivity of grass under the influence of different replacement densities with exotic genotypes (*Pinus* sp). Proceedings of the International Symposium on Silvopastoral Systems and Second Congress on Agroforestry and Livestock Production in Latin America. San José, Costa Rica.
- Prati D & Bossdorf O. 2004. A comparison of native and introduced populations of the South African Ragwort *Senecio inaequidens* DC. in the field. En: Breckle SW, Schweizer B & Fangmeier A (eds.). Results of worldwide ecological studies, p. 353-359. Verlag Günter Heimbach, Stuttgart.
- Primack R, Rozzi R, Feinsinger P, Dirzo R & Massardo F. 2001. Fundamentos de conservación biológica. Perspectivas latinoamericanas. Fondo de Cultura Económica. México.
- Pyšek P. 1998. Alien and native species in Central European urban floras: a quantitative comparison. *Journal of Biogeography* 25:155-163.
- Pyšek P & Richardson DM. 2007. Traits associated with invasiveness in alien plants: Where do we stand? En: Nentwig W (ed.). Biological invasions, p. 97-126. Ecological Studies 193, Springer-Verlag, Berlin & Heidelberg.
- Radford IJ & Cousens RD. 2000. Invasiveness and comparative life-history traits of exotic and indigenous *Senecio* species in Australia. *Oecologia* 125:531-542.
- Randall RP. 2002. A global compendium of weeds. Shannon Books, Melbourne, Victoria, Australia.
- Rejmánek M & Richardson DM. 1996. What attributes make some plant species more invasive? *Ecology* 77:1655-1661.
- Rejmánek M. 1999. Invasive plant species and invasive ecosystems. En: Sandlund OT et al. (eds.). Invasive species and biodiversity management, p. 79-102. Kluwer Academic Publishers.
- Rice PM & Toney JC. 1998. Exotic weed control treatments for conservation of fescue grassland in Montana. *Biological Conservation* 85:83-95.
- Richardson DM. 1988. Age structure and regeneration after fire in a self-sown *Pinus halepensis* forest on the Cape Peninsula, South Africa. *South African Journal of Botany* 54(2):140-144.
- Richardson DM, Williams PA & Hobbs RJ. 1994. Pine invasions in the Southern Hemisphere: determinants of spread and invadability. *Journal of Biogeography* 21:511-527.
- Richardson DM. 1998. Forestry trees as invasive aliens. *Conservation Biology* 12(1):18-26.
- Richardson DM & Higgins SI. 1998. Pines as invaders in the southern hemisphere. En: Richardson DM (ed.). Ecology and biogeography of *Pinus*, p. 450-473. Cambridge University Press. Cambridge, UK.
- Richardson DM. 2000. Mediterranean pines as invaders in the Southern Hemisphere. En: Ne'eman G & Trabaud L (eds.). Ecology, biogeography and management of *Pinus halepensis* and *Pinus brutia* forest ecosystems in the Mediterranean Basin, p. 131-142. Backhuys, Leiden, Netherlands.
- Richardson DM, Pyšek P, Rejmánek M, Barbour MG, Panetta FD & West CJ. 2000. Naturalization and invasion of alien plants: concepts and definitions. *Diversity and Distributions* 6:93-107.
- Richardson DM & Rejmánek P. 2004. Conifers as invasive aliens: a global survey and predictive Framework. *Diversity & Distributions* 10:321-331.

- Richardson DM & Pyšek P. 2006. Plant invasions: merging the concepts of species invasiveness and community invisibility. *Progress in Physical Geography* 30(3):409-431.
- Richardson DM & Pyšek P. 2008. Fifty years of invasion ecology - the legacy of Charles Elton. *Diversity & Distributions* 14:161-168.
- Richardson DM, van Wilgen BW & Nuñez MA. 2008. Alien conifer invasions in South America: short fuse burning? *Biological Invasions* 10:573-577.
- Rodríguez Rey D & Zalba SM. 2003. Cambios en la diversidad y abundancia de hormigas (Hymenoptera: Formicidae) asociados a la presencia de árboles y herbívoros exóticos en el Parque Provincial Ernesto Tornquist. Tellus, Asociación Conservacionista del Sur, Bahía Blanca, Argentina.
- Rosenthal G. 2003. Selecting target species to evaluate the success of wet grassland restoration. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 98:227-246.
- Rouget M, Richardson DM, Milton SJ, Polakow D. 2001. Predicting invasion dynamics of four alien *Pinus* species in a highly fragmented semi-arid shrubland in South Africa. *Plant Ecology* 152:79-92.
- Sala OE, Stuart Chapin F, Armesto JJ, Berlow E, Bloomfield J, Dirzo R, Huber-Sanwald E, Huenneke LF, Jackson RB, Kinzig A, Leemans R, Lodge DM, Mooney HA, Oesterheld M, LeRoy Poff N, Sykes MT, Walker BH, Walker M & Wall DH. 2000. Global biodiversity scenarios for the year 2100. *Science* 287:1770-1774.
- Sanhueza CC & Zalba SM. 2008. Invasión de retama (*Spartium junceum*) en las Sierras Australes Bonaerenses: investigación, acción y manejo. Quintas Jornadas Interdisciplinarias del Sudoeste Bonaerense. Universidad Nacional del Sur, Bahía Blanca. Argentina.
- Saracino A, D'Alessandro CM & Borghetti M. 2004. Seed colour and post-fire bird predation in a Mediterranean pine forest. *Acta Oecologica* 26:191-196.
- Saracino A, Pacella R, Leone V, Borghetti M. 1997. Seed dispersal and changing seed characteristics in a *Pinus halepensis* forest after fire. *Plant Ecology* 130:13-19.
- Sarasola M, Rusch V, Schlichter T & Ghersa CM. 2006. Invasión de coníferas forestales en áreas de estepa y bosques de ciprés de la cordillera en la Región Andino Patagónica. *Ecología Austral* 16:143-56.
- SER - Society for Ecological Restoration International Science & Policy Working Group. 2004. The International Primer on Ecological Restoration. www.ser.org & Tucson: Society for Ecological Restoration International.
- Shea K & Chesson P. 2002. Community ecology theory as a framework for biological invasions. *Trends in Ecology and Evolution* 17:170-176.
- Sibert J. 2010. Estadios iniciales de sucesión vegetal luego de un incendio en pastizales naturales de Sierra de la Ventana (Buenos Aires). Tesina de Licenciatura en Ciencias Biológicas. Universidad Nacional del Sur, Bahía Blanca.
- Siemann E & Rogers WE. 2001. Genetic differences in growth of an invasive tree species. *Ecology Letters* 4:514-518.
- Simberloff D, Relva MA & Nuñez M. 2002. Gringos en el bosque: introduced tree invasion in a native *Nothofagus/Austrocedrus* forest. *Biological Invasions* 4:35-53.
- Simberloff D, Nuñez MA, Ledgard NJ, Pauchard A, Richardson DM, Sarasola M, Vanwilgen BW, Zalba SM, Zenni RD, Bustamante R, Peña E & Ziller SR. 2010. Spread and impact of

- introduced conifers in South America: Lessons from other southern hemisphere regions. *Austral Ecology* 35:489-504.
- Skordilis A & Thanos C. 1995. Seed stratification and germination strategy in the Mediterranean pines *Pinus brutia* and *P. halepensis*. *Seed Science Research* 5:151-160.
- Skordilis A & Thanos CA. 1997. Comparative ecophysiology of seed germination strategies in the seven pine species naturally growing in Greece. En: Ellis RH, Black M, Murdoch AH & Hong TD (eds.). *Basic and applied aspects of seed biology*, p. 623-632. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht.
- Stout JC. 2007. Reproductive biology of the invasive exotic shrub, *Rhododendron ponticum* L. (Ericaceae). *Botanical Journal of the Linnean Society* 155:373-381.
- Suding KN, Gross KL & Houseman G. 2004. Alternative states and positive feedbacks in restoration ecology. *Trends in Ecology and Evolution* 19:46-53.
- Sutherland WJ. 1996. *Ecological Census Techniques. A handbook*. Cambridge University Press.
- Tapias R, Gil L, Fuentes-Utrilla P & Pardos JA. 2001. Canopy seed banks in Mediterranean pines of south-eastern Spain: a comparison between *Pinus halepensis* Mill., *P. pinaster* Ait., *P. nigra* Arn. and *P. pinea* L. *Journal of Ecology* 89:629-638.
- Thanos CA & Skordilis A. 1987. The effects of light, temperature and osmotic stress on the germination of *Pinus halepensis* and *P. brutia* seeds. *Seed Science & Technology* 15:163-174.
- Thanos CA, Daskalakou EN & Nikolaidou S. 1996. Early post-fire regeneration of *Pinus halepensis* forest on Mount Parnis, Greece. *Journal of Vegetation Science* 7:273-280.
- Thanos CA. 1999. Fire effects on forest vegetation, the case of mediterranean pine forests in Greece. En: Eftichidis G, Balabnis P & Ghazi A (eds.). *Wildfire management*, p. 323-336. Algosystems SA & European Commission DGXII. Athens.
- Thanos CA. 2000. Ecophysiology of seed germination in *Pinus halepensis* and *P. brutia*. En: Ne'eman G & Trabaud L (eds.). *Ecology, biogeography and management of Pinus halepensis and Pinus brutia forest ecosystems in the Mediterranean Basin*, p. 13-35. Backhuys, Leiden, Netherlands. .
- Thanos CA & Daskalakou EN. 2000. Reproduction in *Pinus halepensis* and *P. brutia*. En: Ne'eman G & Trabaud L (eds.). *Ecology, biogeography and management of Pinus halepensis and P. brutia Forest Ecosystems in the Mediterranean Basin*, p. 79-90. Backhuys Publishers, Leiden, Netherlands.
- Trabaud L, Michels C & Grosman J. 1985. Recovery of burnt *Pinus halepensis* Mill, forests II. Pine reconstruction after wildfire. *Forest Ecology and Management* 13(3-4):167-179.
- Trabaud L. 2000. Post-fire regeneration of *Pinus halepensis* forests in the west Mediterranean. En: Ne'eman G & Trabaud L (eds.). *Ecology, biogeography and management of Pinus halepensis and P. brutia Forest Ecosystems in the Mediterranean Basin*, p. 257-268. Backhuys Publishers, Leiden, Netherlands.
- Tu M, Hurd C & Randall JM. 2001. *Weed control methods handbook: tools and techniques for use in natural areas*. Wildland Invasive Species Program. The Nature Conservancy.
- van Wilgen BW, Bond WJ & Richardson DM. 1992. Ecosystem management. En: Cowling RM (ed.). *The ecology of Fynbos: nutrients, fire and diversity*, p. 345-371. Oxford University Press, Cape Town, South Africa.

- Vilà M & D'Antonio C. 1998. Fruit choice and seed dispersal of invasive vs. non-invasive *Carpobrotus* (Aizoaceae) in coastal California. *Ecology* 79(3):1053-1060.
- Vitousek PM, Walker LR, Whiteaker LD, Mueller-Dombois D & Matson PA. 1987. Biological invasion by *Myrica faya* alters ecosystem development in Hawaii. *Science* 238:802-804.
- Vitousek PM & Walker LP. 1989. Biological invasions by *Myrica faya* in Hawaii: plant demography, nitrogen fixation and ecosystem effects. *Ecological Monographs* 59:247-265.
- Vitousek PM, D'Antonio CM, Loope LL, Rejmánek M & Westbrooks R. 1997. Introduced species: a significant component of human-caused global change. *New Zealand Journal of Ecology* 21(1):1-16.
- Warren J, Christal A & Wilson F. 2002. Effects of sowing and management on vegetation succession during grassland habitat restoration. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 93:393-402.
- Wendorff H. 1946. Árboles y Sierras. Editorial OVINA. Buenos Aires, Argentina.
- Wilson SD & Gerry AK. 1995. Strategies for mixed-grass prairie restoration: herbicide, tilling, and nitrogen manipulation. *Restoration Ecology* 3:290-298.
- Williams MC & Wardle GM. 2005. The invasion of two native Eucalypt forests by *Pinus radiata* in the Blue Mountains, New South Wales, Australia. *Biological Conservation* 125:55-64.
- Williamson M. 1996. Biological invasions. Chapman and Hall, London.
- Williamson MH & Fitter A. 1996. The characters of successful invaders. *Biological Conservation* 78:163-170.
- Williamson M. 1999. Invasions. *Ecography* 22:5-12.
- Zalba SM. 1995. Plantas leñosas exóticas en el Parque Provincial Ernesto Tornquist (Buenos Aires): evaluación de impacto y propuesta de control. Tesis de Maestría en Manejo de Vida Silvestre. Universidad Nacional de Córdoba, Córdoba.
- Zalba SM. 2001. Efectos de la forestación con especies exóticas sobre comunidades de aves del pastizal pampeano. Tesis Doctoral en Biología. Universidad Nacional del Sur. Bahía Blanca.
- Zalba SM & Villamil CB. 2002. Woody plant invasion in relictual grasslands. *Biological Invasions* 4:55-72.
- Zalba SM, Barrionuevo LB, Cuevas YA & de Villalobos AE. 2003. Restauración de ambientes naturales afectados por especies exóticas en el Parque Provincial Ernesto Tornquist. II Jornadas Interdisciplinarias del Sudoeste Bonaerense. Editorial de la Universidad Nacional del Sur. Bahía Blanca.
- Zalba SM & Cozzani NC. 2004. The impact of feral horses on grassland bird communities. *Animal Conservation* 7(1):35-44.
- Zalba SM & Ziller SR. 2007. Adaptive management of alien invasive species: putting the theory into practice. *Natureza & Conservação* 5(2):86-92.
- Zalba SM, Cuevas YA & Boó R. 2008. Aleppo pine invasion after a wildfire in an Argentinean grassland nature reserve. *Journal of Environmental Management* 88:539-546.
- Zalba SM, Cuevas YA & de Villalobos AE. 2009. Lecciones aprendidas durante siete años de control de pinos invasores en pastizales naturales. En: Cazzaniga NJ & Arelovich HM (eds.). *Ambientes y recursos naturales del sudoeste bonaerense: producción, contaminación y conservación*, p. 325-340. Editorial de la Universidad Nacional del Sur, Bahía Blanca.

- Zalba SM. 2010. Pinos invasores en Iberá: la amenaza silenciosa. Boletín de los Esteros 8. Edición Especial "Iberá en peligro":3-7.
- Ziller SR & Galvão F. 2002. A degradação da estepe gramíneo-lenhosa no Paraná por contaminação biológica de *Pinus elliotii* e *P. taeda*. Revista Floresta 32:41-47.
- Zucchini E & Zalba SM. 2003. Efecto de un incendio sobre el establecimiento y la supervivencia de plántulas de *Pinus halepensis*. XXIX Jornadas Argentinas de Botánica. San Luis, San Luis.
- Zuloaga FO & Morrone O. 1996. Catálogo de las Plantas Vasculares de la República Argentina I. Missouri Botanical Garden, St. Louis, Missouri.
- Zuloaga FO & Morrone O. 1999. Catálogo de las Plantas Vasculares de la República Argentina II. Missouri Botanical Garden, St. Louis, Missouri.