

**Pinos invasores en pastizales
naturales de las Sierras Australes
Bonaerenses: modelos para optimizar
su control**



Gabriela I.E. Brancatelli

Director: Dr. Sergio M. Zalba

Codirector: Dr. Martín Amodeo

Departamento de Biología, Bioquímica y Farmacia

Universidad Nacional del Sur

2022



UNIVERSIDAD NACIONAL DEL SUR

TESIS DE DOCTOR EN BIOLOGÍA

**Pinos invasores en pastizales naturales de las Sierras
Australes Bonaerenses: modelos para optimizar su control**

Gabriela I. E. Brancatelli

BAHIA BLANCA

ARGENTINA

2022

PREFACIO

Esta tesis es presentada 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 ni en otras. Contiene los resultados de investigaciones llevadas a cabo en el Laboratorio del Grupo de Estudios en Conservación y Manejo (GEKKO) dependiente del Departamento de Biología, Bioquímica y Farmacia, durante el periodo comprendido entre el 1 de abril de 2016 y el 1 de marzo de 2022, bajo la dirección del Dr. Sergio M. Zalba, Profesor Asociado de Introducción a la Biología y Biología de la Conservación e Investigador Principal del CONICET, y la co-dirección del Dr. Martín Raúl Amodeo, Ayudante de Docencia de Introducción a la Biología e Interacciones Bióticas y Personal de Apoyo Profesional Adjunto del CONICET.

Gabriela I.E. Brancatelli



UNIVERSIDAD NACIONAL DEL SUR

Secretaría General de Posgrado y Educación Continua

La presente tesis ha sido aprobada el/...../..... , mercedo la calificación de (.....)

“Sin utopía, la vida sería un ensayo para la muerte...”

J.M.S.¹

¹ Joan Manuel Serrat. Utopía (1992)

Índice general

Resumen	1
Abstract	3
INTRODUCCION GENERAL	5
Invasiones biológicas	6
Comprensión y manejo de invasiones biológicas.....	8
Los pinos como invasores.....	10
Los pastizales naturales y las invasiones de plantas leñosas	12
Estructura y objetivos de esta tesis.....	13
DESCRIPCIÓN DE LA ESPECIE	15
Descripción de la especie	16
ÁREA DE ESTUDIO	19
Área de estudio	20
CAPÍTULO 1. Germinación y establecimiento de <i>Pinus halepensis</i> en las Sierras Australes Bonaerenses	25
Introducción	26
El estudio de las invasiones biológicas	26
Regeneración natural en plantas	27
Reclutamiento en pinos.....	28
Objetivos e hipótesis de este capítulo	30
Materiales y Métodos	31
Colección de semillas y experimentos de laboratorio	31
Experimentos a campo	31
Análisis estadísticos.....	35
Resultados	37
Efectos de la orientación y de la altitud en la emergencia	41
Efectos de la orientación y de la altitud en la supervivencia	44
Crecimiento de plántulas	46
Discusión	48
CAPÍTULO 2. Supervivencia y reproducción de <i>Pinus halepensis</i> en las Sierras Australes Bonaerenses	53

Introducción	54
Demografía de invasiones biológicas	54
Invasiones en gradientes de altitud	55
Determinantes del crecimiento en pinos	56
Objetivos e hipótesis de este capítulo	58
Materiales y Métodos	60
Supervivencia de juveniles	60
Crecimiento y reproducción	63
Resultados	65
Supervivencia en juveniles	65
Crecimiento y reproducción	70
Discusión	80
Supervivencia de juveniles	80
Crecimiento y reproducción	81
CAPÍTULO 3. Dispersión de <i>Pinus halepensis</i> en las Sierras Australes Bonaerenses	85
Introducción	86
El proceso de dispersión en plantas	86
El viento como vector de dispersión	87
Plantas invasoras dispersadas por viento	88
Dispersión en el pino de Alepo	90
Objetivos e hipótesis de este capítulo	92
Materiales y métodos	93
Resultados	96
Discusión	104
CAPÍTULO 4. Modelo demográfico para <i>Pinus halepensis</i> en las Sierras Australes Bonaerenses	109
Introducción	110
El manejo de las invasiones biológicas	110
Modelos demográficos	111
Componentes clave del ciclo de vida del pino de Alepo	113
Objetivos e hipótesis de este capítulo	116

Materiales y Métodos	118
Análisis demográfico	118
Reglas de transición.....	119
Desarrollo del modelo	120
Resultados	125
Producción anual de semillas	125
Gráfico de ciclo de vida y descripción de estadios.....	126
Proyecciones determinísticas.....	131
Proyecciones estocásticas	133
Discusión	152
Conclusiones y recomendaciones de manejo	160
Agradecimientos	164
Bibliografía.....	168
Material suplementario	202

Índice de tablas

Tabla 1.1. Cobertura media de vegetación en sitios experimentales para medir germinación y establecimiento de <i>Pinus halepensis</i> en el Parque Provincial Ernesto Tornquist (Buenos Aires). Las letras de superíndice indican los resultados de las pruebas de Tukey <i>post-hoc</i> en el modelo binomial GLM con orientación y altitud como variables explicativas. Las categorías con la misma letra no difieren significativamente ($p = 0.05$).	38
Tabla 1.2. Porcentajes promedio de emergencia y supervivencia de plántulas de <i>Pinus halepensis</i> germinadas a partir de semillas sembradas en diferentes condiciones de orientación de ladera y altitud en el Parque Provincial Ernesto Tornquist (Buenos Aires). Se realizaron dos réplicas en cada condición (excepto en el sitio control donde se realizó una) con cinco parcelas por réplica y 40 semillas por parcela. Las cifras entre paréntesis representan el error estándar	42
Tabla 1.3. Hazard Ratio (HR), intervalos de confianza (IC) del 95% y valores p , calculados a partir de un modelo de regresión de Cox para la emergencia de plántulas de <i>Pinus halepensis</i> en el parque Provincial Ernesto Tornquist (Buenos Aires). El modelo se construyó utilizando el tiempo hasta la germinación como escala de tiempo, orientación y altitud como covariables que interactúan y Sitio-Parcela como factor aleatorio. Todos los HR se expresan con respecto a un nivel de referencia, la combinación Orientación Noreste - Altitud Baja.	43
Tabla 1.4. Tasa de supervivencia de plántulas de <i>Pinus halepensis</i> en el Parque Provincial Ernesto Tornquist (Buenos Aires). Los valores se expresan como Hazard Ratio (HR) con intervalos de confianza (IC) del 95% y valores p , calculados a partir de un modelo de regresión de Cox, utilizando el tiempo hasta la germinación como escala de tiempo, orientación y altitud como covariables que interactúan y Sitio-Parcela como variable de fragilidad. ($\chi^2 (18,76) = 35,4$, $p < 0,05$). Todos los HR se expresan con respecto al nivel de referencia Orientación Noreste - Altitud Baja.	45
Tabla 2.1. Parámetros de los modelos lineales simples generados para evaluar la relación entre la densidad de individuos de <i>Pinus halepensis</i> creciendo en las Sierras Australes Bonaerenses y la precipitación en el área durante distintas épocas del año.	70
Tabla 2.2. Estimaciones de coeficientes para un GLM que modela el diámetro del tronco en función de los anillos de crecimiento para individuos de <i>Pinus halepensis</i> que crecen a diferentes altitudes en el Parque Provincial Ernesto Tornquist (Buenos Aires). Los coeficientes se muestran en función de una parametrización de efectos del modelo: los efectos de interacción se comparan con el coeficiente de referencia (marcado como Ref.)	71
Tabla 2.3. Estimaciones de coeficientes para un GLM que modela la presencia de conos en función del diámetro (superior) y los anillos de crecimiento (inferior), para <i>Pinus halepensis</i> creciendo a diferentes altitudes en el Parque Provincial Ernesto Tornquist (Buenos Aires). Los coeficientes se muestran en función de una parametrización de efectos del modelo: los efectos de interacción se comparan con el coeficiente de referencia (marcado como Ref.).	74
Tabla 2.4. Diámetro y edad a la que los árboles comienzan a portar conos para <i>Pinus halepensis</i> creciendo a diferentes altitudes en el Parque Provincial Ernesto Tornquist (Buenos Aires). En base a las predicciones de GLM, se muestran los valores de diámetro y edad inicial ($p = 0.1$), promedio ($p = 0.5$) y final ($p = 0.9$) que definen el período en el que ocurre esta transición.	76
Tabla 2.5. Diámetro y edad en que los árboles comienzan a portar conos abiertos (liberación de semillas) para ejemplares de <i>Pinus halepensis</i> creciendo en diferentes posiciones	

topográficas en el Parque Provincial Ernesto Tornquist (Buenos Aires). Según las predicciones de GLM, se muestran los valores de diámetro y edad inicial ($p = 0.1$), promedio ($p = 0.5$) y final ($p = 0.9$) que definen el período en el que ocurre esta transición..... 78

Tabla 2.6. Diámetro y edad en que los árboles comienzan a portar conos abiertos (liberación de semillas) para ejemplares de *Pinus halepensis* creciendo en diferentes posiciones topográficas en el Parque Provincial Ernesto Tornquist (Buenos Aires). Según las predicciones de GLM, se muestran los valores de diámetro y edad inicial ($p = 0.1$), promedio ($p = 0.5$) y final ($p = 0.9$) que definen el período en el que ocurre esta transición..... 79

Tabla 4.1. Número promedio, desvío estándar y número mínimo y máximo de semillas de *Pinus halepensis* estimadas para las clases de individuos adultos definidas para el modelo demográfico. 126

Tabla 4.2. Valores estimados de los parámetros del modelo demográfico construido para *Pinus halepensis*, desvío estándar de cada estimación y fuente de información de la que provienen. 130

Tabla 4.3. Valores obtenidos con el modelo poblacional generado para *Pinus halepensis* en las Sierras Australes Bonaerenses, considerando distintas combinaciones de altitud y orientación de ladera..... 135

Tabla 4.4. Valores obtenidos con el modelo poblacional generado para *Pinus halepensis* en las Sierras Australes Bonaerenses bajo condiciones de presencia y ausencia de pastoreo. 137

Tabla 4.5. Valores poblacionales obtenidos con el modelo generado para *Pinus halepensis* en las Sierras Australes Bonaerenses en función de cambios en la probabilidad de ocurrencia de incendios. 140

Tabla 4.6. Valores obtenidos con el modelo poblacional generado para *Pinus halepensis* en las Sierras Australes Bonaerenses, con pastoreo e incendios de acuerdo a los intervalos indicados. 142

Tabla 4.7. Valores obtenidos con el modelo poblacional generado para *Pinus halepensis* en las Sierras Australes Bonaerenses, según distintas intensidades de remoción anual de árboles adultos..... 143

Tabla 4.8. Valores obtenidos con el modelo poblacional generado para *Pinus halepensis* en las Sierras Australes Bonaerenses, con intervenciones de manejo que eliminan el 50% de los individuos adultos cada año y con presencia de fuego de acuerdo a los intervalos indicados.146

Tabla 4.9. Valores obtenidos con el modelo poblacional generado para *Pinus halepensis* en las Sierras Australes Bonaerenses, con intervenciones de manejo que eliminan el 50% de los individuos adultos cada año, con pastoreo y presencia de fuego de acuerdo a los intervalos indicados 149

Tabla 4.10. Valores poblacionales obtenidos con el modelo generado para *Pinus halepensis* en las Sierras Australes Bonaerenses en función de la ocurrencia de fuegos prescritos de acuerdo a los intervalos indicados. 150

Tabla S1. Régimen de riego aplicado en el sitio de control para la emergencia y supervivencia de plántulas de *Pinus halepensis* en el Parque Provincial Ernesto Tornquist (Buenos Aires)... 202

Tabla S2. Coeficientes de variación temporal del porcentaje de cobertura vegetal según orientación de ladera y altitud en el Parque Provincial Ernesto Tornquist (Buenos Aires). Se muestran los errores promedio y estándar (entre paréntesis) para cada sitio experimental.. 203

Índice de figuras

Figura A. Ubicación geográfica de las Sierras Australes Bonaerenses (Argentina). En gris oscuro se indica el área correspondiente al Parque Provincial Ernesto Tornquist. La flecha superior indica la dirección norte, la barra inferior indica la escala de 500 km.....	24
Figura 1.1. Parcelas experimentales para evaluar germinación y establecimiento de <i>Pinus halepensis</i> en el Parque Provincial Ernesto Tornquist (Buenos Aires), en sitio control en el Jardín Botánico Pillahuincó (izquierda) y en sitio de altitud elevada (derecha).	33
Figura 1.2. Vista aérea del sector conocido como Abra de la Ventana, dentro del Parque Provincial Ernesto Tornquist (Buenos Aires), indicando la ubicación de los sitios donde se colocaron las parcelas experimentales para evaluar emergencia y establecimiento de plántulas de <i>Pinus halepensis</i> (Google Earth 2019). SA indica los sitios de orientación sudoeste y altitud alta, SM indica los sitios de orientación sudoeste y altitud media, SB indica los sitios de orientación sudoeste y altitud baja, NA indica los sitios de orientación noreste y altitud alta, NM indica los sitios de orientación noreste y altitud media y NB indica los sitios de orientación noreste y altitud baja.	34
Figura 1.3. Altura media de la vegetación a diferentes altitudes y orientación de laderas en sitios experimentales para medir germinación y establecimiento de <i>Pinus halepensis</i> en el Parque Provincial Ernesto Tornquist (Buenos Aires). Datos registrados cada dos meses.....	39
Figura 1.4. Precipitación quincenal en cada parcela a diferentes altitudes y orientación de laderas en sitios experimentales para medir germinación y establecimiento de <i>Pinus halepensis</i> en el Parque Provincial Ernesto Tornquist (Buenos Aires). Los puntos negros y las líneas grises indican la precipitación en cada sitio experimental, la línea negra representa el promedio general.....	40
Figura 1.5. Proporción de emergencia acumulada para plántulas de <i>Pinus halepensis</i> en diferentes condiciones de orientación de ladera y altitud en el parque Provincial Ernesto Tornquist (Buenos Aires). Se muestran las curvas de supervivencia (1 - curva de Kaplan-Meier) con intervalos de confianza indicados como áreas sombreadas.	40
Figura 1.6. Probabilidad de supervivencia de plántulas de <i>Pinus halepensis</i> en diferentes condiciones de orientación de ladera y altitud en el Parque Provincial Ernesto Tornquist (Buenos Aires). Las curvas de supervivencia (funciones de Kaplan-Meier) se muestran con intervalos de confianza indicados como áreas sombreadas. Las líneas punteadas verticales indican los puntos de supervivencia medios.....	43
Figura 1.7. Altura promedio (cm) de plántulas de <i>Pinus halepensis</i> a los 140 días de siembra de acuerdo a diferentes condiciones de orientación de ladera y altitud en el Parque Provincial Ernesto Tornquist (Buenos Aires). Las barras de error indican el Error Estándar, las letras indican los resultados de las pruebas de Tukey <i>post-hoc</i> en el modelo GLM Gamma con orientación y altitud como variables explicativas. Los niveles con la misma letra no difieren ($p = 0,05$).	44
Figura 2.1. Detalle de <i>Pinus halepensis</i> marcado para su monitoreo en un ensayo de estimación de supervivencia (der.) y aspecto general del sitio de muestreo(izq.) Parque Provincial Ernesto Tornquist (Buenos Aires).....	61

Figura 2.2. Núcleos poblacionales de <i>Pinus halepensis</i> seleccionados para estudiar la estructura etaria. Parque Provincial Ernesto Tornquist (Buenos Aires) (Google Earth 2019).....	63
Figura 2.3. Relación entre el número de anillos de crecimiento y el diámetro del tronco de <i>Pinus halepensis</i> para individuos en etapa juvenil creciendo en las Sierras Australes Bonaerenses. La línea continua y la sombra celeste indican los valores esperados y el intervalo de confianza del 95% según el modelo.....	65
Figura 2.4. Relación entre el número de anillos de crecimiento y el diámetro del tronco de <i>Pinus halepensis</i> para individuos en etapa adulta creciendo en las Sierras Australes Bonaerenses. La línea continua y la sombra celeste indican los valores esperados y el intervalo de confianza del 95% según el modelo.....	66
Figura 2.5. Relación entre la probabilidad de supervivencia y la edad (estimada a partir del número de anillos de crecimiento) para individuos de <i>Pinus halepensis</i> de entre 0 y 7 años, creciendo en las Sierras Australes Bonaerenses. Las barras verticales indican la desviación estándar de cada dato.....	67
Figura 2.6. Estructura etaria poblacional de <i>Pinus halepensis</i> creciendo en las Sierras Australes Bonaerenses. (a) Datos totales; (b) datos de cada núcleo poblacional analizado. La edad se estimó a partir de la medición del diámetro mediante un modelo de crecimiento construido para la especie en el área de estudio.....	68
Figura 2.7. Precipitaciones anuales medidas en el Parque Provincial Ernesto Tornquist (Buenos Aires) durante el período 1976-2019. Las barras azules indican la sumatoria de precipitaciones anuales de los meses de marzo, abril y mayo (correspondientes a la etapa de reclutamiento de <i>Pinus halepensis</i> en el área). La línea roja indica el promedio histórico durante los mismos meses para el período 1888-2019.....	69
Figura 2.8. Relación entre el diámetro del tronco y el número de anillos de crecimiento de <i>Pinus halepensis</i> creciendo a diferentes altitudes en el Parque Provincial Ernesto Tornquist (Buenos Aires). Las líneas continuas y las sombras grises indican los valores esperados y el intervalo de confianza del 95% según el modelo.....	72
Figura 2.9. Relación entre la probabilidad de portar conos en función del diámetro (superior) y de los anillos de crecimiento los árboles (inferior), para <i>Pinus halepensis</i> creciendo a diferentes altitudes en el Parque Provincial Ernesto Tornquist (Buenos Aires). Las líneas indican la probabilidad predicha de acuerdo con los GLM.	75
Figura 3.1. Variación mensual de la velocidad promedio del viento (izq.) y de las máximas ráfagas de viento (der.) en la estación meteorológica de Villa Ventana, Sierras Australes Bonaerenses. Período comprendido entre 2016 y 2021.	96
Figura 3.2. Variación mensual de la temperatura ambiental máxima en la estación meteorológica de Villa Ventana, Sierras Australes Bonaerenses. Período comprendido entre 2016 y 2021.....	97
Figura 3.3. Rosa de los vientos para los datos anuales de la región de Villa Ventana. Izq.: dirección y velocidad promedio del viento agrupada de 0 a 50 km/h en intervalos de 10 km/h. Der.: dirección y velocidad de máximas ráfagas de viento agrupada de 0 a 120 km/h en intervalos de 20 km/h.	98
Figura 3.4. Rosa de los vientos de la región de Villa Ventana para datos durante la época de liberación de semillas de <i>Pinus halepensis</i> (noviembre a marzo). Izq.: dirección y velocidad promedio del viento. Der.: dirección y velocidad de máximas ráfagas de viento. (a) Días con	

temperaturas mayores o iguales a 20 °C. (b) Días con temperaturas entre 20 y 30 °C. (c) Días con temperaturas mayores a 30 °C..... 99

Figura 3.5. Mapas topográficos con la ubicación de 9454 individuos de *Pinus halepensis* talados como parte de una estrategia de control en el Parque Provincial Ernesto Tornquist. A) De acuerdo a categorías de altitud del lugar en el que crecían, B) de acuerdo al índice de exposición del lugar en el que crecían. 101

Figura 3.6. Distribución porcentual de 9454 individuos de *Pinus halepensis* talados como parte de una estrategia de control en el Parque Provincial Ernesto Tornquist, según categorías de altitud(A) y de acuerdo a su índice de exposición (B) 102

Figura 3.7. Frecuencia de 9454 individuos de *Pinus halepensis* talados como parte de una estrategia de control en el Parque Provincial Ernesto Tornquist, según categorías de índice de exposición (IE) en cada rango de altitud. La frecuencia relativa se indica como proporción del total de pinos en cada categoría establecido como 1.....103

Figura 4.1. Relación entre el número de conos verdes y la edad de árboles de *Pinus halepensis* en valles de pie de monte de las Sierras Australes Bonaerenses. La línea verde indica los valores predichos según el GML con distribución binomial negativa construido. Las líneas rojas verticales indican las transiciones entre las distintas clases de Adultos. 125

Figura 4.2. Diagrama del ciclo de vida y parámetros de transición para *Pinus halepensis*. Los Juveniles 4,5 y 6 no se muestran. Las transiciones entre esos estadios están dadas por s_{j3} , s_{j4} , s_{j5} y s_{j6} 128

Figura 4.3. Proyecciones determinísticas asintóticas del modelo poblacional generado para *Pinus halepensis* en las Sierras Australes Bonaerenses. (a) Proyección a 100 años, partiendo de un vector inicial con solo un Adulto 4 (45 a 90 años de edad, línea entera) y con un vector inicial igual a la estructura estable por edades (línea punteada). (b) Proyección a 100 años partiendo de distintos vectores iniciales, con sobreabundancia de cada uno de los estadios considerados en el modelo. 132

Figura 4.4. Resultado de diez proyecciones estocásticas a 100 años del modelo poblacional generado para *Pinus halepensis* en las Sierras Australes Bonaerenses, partiendo de un vector inicial de colonización compuesto por un solo individuo adulto. El tamaño poblacional se representa en escala logarítmica. 133

Figura 4.5. Resultado de diez proyecciones estocásticas a 100 años del modelo poblacional generado para *Pinus halepensis* en las Sierras Australes Bonaerenses. Se proyectan por separado los estadios semillas, juveniles y adultos, partiendo de un vector inicial de colonización compuesto por un solo un individuo adulto reproductor..... 134

Figura 4.6. Proyecciones estocásticas del modelo poblacional generado para *Pinus halepensis* en las Sierras Australes Bonaerenses, de acuerdo a distintas combinaciones de altitud y orientación de ladera. El tamaño poblacional se representa en escala logarítmica. 136

Figura 4.7. Proyecciones estocásticas del modelo poblacional generado para *Pinus halepensis* en las Sierras Australes Bonaerenses, según la ocurrencia o no de pastoreo. El tamaño poblacional se representa en escala logarítmica. 137

Figura 4.8. Ejemplo de la trayectoria modelada para el logaritmo del tamaño poblacional de *Pinus halepensis* en las Sierras Australes Bonaerenses, según distintas probabilidades de ocurrencia de incendios. (a) $p = 0.3$; (b) $p = 0.2$; (c) $p = 0.14$; (d) $p = 0.11$; (e) $p = 0.09$; (f) $p = 0.08$; (g) $p = 0.07$; (h) $p = 0.06$; (i) $p = 0.05$. Las líneas rojas indican los momentos en los que ocurren los incendios. El tamaño poblacional se representa en escala logarítmica. 139

Figura 4.9. Proyecciones estocásticas del modelo poblacional generado para *Pinus halepensis* en las Sierras Australes Bonaerenses, con presencia de fuegos naturales de acuerdo a las probabilidades indicadas. El tamaño poblacional se representa en escala logarítmica..... 140

Figura 4.10. Ejemplo de trayectoria para el logaritmo del tamaño poblacional de *Pinus halepensis* en las Sierras Australes Bonaerenses bajo condiciones de pastoreo y según distintas probabilidades de ocurrencia de incendios. (a) $p = 0.2$; (b) $p = 0.11$; (c) $p = 0.07$. Las líneas rojas indican los momentos en los que ocurren incendios..... 141

Figura 4.11. Proyecciones estocásticas del modelo poblacional generado para *Pinus halepensis* en las Sierras Australes Bonaerenses bajo condiciones de pastoreo e incendios, de acuerdo a las probabilidades indicadas. El tamaño poblacional se representa en escala logarítmica. 142

Figura 4.12. Proyecciones estocásticas del modelo poblacional generado para *Pinus halepensis* en las Sierras Australes Bonaerenses, de acuerdo a distintas intensidades de remoción anual de árboles adultos. El tamaño poblacional se representa en escala logarítmica. 144

Figura 4.13. Ejemplo de trayectoria para el logaritmo del tamaño poblacional de *Pinus halepensis* en las Sierras Australes Bonaerenses, con intervenciones de manejo que eliminan el 50% de los árboles adultos cada año, y según distintas probabilidades de ocurrencia de incendios. (a) $p = 0.2$; (b) $p = 0.11$; (c) $p = 0.07$. Las líneas rojas indican los momentos en los que ocurren incendios..... 145

Figura 4.14. Proyecciones estocásticas del modelo poblacional generado para *Pinus halepensis* en las Sierras Australes Bonaerenses, con intervenciones de manejo que eliminan el 50% de los individuos adultos cada año y con presencia de fuego de acuerdo a los intervalos indicados. El tamaño poblacional se representa en escala logarítmica..... 146

Figura 4.15. Ejemplo de trayectoria para el logaritmo del tamaño poblacional de *Pinus halepensis* en las Sierras Australes Bonaerenses con intervenciones de manejo que eliminan el 50% de los individuos adultos cada año, con pastoreo y según distintas probabilidades de ocurrencia de incendios. (a) $p = 0.2$; (b) $p = 0.11$; (c) $p = 0.07$. Las líneas rojas indican los momentos en los que ocurren incendios..... 1480

Figura 4.16. Proyecciones estocásticas para *Pinus halepensis* en las Sierras Australes Bonaerenses, con intervenciones de manejo que eliminan el 50% de los individuos adultos cada año, con pastoreo y presencia de fuego de acuerdo a los intervalos indicados. El tamaño poblacional se representa en escala logarítmica. 149

Figura 4.17. Proyecciones determinísticas del modelo poblacional generado para *Pinus halepensis* en las Sierras Australes Bonaerenses, con presencia de fuegos prescritos de acuerdo a los intervalos indicados. El tamaño poblacional se representa en escala logarítmica. 151

Resumen

Las invasiones biológicas representan una de las amenazas más significativas para la conservación de la diversidad biológica. Comprender la dinámica poblacional de una especie invasora es fundamental para detectar componentes clave que permitan desarrollar una estrategia efectiva de manejo. Los pastizales pampeanos resultan particularmente sensibles a la invasión de plantas leñosas exóticas. En particular, las Sierras Australes Bonaerenses sufren el avance de un conjunto de especies entre las que se destaca el pino de Alepo (*Pinus halepensis*) por la extensión del área que cubre. Esta especie es responsable de impactos negativos sobre distintos componentes de la biodiversidad nativa, así como sobre la dinámica de los incendios, comprometiendo la conservación de la estructura y las funciones del pastizal serrano. En esta tesis se combina información acerca de la biología reproductiva, la demografía y la dispersión de *P. halepensis* en pastizales naturales de las Sierras Australes Bonaerenses, y sobre su relación con las variables de hábitat y con los disturbios. Se detectaron variaciones en la emergencia y el establecimiento del pino de Alepo de acuerdo con la altitud, orientación de la ladera y cobertura vegetal. Las laderas de orientación sudoeste, desde altura media y hasta las cumbres, presentaron las tasas de reclutamiento más altas. La tasa de crecimiento, la producción de conos y la liberación de semillas también se modifican en relación con la topografía. Los ejemplares en los ambientes más altos exhiben una mayor tasa de crecimiento y una liberación más temprana de semillas respecto de los que crecen a menor altitud. La liberación de semillas ocurre antes en las laderas orientadas al sudoeste que en las orientadas al noreste. Se determinó que la tasa de supervivencia de los individuos juveniles aumenta con la edad y que la estructura por edades muestra picos de reclutamiento asociados con valores más altos de precipitaciones en el otoño posterior a la liberación de las semillas de las cohortes correspondientes. El análisis de los vientos predominantes en la región permitió comprobar que la época de liberación de semillas de *P. halepensis* coincide con condiciones apropiadas para la dispersión de la especie, y que el frente principal de avance de la invasión sería hacia el sudeste. El análisis altitudinal de los pinos indica que son capaces de crecer en sitios cuyas características topográficas y climáticas pueden considerarse apropiadas para los eventos de dispersión a larga distancia. Integrando los resultados obtenidos, se desarrolló un modelo poblacional para la especie y se evaluó el comportamiento esperado para la invasión frente a distintos disturbios y ante diferentes escenarios de

manejo. El análisis de elasticidad identifica la etapa de vida que va de los siete a los 14 años como la que produce efectos más importantes sobre la tasa de crecimiento poblacional. Al incorporar el efecto del pastoreo se detectó una tasa de crecimiento levemente superior respecto de la condición sin pastoreo. Cuando se simuló el efecto de incendios estocásticos, la tasa de crecimiento creció bajo todas las frecuencias medias consideradas, resultando máxima con incendios cada nueve años, en promedio. Al evaluar el efecto del control de la invasión mediante la remoción de individuos se detectó que la tasa de crecimiento disminuye al aumentar la intensidad del manejo, aunque se mantiene mayor a uno para todas las situaciones consideradas. Cuando se simuló el control mediante quemas prescriptas, se observó que frecuencias iguales o mayores a siete años resultan en reducciones de la población. Los resultados destacan la importancia del fuego en la regulación de la población de *P. halepensis* en las Sierras Australes Bonaerenses, con efectos contrastantes en función de la frecuencia con que se produce, lo que permite considerarlo como una opción de manejo ambiental efectiva para el control de la especie.

Abstract

Biological invasions represent one of the most significant threats to the conservation of biological diversity. Understanding the population dynamics of an invasive species is essential to detect key components that allow the development of an effective management strategy. Pampas grasslands are particularly sensitive to invasion by exotic woody plants. In particular, the Southern Buenos Aires Mountains (Sierras Australes Bonaerenses, SAB) undergo the advance of a group of species among which Aleppo pine (*Pinus halepensis*) stands out for the extension of the area it covers. This species is responsible for negative impacts on different components of native biodiversity, as well as on the dynamics of fires, compromising the conservation of the structure and functions of the mountain grasslands. This thesis combines information about the reproductive biology, demography and dispersal of *P. halepensis* in natural grasslands of the SAB, and about their relationship with habitat variables and disturbances. Variations in the emergence and establishment of Aleppo pine were detected according to altitude, slope orientation and vegetation cover. The southwestern slopes, at medium and high altitude, had the highest recruitment rates. The growth rate, cone production and seed release are also modified in relation to topography. The specimens in high altitude environments show higher growth rates and an earlier release of seeds, compared to those that grow at a lower altitude. Seed release occurs earlier on southwestern slopes than on northeastern slopes. Survival of juveniles increases with age, and age structure shows recruitment peaks associated with higher values of rainfall in the fall following the release of the seeds of the corresponding cohorts. The analysis of the prevailing winds in the study region made it possible to verify that the time of release of *P. halepensis* seeds coincides with appropriate conditions for the dispersal of the species and that the main advance front would be to the southeast. Altitude analysis of pines indicates that they are capable of growing in sites whose topographical and climatic characteristics can be considered appropriate for long-distance dispersal events. Integrating the results obtained, a population model was developed for the species and the expected behavior for the invasion was evaluated in the face of different disturbances and under different management interventions. Elasticity analysis identifies the life stage ranging from seven to 14 years as the one that produces the most important effects on the population growth rate. By incorporating the effect of grazing, a slightly higher growth rate was detected with respect to the non-grazing condition. When the effect of

stochastic fires was simulated, the growth rate grew under all the average frequencies considered, resulting maximum with fires every nine years, on average. Models including the effect of invasion control by removing individuals resulted in reductions of the growth rate with increasing intensity of management, although it remained above one for all the situations considered. When the control through prescribed burns was simulated, frequencies equal to or greater than seven years resulted in population reductions. The results highlight the importance of fire in regulating the population dynamics of *P. halepensis* in the Sierras Australes Bonaerenses, with contrasting effects depending on the frequency with which it occurs, which allows it to be considered as an effective environmental management option for the control of the species.

INTRODUCCION GENERAL



Invasiones biológicas

La dispersión es un fenómeno que ocurre en casi todos los organismos vivos, tan crucial para la distribución de la vida en la tierra como para la aparición y expresión de la biodiversidad. En condiciones naturales la dispersión se encuentra limitada por múltiples barreras, entre las cuales las geográficas son las más evidentes. En tiempos recientes, sin embargo, la dispersión de las especies por acción humana directa o indirecta, ha superado todas las barreras biogeográficas (Nentwig, 2008).

Diversas especies de plantas, animales y microorganismos han acompañado los viajes, las migraciones y el comercio humano a través de la historia. Algunos organismos han sido transportados en forma voluntaria, en otros casos el transporte fue accidental. Sin embargo, el ritmo de este movimiento y la diversidad de organismos transportados se multiplicaron de manera explosiva con los procesos recientes de globalización e intensificación del comercio y del transporte. Nuestra capacidad de llevar especies de un sitio a otro del planeta se ha amplificado, permitiéndoles superar barreras geográficas que no habrían podido atravesar por sus propios medios (Mack et al., 2000; Wittenberg & Cock, 2001). Actualmente, la dispersión mediada por los humanos es considerada el mecanismo más importante de dispersión a larga distancia en plantas y animales, actuando a una escala y con una frecuencia sin precedentes en la historia del planeta (Nathan, 2006; Nathan et al., 2008).

Así, un grupo cada vez mayor de especies transportadas consigue adaptarse a las condiciones de sus nuevos ambientes, forma poblaciones capaces de expandirse más allá de donde fueron originalmente plantadas o liberadas, coloniza nuevos hábitats y cambia las características de las comunidades biológicas y hasta del paisaje. Éstas son las llamadas especies exóticas invasoras: organismos introducidos fuera de su rango de distribución nativa que son capaces de expandirse y prosperar por sus propios medios, en detrimento del ambiente (Mack et al., 2000; Russell & Blackburn, 2017; Williamson, 1996).

Pese a que solo una pequeña fracción de las especies que son transportadas se transforman en invasoras, la enorme magnitud del traslado de especies y los impactos negativos que producen hacen que las invasiones biológicas sean reconocidas como una de las principales amenazas para la conservación de la biodiversidad y la sostenibilidad de las sociedades humanas (Charles & Dukes, 2008; Mooney, 2005; Richardson & Pyšek, 2006).

Las consecuencias negativas de las invasiones biológicas son diversas y están interconectadas. Desde un punto de vista ecológico, las especies exóticas invasoras pueden tener un efecto directo sobre las especies nativas mediante la competencia, la predación, la herbivoría, la transmisión de patógenos y la pérdida de diversidad genética por hibridación (Baskin, 2002). Las invasiones también pueden alterar procesos ecosistémicos completos, cambiando la dinámica de los nutrientes, alterando los ciclos hidrológicos, provocando el agotamiento de acuíferos subterráneos, o modificando la frecuencia, intensidad y extensión de los disturbios (Mooney et al., 2005; Nentwig, 2007; Wittenberg & Cock, 2001). En particular la presencia de estas especies en reservas naturales implica la degradación de los ecosistemas protegidos y requiere costosos programas de control (Foxcroft et al., 2017).

Además de los impactos ecológicos, las especies exóticas invasoras pueden causar daños económicos, ya que a menudo tienen efectos negativos sobre las actividades agrícolas y pecuarias, la piscicultura o la producción forestal. Existe además la posibilidad de que generen daños a obras de infraestructura que resulten en costosas acciones de reparación. Desde el punto de vista sanitario, hay especies invasoras que causan enfermedades en los humanos, ya sea actuando de manera directa o como vectores de distintas dolencias (Chalkowski et al., 2018; Mazza & Tricarico, 2018; Nuñez et al., 2020a). La pandemia de COVID19 es un proceso de dispersión de un patógeno que ilustra con claridad la dinámica, los alcances y el impacto de las invasiones biológicas (Nuñez et al., 2020). Las inversiones anuales para mitigar impactos y para aplicar medidas de control demandan grandes cantidades de recursos en las economías de los países (Pimentel, 2014; Pimentel et al., 2005). Un estudio reciente indica que en Argentina el costo económico total generado por especies exóticas invasoras entre 1995 y 2019 alcanzaría los siete mil millones de dólares (Duboscq-Carra et al., 2021).

Las invasiones biológicas también generan impactos sobre la cultura y las tradiciones de los pueblos. Existen ejemplos en los que, en poco tiempo, regiones enteras son colonizadas por un conjunto de especies oportunistas que se repiten a través de los distintos biomas, provocando la homogeneización tanto de la diversidad biológica como del patrimonio cultural (Baskin, 2003). Las comunidades locales pueden perder rápidamente el conocimiento acumulado durante generaciones, incluyendo su capacidad de reconocer la flora y fauna típica de su región, los saberes acerca de las propiedades medicinales y el valor alimenticio de las especies, sus ciclos

biológicos y las mejores prácticas de manejo, cuya importancia trasciende el ámbito local (Vilà & Hulme, 2017).

Tradicionalmente el impacto de las invasiones biológicas se consideró como la segunda causa de pérdida de biodiversidad a nivel global, superado únicamente por la transformación de los ambientes naturales, y la primera en el caso de las áreas naturales protegidas (Hobbs & Mooney, 2005; Mack et al., 2000; Sala et al., 2000; Vitousek et al., 1997). Más recientemente, el informe Planeta Vivo confirmó esta tendencia, ubicando a las especies exóticas invasoras como el segundo factor más importante en la retracción de 20811 poblaciones de 4392 especies de vertebrados terrestres y acuáticos (WWF/ZFL, 2020). A la magnitud de sus efectos se suma el hecho de que, a diferencia de otros agentes de pérdida de la biodiversidad, las especies exóticas invasoras producen cambios permanentes una vez establecidas en el nuevo ambiente (Doren et al., 2009).

Comprensión y manejo de invasiones biológicas

Manejar adecuadamente a las especies exóticas invasoras, considerando sus dimensiones ambientales, económicas y sociales a distintas escalas geográficas y temporales y teniendo en cuenta sus impactos diferenciales sobre distintos ambientes y regiones, grupos sociales e incluso entre generaciones, resulta un desafío de grandes proporciones (Schüttler & Karez, 2008). Los procesos de invasión implican la superación de distintas etapas: un potencial invasor debe sobrevivir al traslado desde su lugar de origen, establecerse en el nuevo sitio, persistir y reproducirse hasta conformar una población sostenible que eventualmente llegue a expandirse (Blackburn et al., 2011; Jeschke et al., 2013; Theoharides & Dukes, 2007). Las opciones de manejo dependerán de la etapa en la se encuentre la invasión y disminuyen a medida que ésta progresa (Lodge et al., 2006).

La prevención de nuevas introducciones es una de las estrategias más eficientes en el manejo de especies exóticas invasoras. Se trata de anticipar cuáles son las especies con mayores chances de arribar a un área, cuál la gravedad de sus impactos potenciales, cuáles los medios más probables de llegada y cuáles los sitios más propensos a ser colonizados. El manejo de rutas y vectores de introducción es una buena herramienta para lograr este objetivo (Brancatelli & Zalba, 2018). Una vez que la especie invasora ha llegado, es difícil evitar una rápida propagación. A partir de entonces, en general existe una estrecha ventana de oportunidad para la erradicación antes de que la especie se disemine de tal forma que sea imposible o inviable localizar

y eliminar a todas las poblaciones (Lodge et al., 2006). Es por ello que la detección temprana y la acción precoz resultan cruciales (Wittenberg & Cock, 2001).

Cuando la especie invasora ya se encuentra establecida y ocupa áreas más extensas, pueden considerarse, de manera general, dos opciones de manejo: control y mitigación. El control de especies invasoras puede implicar la contención (esto es, mantener la especie dentro de determinadas barreras regionales) o la reducción de la densidad y abundancia poblacional por debajo de un umbral aceptable preestablecido. La mitigación de los impactos de las especies invasoras es la opción restante cuando todas las demás fallan y consiste, básicamente, en encontrar formas de convivencia con el invasor que reduzcan todo lo posible sus efectos negativos (Tye, 2018).

Dada la gran cantidad de variables intervinientes en un proceso de invasión y considerando la importancia de responder de manera rápida, el desarrollo de herramientas predictivas para la toma de decisiones basada en el conocimiento se vuelve fundamental para el manejo efectivo de las especies invasoras (Buchadas et al., 2017). Mediante el modelado matemático y las simulaciones computacionales es posible poner a prueba hipótesis de manera virtual, proporcionando un valioso complemento para los experimentos de campo (Lewis et al., 2016). A través de los modelos es posible describir en unos pocos parámetros las propiedades comunes importantes de gran cantidad de ejemplos distintos. Además, pueden funcionar como medida de referencia para el estudio de sistemas complejos. En el caso particular de las invasiones biológicas permiten proyectar, por ejemplo, la dinámica esperada de un proceso de invasión, situación que resulta inviable en el plano experimental, considerando las consecuencias que podría causar sobre el ambiente. Los modelos, además, resultan mucho menos costosos y permiten variar las condiciones ambientales de acuerdo con las preguntas planteadas por el investigador. Sin embargo, según se postula desde los inicios de la disciplina, todos los modelos son incorrectos, pero algunos son útiles (Box et al., 1979). Si bien el modelado numérico y las simulaciones son una herramienta muy valiosa, no se debe pasar por alto el hecho de que un modelo sólo resultará útil si describe las situaciones reales en forma adecuada y suficiente según los objetivos, aunque siempre se tratará necesariamente de una simplificación (Begon et al., 1986).

Comprender la ecología de las invasiones de manera predictiva puede aumentar las posibilidades de prevenir o mitigar sus impactos económicos y ambientales, desafiar los supuestos que tenemos sobre factores que controlan la distribución y abundancia de las especies y proporcionar técnicas para predecir tasas

de cambio en su rango de distribución en respuesta al cambio climático o a otros eventos (Higgins & Richardson, 1998).

Tres componentes clave para evaluar las estrategias de manejo para invasiones establecidas son: la dinámica de invasión y el efecto del control sobre esa dinámica, los daños causados por la especie y los costos asociados con el control. Estos componentes estarán afectados en gran medida por la estocasticidad y la incertidumbre (Epanchin-Niell & Hastings, 2010). En este contexto, los modelos resultan herramientas flexibles para el estudio de especies invasoras en una amplia gama de condiciones ambientales (Higgins & Richardson, 1996). A través de enfoques de modelado es posible analizar el efecto de los distintos parámetros demográficos sobre el crecimiento de la población, permitiendo identificar rasgos de vida o variables ambientales que tienen un efecto particularmente importante sobre las tasas de crecimiento y expansión (Griffith et al., 2016). El desafío es predecir qué combinación de estrategias de gestión será más eficaz, qué consecuencias tendrá el manejo sobre la población invasora y cómo responderán los otros componentes del ecosistema (Buckley et al., 2004). En los casos en los que el tiempo y los recursos apremian, como suele suceder, los modelos facilitan la toma de decisiones de manejo aún con información incompleta, considerando estimaciones de la incertidumbre asociada a los parámetros (Buckley et al., 2005). A través de modelado es posible evaluar el efecto de los esfuerzos de control sobre la extensión de la invasión a lo largo del tiempo, así como identificar estrategias económicamente óptimas que consideren el impacto del control actual sobre las condiciones futuras (Epanchin-Niell & Hastings, 2010). Los modelos y sus predicciones pueden resultar además una herramienta estratégica al momento de comunicar los resultados de tareas de conservación y manejo a las partes interesadas o la comunidad en general (Buchadas et al., 2017).

Para elegir entre distintos modelos será necesario determinar cuáles son las características más apropiadas para el caso específico bajo análisis. Los criterios pueden incluir la capacidad del modelo para representar características relevantes de la invasión, incluyendo patrones de crecimiento, diseminación y enfoques de control potencial, manteniendo, a su vez, la simplicidad (Epanchin-Niell & Hastings, 2010).

Los pinos como invasores

La mayoría de las especies vegetales que se convierten en invasoras son introducidas voluntariamente, con propósitos productivos, para la protección contra los vientos o con fines ornamentales (Matthews, 2005; Richardson, 1998), en ocasiones

realizando reiterados esfuerzos para que las poblaciones prosperen. Entre ellas, los pinos son reconocidos como las especies de mayor importancia para la actividad forestal a nivel mundial. Se han documentado numerosos casos de “escapes” desde plantaciones hacia ambientes naturales, convirtiéndose en muchos casos en elementos dominantes del sistema (Lavi et al., 2005; Rejmánek & Richardson, 2013; Richardson, 2000).

El género *Pinus* incluye una veintena de especies que han sido citadas como invasoras en todo el mundo (Rejmánek & Richardson, 2013; Richardson & Rejmánek, 2004). Su capacidad invasora se atribuye a la producción temprana y abundante de semillas, al establecimiento rápido en sitios expuestos, al crecimiento rápido, a la dispersión a larga distancia y a la auto-fertilización (Dezzotti et al., 2009; Richardson & Rundel, 1998).

Si bien existen ejemplos de invasiones de pinos alrededor de todo el mundo (Nuñez et al., 2017), el éxito del género es particularmente notable en el hemisferio Sur, donde se ha convertido en el grupo de especies forestales más invasor, avanzando sobre ecosistemas de pastizal y arbustal en la mayoría de los países de América del Sur, así como en Sudáfrica, Australia, y Nueva Zelanda (Richardson & Higgins, 2000; Simberloff et al., 2010). En Australia *Pinus radiata* se ha propagado sobre pastizales semiáridos (Richardson, 1998). *P. contorta*, *P. sylvestris*, *P. mugo*, *P. nigra* y *P. ponderosa* invaden pastizales naturales de Nueva Zelanda, causando graves impactos (Froude, 2011), y pastizales de montaña y sabanas de Sudáfrica han sido invadidos por *P. pinaster*, *P. pinea* y *P. halepensis* (Richardson & Higgins, 2000; van Wilgen, 2018). En Sudamérica, el avance de los pinos sobre áreas naturales es veloz y extensivo (Richardson et al., 2008). Países como Colombia, Brasil, Venezuela, Chile y Uruguay sufren una variedad de impactos asociados con la invasión de estas especies (Matthews, 2005; Zalba et al., 2008). En Argentina los primeros registros de introducción de coníferas datan del año 1813 (Pérez Castellano 1968 en Simberloff et al., 2010), como especies de uso ornamental y con propósitos forestales. Hacia el año 1988 aparecen los primeros registros de invasión a partir de plantaciones de coníferas (Richardson et al., 1994), que actualmente afecta regiones de selva paranaense, bosques templados, estepa patagónica y pastizal pampeano (Brancatelli et al., 2020; Sarasola et al., 2006; Simberloff et al., 2010; Yezzi et al., 2018; Zalba & Villamil, 2002).

Los pinos invasores cambian el funcionamiento de los ecosistemas, afectan la provisión de servicios ecosistémicos y pueden restringir las opciones de uso de la tierra (Simberloff et al., 2010). En particular pueden generar cambios en las formas de

vida dominantes de la comunidad vegetal (Nuñez et al., 2017), desplazamiento de las especies nativas por alteración de las condiciones microambientales (Cuevas & Zalba, 2010; Richardson, 1998), reducción de la diversidad y complejidad de los ecosistemas (Higgins et al., 1999), alteración de la estructura y propiedades del suelo (Wilgen & Richardson, 2014), cambios en los ciclos de nutrientes y en la dinámica del agua (Jobbágy et al., 2013; Le Maitre et al., 2002), alteración de la frecuencia e intensidad de los fuegos naturales (Richardson & Bond, 1991; Zalba et al., 2008), y reducción del valor comercial y paisajístico de las áreas invadidas (Richardson & Higgins, 2000).

Los pastizales naturales y las invasiones de plantas leñosas

Los pastizales naturales son uno de los tipos de vegetación más extensos del planeta, con una cobertura potencial equivalente a cerca de una cuarta parte de la superficie terrestre (Blair et al., 2014). Estos sistemas proporcionan una amplia gama de bienes y servicios ambientales. A la provisión de carne, leche, lana y cuero que producen los sistemas de pastoreo, se le debe sumar, entre otros aspectos, la contribución al mantenimiento de la composición de gases en la atmósfera mediante el secuestro de CO₂, su papel en el control de la erosión de los suelos, y como fuente de material genético para una gran cantidad de especies vegetales y animales que constituyen hoy la base de la alimentación mundial (Bilenca & Miñarro, 2004).

Pese a estas importantes características, los pastizales templados constituyen uno de los ecosistemas más disturbados por actividades antrópicas y son al mismo tiempo los que menor atención han recibido desde el punto de vista de la conservación (Hannah et al. 1996; Bilenca & Miñarro, 2004; Zalba & Villamil, 2002). En América del Sur, menos del 3% de la superficie original de pastizales templados está incluido dentro de un sistema de áreas con algún estatus de protección. En general se trata de reservas naturales ubicadas en ambientes marginales que quedaron por fuera del avance de la frontera agropecuaria (Bilenca & Miñarro, 2004). A partir de la colonización europea los pastizales del sur de América se convirtieron progresivamente en una de las principales áreas de producción agropecuaria del mundo, con una consecuente transformación del paisaje, impactos sobre la biodiversidad y empobrecimiento de los suelos ya que el desarrollo agrícola ocurre básicamente reemplazando a los pastizales naturales por sistemas intensivos de cultivo (Bertonatti & Corcuera, 2000).

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. La biodiversidad de estos pastizales es conspicua, con miles de especies de plantas vasculares de diverso origen, de las cuales más de 550 corresponden a gramíneas. Entre 450 y 500 especies de aves y un centenar de mamíferos terrestres habitan estos ambientes (Bilenca & Miñarro, 2004).

Los pastizales pampeanos resultan particularmente sensibles a la invasión de plantas exóticas (Chaneton et al., 2002; Fonseca et al., 2013; Guadagnin et al., 2009). La presencia de plantas leñosas invadiendo este tipo de ambientes no solo representa la adición de una nueva especie, sino también la introducción de una forma de vida completamente nueva en ambientes donde los árboles nativos son raros o están ausentes (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 (Amiotti et al., 2007; Jobbágy & Jackson, 2003), 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 (Higgins & Richardson, 1998).

El Parque Provincial Ernesto Tornquist, enclavado en las Sierras Australes Bonaerenses (Argentina), constituye una de las escasas áreas protegidas del país dedicada a la conservación de pastizales pampeanos (Bertonatti & Corcuera, 2000; Bilenca & Miñarro, 2004; Chebez, 2005; Di Giacomo & Abril, 2005; Fiori et al., 1997). Uno de los problemas más graves que atentan contra los objetivos de esta reserva en la actualidad es la propagación de especies exóticas. Específicamente el pino de Alepo o pino tosquero (*Pinus halepensis*) ha ampliado significativamente su distribución dentro de la reserva y constituye una de las máximas prioridades de manejo en el área (Cuevas & Zalba, 2010; Fiori et al., 1997; Zalba & Villamil, 2002).

Estructura y objetivos de esta tesis

En esta tesis se combina información acerca de la biología reproductiva, la demografía y la dispersión de *P. halepensis* en pastizales naturales de las Sierras Australes Bonaerenses, y sobre su relación con las variables de hábitat y con los disturbios, y se proyectan los efectos esperados de distintas alternativas de control. El objetivo general es generar información y herramientas que contribuyan a optimizar el manejo efectivo de la invasión de esta especie, minimizando sus impactos sobre los ambientes, los recursos naturales y los servicios ecosistémicos.

Los capítulos 1 y 2 se focalizan en el estudio de parámetros demográficos del pino de Aleppo, relevantes para una mejor comprensión del proceso de invasión.

En el capítulo 1 “Germinación y establecimiento de *Pinus halepensis* en las Sierras Australes Bonaerenses”, se analizan la emergencia y el establecimiento del pino de Aleppo en ambientes ubicados a distintas altitudes y orientaciones de ladera, y con diferente cobertura vegetal. Dado el papel clave que tiene la regeneración natural para el avance de cualquier invasión, es importante conocer cómo se modifican estos parámetros en relación a las diferentes variables planteadas.

El capítulo 2 “Supervivencia y reproducción de *Pinus halepensis* en las Sierras Australes Bonaerenses” se centra en aspectos relevantes de los estadios juvenil y adulto. Por un lado, se analiza la supervivencia durante los primeros siete años de vida, etapa clave para el establecimiento de las poblaciones, y, por otro, se estudian el crecimiento en la etapa adulta, la producción de semillas y sus variaciones en relación a la topografía y otros rasgos ambientales.

En el capítulo 3 “Dispersión de *Pinus halepensis* en las Sierras Australes Bonaerenses” se describe el comportamiento del vector de dispersión del pino de Aleppo: el viento. Mediante el análisis de velocidad, frecuencia y dirección enfocado en la época de liberación de semillas, se discute la relación con la dispersión de la especie en el área de estudio y la incidencia que podría tener sobre el avance de la invasión.

Finalmente, en el capítulo 4 “Modelo demográfico para *Pinus halepensis* en las Sierras Australes Bonaerenses” se integran los resultados obtenidos en los capítulos anteriores y se desarrolla un modelo matricial de población para la especie que describe su dinámica de crecimiento y expansión en la región. A partir de este modelo, se evalúa el comportamiento de la población frente a distintos disturbios y en respuesta a diferentes opciones de manejo.

Así esta tesis culmina con la generación de una herramienta concreta destinada a contribuir en la identificación, priorización y ajuste de acciones de manejo efectivas para contener la propagación y disminuir los impactos de la invasión de *P. halepensis* en las sierras del sudoeste bonaerense.

DESCRIPCIÓN DE LA ESPECIE



Descripción de la especie

El pino de Aleppo o pino carrasco (*Pinus halepensis* Mill.) es un elemento característico de los bosques nativos de la cuenca del Mediterráneo. Su rango de distribución natural comprende el sudeste de Europa (España a Grecia), el norte de África (Marruecos a Libia) y áreas al este del Mar Mediterráneo (Israel y Chipre) (Barbéro et al., 1998; Lavi et al., 2005; Le Houerou, 1974; Pesaresi et al., 2017).

En la parte norte de su rango nativo crece en áreas costeras (desde el nivel del mar hasta los 600 m s. n. m.), mientras que en el sur puede ascender hasta los 1400 m. Las condiciones climáticas óptimas para esta especie son de 350 a 700 mm anuales de precipitaciones (clima semiárido a subhúmedo) y entre -2 y 10 °C absolutos de temperaturas mínimas (Chambel et al., 2013). Son árboles monoicos, como el resto de los pinos, que comienzan su reproducción a edades tempranas con la producción de estróbilos (conos) femeninos y, a edades más avanzadas desarrollan los estróbilos masculinos. Este patrón de segregación temporal de género a lo largo del desarrollo puede resultar una ventaja adaptativa particularmente importante en ambientes propensos al fuego, donde invertir recursos en la producción de semillas desde temprana edad aumenta las chances de generar un banco de semillas que permita el establecimiento exitoso (Ne'eman et al., 2004). En el pino de Aleppo la polinización tiene lugar en primavera, la fertilización un año más tarde, y la dispersión de semillas comienza a partir del tercer año (Nathan et al., 2000). En su región de origen, la reproducción sexual comienza a la temprana edad de tres a seis años y se estima que alcanza a toda la población después de 12 a 20 años (Thanos & Daskalaku, 2000). Las semillas maduran al terminar la primavera y un porcentaje de los conos se abren hacia el verano, tanto en su área nativa como en la región de estudio (Nathan et al., 1999; Cuevas, 2010). El resto permanece cerrado incluso durante varios años, creando un banco de semillas persistente en el dosel. Este fenómeno se conoce como serotinia (Daskalaku & Thanos, 1996; Thanos & Daskalaku, 2000). De esta manera, los principales promotores para la apertura de los conos en esta especie son el fuego, para los conos seróticos (piriscencia), y las condiciones de altas temperaturas y baja humedad relativa para los conos no seróticos (xeriscencia; Nathan et al., 1999). Una proporción de los conos madurados cada año permanecen cerrados durante un tiempo indefinido, manteniendo un alto nivel de viabilidad incluso en conos de más de 20 años (Daskalaku & Thanos, 1996). El banco de semillas en el suelo es efímero y resulta poco significativo para la regeneración, en comparación con la acumulación de semillas en el dosel, donde se encuentran

protegidas dentro de los conos de la acción de los depredadores y del fuego (Izhaki et al., 2000). Se la conoce como una especie “sembradora obligada” luego del fuego, ya que en general no sobrevive a los incendios y se regenera sólo a partir de semillas una vez pasado el disturbio (Ne’eman et al., 2004). Los conos contienen sámaras de alrededor de 22 mm de largo, con un peso aproximado de 22 mg. Son dispersadas principalmente por viento y tienen la capacidad de autorrotar mientras van cayendo (Nathan et al., 1996). El transporte secundario por animales, hormigas y roedores, es menos común (Nathan & Ne’eman, 2000). 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 (Skordilis & Thanos 1995, Skordilis & Thanos 1997, Izhaki et al. 2000, Nathan et al. 2000, Thanos 2000). Este es un aspecto compartido entre el área nativa y el área invadida evaluada, donde el pico de germinación a campo ocurre entre los meses de marzo a mayo (Cuevas, 2010).

Dado que los bosques nativos de pinos de la Cuenca del Mediterráneo se encuentran amenazados por procesos de cambio en el uso de la tierra, por el sobrepastoreo del ganado (Skordilis & Thanos, 1995) y por el cambio climático (Nadal-Sala et al., 2017; Vicente et al., 2018), y considerando la importancia ecológica, productiva y cultural de la especie, existen numerosos estudios que abarcan diversos aspectos de la biología y ecología de *P. halepensis* en su región de origen (Ayari et al., 2011; Boulli et al., 2001; Goubitz et al., 2004; Kitikidou et al., 2016; Nathan et al., 2000; Ne’eman et al., 2004; Preisler et al., 2019; del Río et al., 2014; Skordilis & Thanos, 1995; Thanos & Daskalaku, 2000, entre muchos otros). Sin embargo, los antecedentes no resultan tan abundantes en las áreas donde la especie se comporta como invasora (Brancatelli et al., 2021, 2020; Cuevas & Zalba, 2010; de Villalobos et al., 2011; Lavi et al., 2005; Rouget et al., 2001; Zalba et al., 2008). En las Sierras Australes Bonaerenses se estudiaron aspectos de la ecología reproductiva del pino de Alepo (Cuevas, 2010), de su interacción con los incendios (Zalba et al., 2008) y con el pastoreo por herbívoros exóticos (de Villalobos & Zalba, 2010; de Villalobos et al., 2011; de Villalobos & Schwerdt, 2020). Además, se desarrollaron análisis del impacto del pino de Alepo sobre la estructura y composición de las comunidades vegetales y de aves silvestres de las sierras (Zalba & Villamil, 2002), y del efecto sobre la recuperación de las áreas de pastizal invadidas, luego de la remoción de pinos (Cuevas & Zalba, 2010).

Uno de los criterios para establecer si una especie de pino puede considerarse invasora de una determinada comunidad es si produce descendencia reproductiva a una distancia de más de 100 m de los núcleos de población originales, en menos de 50 años de residencia (Richardson et al., 2000). Considerando que en la región de estudio el área colonizada por *P. halepensis* se incrementó 24 veces en un período de casi 30 años (Zalba & Villamil, 2002), y que se han registrado distancias de dispersión de hasta mil metros (Zalba, 1994) queda claro su carácter invasor en los pastizales del sudoeste bonaerense. A esto se suman sus efectos sobre la composición de las comunidades colonizadas y los procesos ecológicos citados anteriormente.

ÁREA DE ESTUDIO



Área de estudio

Las tareas correspondientes a esta tesis se desarrollaron en las Sierras Australes Bonaerenses, Argentina, que se extienden en dirección NO-SE entre los 37° y 39° de latitud Sur, y los 61° y 63° de longitud Oeste (Figura A). Se trata de una unidad orográfica formada por cordones subparalelos que alcanzan una longitud de 180 km. El pico más alto del sistema corresponde al Cerro Tres Picos, con 1234 m s.n.m. (Sellés-Martínez, 2001).

El área se localiza en la franja de climas templados, con veranos e inviernos bien marcados, y primaveras y otoños moderados (Gentili & Gil, 2013). La temperatura media anual es de 14 °C con una gran amplitud térmica diaria y anual; llegando a registrarse una máxima absoluta de alrededor de 40 °C y una mínima absoluta de -10 °C (Campo de Ferreras et al., 2004). Las lluvias son la forma de precipitación dominante. Cuando ocurren nevadas en general lo hacen entre los meses de julio y agosto, principalmente en los niveles más altos de las sierras y sólo ocasionalmente en los valles de pie de monte (Gil, 2011). Existe una gran variabilidad interanual de los valores medios de precipitación, con máximos de 1.056 mm y mínimos de 396 mm anuales (Gil & Campo de Ferreras, 2006). Las épocas más lluviosas corresponden al otoño y la primavera (Casado et al., 2007). La humedad ambiental relativa también muestra variaciones a lo largo del año y con la altitud. La humedad ambiental resulta así máxima durante el otoño y mínima en los meses estivales (Ithurrart, 2015), y desciende a medida que aumenta la altitud respecto al nivel del mar (Kristensen & Frangi, 1995). Los balances hídricos de la región indican que la humedad del suelo se agota desde octubre a noviembre, y a partir de este mes y hasta abril se registra un déficit de agua. El período con déficit hídrico es más marcado y prolongado al oeste (noviembre-abril) que al este (enero-febrero) del cordón serrano, debido a las menores lluvias y al aumento de la evapotranspiración potencial. Entre los meses de julio y noviembre se produce un exceso de agua (Frangi & Bottino, 1995). Estas condiciones climáticas se asemejan a las presentes en la región de origen del pino de Alepo (la Cuenca Mediterránea) donde las precipitaciones también se concentran en otoño y primavera, con sequías durante los meses estivales (Vennetier et al., 2018).

Las Sierras Australes Bonaerenses conforman la mayor divisoria de aguas en el sudoeste de la provincia. El drenaje de las sierras se encuentra constituido por nueve cuencas principales. Todas se alimentan exclusivamente de las precipitaciones, por lo que su caudal está condicionado a la cantidad de lluvia caída (Campo et al.,

2010). El sistema serrano provee así un valiosísimo servicio ecosistémico que regula el régimen hídrico de la región.

La topografía de las sierras determina variaciones locales del clima en función de la altitud, la exposición y la pendiente (Frangi & Botinno, 1995; Kristensen & Frangi, 1995), que se reflejan en las comunidades de plantas, estableciendo un gradiente a lo largo del rango altitudinal y en función de la inclinación y exposición de las laderas. Las Sierras Australes Bonaerenses forman parte de la Provincia Fitogeográfica Pampeana (Cabrera 1976) y representan la región de mayor biodiversidad de flora de la provincia de Buenos Aires. La formación vegetal dominante es la estepa de gramíneas, siendo *Stipa*, *Nassella*, *Piptochaetium*, *Festuca* y *Briza* los géneros más representados, así como Asteraceae herbáceas y arbustivas, entre las que abundan especies de *Senecio*, *Baccharis* e *Hypochaeris* (Long & Grassini, 1997; Long, 2018; Long et al., 2004). Hasta la colonización europea la región no contaba con especies arbóreas nativas o éstas eran sumamente raras (Long & Grassini, 1997; Parodi, 1942).

El fuego es considerado como un disturbio natural en la región, aunque no existe acuerdo acerca de cuál sería la frecuencia histórica de incendios en los pastizales serranos del sudoeste bonaerense (Michalijos, 2018; Rodríguez Souilla, 2020). Algunos autores indican que la frecuencia con la que ocurrían incendios en el vecino distrito del Caldenal (provincia fitogeográfica del Espinal; Cabrera, 1976) sería de un fuego cada cinco a seis años. La introducción de la ganadería, con la reducción de los combustibles finos por pastoreo, y la construcción de cortafuegos, habrían incrementado la duración de los periodos entre incendios. Actualmente se considera que el intervalo entre fuegos en el Caldenal es de unos diez años (Bóo et al., 1996; Peláez, 2014; Peláez et al., 2012). Es razonable asumir que los pastizales cercanos, como los de las Sierras Australes Bonaerenses, se quemaran en el pasado con una frecuencia al menos equivalente. El fuego es también un importante factor de disturbio natural en la región de origen del pino de Aleppo, donde el intervalo promedio entre incendios se estima en 25 años (Agee, 1998).

Parte de las tareas realizadas se llevaron a cabo dentro del Parque Provincial Ernesto Tornquist (PPET), ubicado sobre la Ruta Provincial N°76, a la altura del km 222 (Figura A). Esta reserva, creada en 1937, constituye la más antigua de la provincia y representa uno de los últimos relictos de pastizal pampeano que se mantiene en buen estado de conservación en medio de la matriz productiva (Bilenca & Miñarro, 2004; de Villalobos & Zalba, 2010; Zalba & Villamil, 2002). El PPET cubre un área de unas 6718 ha e incluye a dos de los picos más altos del sistema: el Cerro Destierro (1172 m s.n.m.) y el Cerro Ventana (1134 m s.n.m.) (Burgos, 1971). El 85% de las especies vegetales conocidas para el sistema de Ventania se encuentra presente dentro del Parque Tornquist y la reserva cuenta con 17 de los 20 endemismos estrictos registrados para este sistema orográfico, entre ellos el pasto azul (*Festuca ventanicola*), la mostacilla serrana (*Mostacillastrum ventanense*), el llantén (*Plantago bismarckii*) y *Polygala ventanensis* (Long & Grassini, 1997). La fauna silvestre también incluye especies endémicas como la Iguana de cobre (*Pristidactylus casuhatiensis*) de la familia Lacertidae, la cual se encuentra en “Peligro Crítico” de extinción según la Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza (Kacoliris, 2017), declarada Monumento Natural Provincial (ley 14.959, octubre 2017²) y especie emblema del Distrito de Tornquist (Resolución N°13/18³).

Entre los mamíferos nativos se encuentran el zorro gris (*Lycalopex gymnocercus*), el zorrino (*Conepatus chinga*) y el hurón (*Galictis cuja*), así como poblaciones relictuales de guanaco (*Lama guanicoe*), puma (*Puma concolor*), y gato montés (*Leopardus geoffroyi*). Más de cien especies de aves se han registrado en la zona (Doiny Cabré & Lejarraga, 2007). Por su valor ornitológico la reserva está considerada como una de las Áreas de Importancia para la Conservación de las Aves (AICAs) de Argentina (Di Giacomo & Abril, 2005). Además, dada su importancia 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).

Este área protegida, como la mayoría alrededor del mundo (Foxcroft et al., 2013, 2017; McConnachie et al., 2015), no está exenta de los efectos de las invasiones biológicas.

² <https://normas.gba.gob.ar/documentos/05M2Kh50.html>

³ <https://sibom.slyt.gba.gob.ar/bulletins/1026/contents/1216899.html>

Entre los vertebrados exóticos que habitan la zona se puede nombrar la liebre europea (*Lepus europeus*), el ciervo dama (*Dama dama*) y el jabalí (*Sus scrofa*) (Luengos Vidal, 2009; Scorolli, 2007; Nabaes 2011). La población de caballos cimarrones (*Equus caballus*) que se encuentra en la reserva afecta gravemente a comunidades nativas de aves y plantas (Cozzani, 2002; Loydi & Distel, 2010; Loydi & Zalba, 2009; Scorolli, 2007; Scorolli & Cazorla, 2010; Zalba & Cozzani, 2004) y podría favorecer la dispersión y el establecimiento de especies vegetales exóticas (de Villalobos et al., 2011; Loydi & Zalba, 2009). 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 (Amodeo et al., 2017; Cozzani & Zalba, 2009; Cuevas & Zalba, 2010; Sanhueza & Zalba, 2014; Zalba et al., 2002; Zalba & Cozzani, 2004; Zalba & Villamil, 2002), constituyendo el principal desafío de manejo de esta área protegida y un serio condicionante para sus objetivos de conservación.

Las primeras plantaciones de pino de Alepo en el PPET ocurrieron alrededor de la década de 1950 en las regiones correspondientes al tramo inicial del sendero de ascenso al Cerro Ventana, a una franja de valle al pie del lado sudoeste del mismo cerro y a un valle en la vertiente opuesta (denominado posteriormente Bosque del Sismógrafo; Zalba, 1994). La evolución de la invasión y la edad temprana de producción de semillas llevó a una dispersión de las fuentes de propágulos que hoy incluyen árboles semilleros a ambos lados de la divisoria principal de agua y prácticamente en todo el rango altitudinal.



Figura A. Ubicación geográfica de las Sierras Australes Bonaerenses (Argentina). En gris oscuro se indica el área correspondiente al Parque Provincial Ernesto Tornquist.

CAPÍTULO 1

Germinación y establecimiento de *Pinus halepensis* en las Sierras Australes Bonaerenses



Introducción

El estudio de las invasiones biológicas

En términos generales se estima que apenas el 0.1% de las especies de plantas que se introducen fuera de su rango nativo logran establecerse y volverse invasoras (Williamson & Fitter, 1996), sin embargo, esta pequeña proporción de invasores exitosos suele generar impactos significativos sobre el ecosistema receptor (Sala et al., 2000). El avance de una especie invasora implica la superación de distintas etapas hasta su establecimiento y expansión en el nuevo ambiente. Este progreso en general depende de tres grandes grupos de condiciones: la invasividad de la especie, la invasibilidad del sitio y la presión de propágulos (Vilà et al., 2008). La invasividad se refiere a rasgos propios de la especie que le permiten invadir un hábitat; mientras que la invasibilidad indica cuan susceptible es el ecosistema receptor a la invasión (Richardson & Pyšek, 2006). La presión de propágulos estará determinada por el número y frecuencia de las introducciones a lo largo del tiempo. Una elevada presión de propágulos puede resultar en altas chances de invasión aún en sitios de baja invasibilidad y viceversa (Melbourne et al., 2007).

Dentro de la literatura de la ecología de invasiones, existen diversas hipótesis que intentan explicar el éxito o fracaso de una invasión de acuerdo a las condiciones mencionadas. Algunas de ellas se focalizan en las características de la especie invasora y en los rasgos que pueden hacerla más apta para invadir (como por ejemplo habilidad competitiva aumentada, plasticidad fenotípica, rápida adaptación evolutiva, Elbalola, 2021; Hodgins et al., 2018; Inderjit & Colautti, 2005). Otras hacen hincapié en las características del ecosistema que determinan su susceptibilidad a ser invadido, como la resistencia biótica o la fluctuación de recursos en el ambiente (Beshai et al., 2021; Richardson & Pyšek, 2006; Santamaría et al., 2022). Existen también hipótesis orientadas a la interacción entre el ecosistema receptor y la especie invasora, como las de liberación de enemigos naturales, *invasional meltdown* y manipulación ambiental (Braga et al., 2020; Hodgins et al., 2018; Zhao et al., 2020). La importancia relativa de cada una de estas hipótesis varía de acuerdo al hábitat, la especie invasora y el estadio de invasión y no deben considerarse excluyentes (Inderjit & Colautti, 2005). Los procesos de invasión dependen así de una secuencia compleja, donde todos estos factores pueden interactuar estrechamente entre sí (Richardson & Pyšek, 2006).

Tanto la biología de poblaciones como de comunidades resultan fuentes de información clave para comprender los procesos de invasión. Uno de los criterios fundamentales para que una especie pueda persistir en una comunidad es su capacidad para crecer desde una densidad baja, que es también la condición para que una especie exótica pueda invadir (Shea & Chesson, 2002). Los procesos demográficos son lo que determinan si una invasión prosigue o fracasa (Gurevitch et al., 2016). La ecología de poblaciones puede contribuir a las decisiones de manejo de especies invasoras, proporcionando predicciones de cuántos organismos se pueden encontrar, dónde y en qué momento (Maguire, 2004).

Regeneración natural en plantas

La regeneración natural es un proceso clave en la dinámica de poblaciones de las plantas (Manso et al., 2013). La mayor parte, sino todos, los cambios espacio-temporales de estas poblaciones ocurren durante los procesos de reclutamiento temprano. En estas etapas, que van desde la producción de semillas, pasando por la dispersión y germinación, hasta el establecimiento de las plántulas, suelen ocurrir eventos de mortandad masiva (Nathan & Ne'eman, 2004). Dado el papel clave de los procesos de reclutamiento temprano en la determinación de la dinámica de poblaciones vegetales, se requiere de información integral y confiable sobre las características de estas etapas para el manejo efectivo de las plantas invasoras.

La germinación representa una transición riesgosa entre una etapa que presenta cierta tolerancia a las condiciones ambientales (semilla en reposo) y otra que es la etapa más débil y vulnerable del desarrollo de las plantas, la plántula. Como también es un proceso irreversible, el momento adecuado y el sitio en que ocurre la germinación tienen un impacto directo en el reclutamiento de la población (Baskin & Baskin, 2001). Las semillas se dispersan en una variedad de microhábitats que proporcionan una variedad de condiciones bióticas y abióticas que afectan la emergencia, supervivencia y crecimiento de las plántulas. En consecuencia, la germinación en condiciones de campo puede ser espacial y temporalmente variable, ya que algunos microhábitats pueden proporcionar mejores condiciones que otros, y además variar su calidad en diferentes momentos (Castro et al., 2005).

En especies de plantas con amplias distribuciones geográficas, las distintas poblaciones generalmente están sujetas a diferentes condiciones ambientales y, por lo tanto, a entornos con diversas limitaciones ecológicas (Castro et al., 2004). Esto podría, *a priori*, resultar en una mayor diversidad de capacidades y estrategias de

colonización y, en consecuencia, en una mayor aptitud para establecerse e invadir nuevos entornos.

El reclutamiento puede verse limitado por diferentes razones, incluida la eficiencia de dispersión de las semillas, la depredación de semillas, las tensiones abióticas como las limitaciones de sequía y luz, y la disponibilidad de micrositios adecuados para la germinación de semillas y el establecimiento de plántulas (Retana et al., 1999).

La discusión sobre la disponibilidad de semillas versus la de micrositios apropiados como determinantes para el establecimiento de plantas no es nueva, y la limitación combinada de ambos factores podría ser particularmente significativa para la regulación del reclutamiento en poblaciones de plantas (Eriksson & Ehrlén, 1992; Turnbull et al., 2000).

Reclutamiento en pinos

El reclutamiento de pinos podría estar fuertemente influido por la interacción entre las plántulas y la vegetación residente (Richardson & Bond, 1991). A su vez, la calidad del hábitat a nivel local puede ser un factor determinante tanto para la germinación como para el establecimiento (Castro et al., 2005; Del Campo et al., 2007). Simberloff y colaboradores (2010), destacan la importancia de la presión de propágulos para definir el destino del proceso de colonización en las coníferas.

Los pinos usualmente producen grandes cantidades de semillas (Richardson & Rundel, 1998) y así la disponibilidad de propágulos no suele ser un factor limitante. Conocer los efectos de las características de los sitios de arribo de las semillas sobre su germinación y sobre la supervivencia de las plántulas podría resultar importante para lograr una comprensión acerca del establecimiento de nuevos focos de invasión.

Saber cuáles son las características específicas de los sitios favorables para el reclutamiento de pinos puede ayudar en el desarrollo de acciones de gestión más efectivas mediante el mapeo de áreas particularmente adecuadas para el establecimiento de nuevos focos de invasión. La búsqueda de eventos de colonización reciente puede concentrarse en estas áreas, y, al mismo tiempo, esta información, combinada con el conocimiento de la dinámica de dispersión de semillas, permitirá identificar y eliminar individuos que pudieran actuar como fuentes de propágulos para esos sitios (Brancatelli & Zalba, 2018).

Una de las principales fuerzas que regulan la dinámica de poblaciones, en especial en las etapas tempranas del desarrollo del pino de Aleppo, en su rango nativo es la disponibilidad de agua (Bueis et al., 2017; Olivar et al., 2014, 2012; Rathgeber et al., 2005). La topografía a nivel local resulta relevante ya que regula parcialmente los caudales de agua, así como las características del suelo que afectan su disponibilidad para las plantas (Vennetier et al., 2018). Del Río y colaboradores (2008), en España, señalan un mayor reclutamiento en pendientes soleadas que en zonas sombreadas, sin embargo, las altas temperaturas provocan mayor evapotranspiración que resulta en estrés hídrico en las plántulas (Condés & García-Robredo, 2012). Consistentemente, el verano, asociado a altas temperaturas y sequía marcada, constituye la época de mayor riesgo para las plántulas recién emergidas en la zona donde la especie es nativa (del Río et al., 2008; Papadopoulos et al., 2009; Rathgeber et al., 2005). Se estima que el primer verano es el período de mayor mortalidad para la especie (Thanos et al., 1996).

Otro factor importante que afecta el establecimiento del pino de Aleppo es la interacción con la vegetación circundante (Richardson & Bond, 1991). La competencia con la vegetación herbácea puede resultar en una alta tasa de fracaso del reclutamiento (Puértolas et al., 2003; Rubira et al., 1996). Sin embargo, otros estudios demostraron que el suelo desnudo tampoco es beneficioso, debido al exceso de radiación y la depredación preferencial entre otras causas (Gasque & García-Fayos, 2004; Zalba et al., 2008).

El clima, la topografía y el régimen de perturbaciones afectan particularmente el reclutamiento de pinos y su capacidad para invadir ecosistemas naturales en áreas montañosas (Ayari et al., 2011; Mast et al., 1997). Dentro de la región de estudio, las altas velocidades de viento en los ambientes de cumbres provocan tasas de evaporación más elevadas que en la base de los cerros. Se trata de ambientes de roquedales con una capacidad de retención de agua particularmente baja (Kristensen & Frangi, 1995, 1996). Las laderas ubicadas al norte y noreste, por su parte, reciben una mayor cantidad de radiación solar directa y una precipitación anual promedio más alta que las de orientación sur y sudoeste (Gentili & Gil, 2013). Conocer cómo actúan estos factores en el área de estudio puede proporcionar información clave para mejorar los esfuerzos de prevención y control en la región.

Objetivos e hipótesis de este capítulo

En este capítulo se evalúan las diferencias en la emergencia de plántulas y establecimiento del pino de Alepo creciendo dentro del Parque Provincial Ernesto Tornquist, según la altitud, orientación de la ladera y cobertura vegetal del sitio. Se analizan etapas relevantes del ciclo de vida de la especie y se discuten posibles acciones de manejo en cada una de ellas. Los objetivos e hipótesis del capítulo son los siguientes:

1. Evaluar diferencias en la germinación y establecimiento de *P. halepensis* de acuerdo con la altitud.

El estrés ambiental aumenta con la elevación y esto tiene un efecto negativo sobre la emergencia y el establecimiento de plántulas de P. halepensis.

2. Evaluar diferencias en la germinación y establecimiento de *P. halepensis* de acuerdo con la orientación de la ladera.

Las laderas orientadas al noreste reciben mayor radiación solar y precipitaciones más altas en promedio, favoreciendo la emergencia y el establecimiento de plántulas de P. halepensis.

3. Evaluar diferencias en la germinación y en el establecimiento de plántulas de *P. halepensis* de acuerdo con la cubierta vegetal circundante.

Los sitios con un nivel intermedio de cobertura vegetal presentan un balance óptimo entre la protección de excesiva radiación y la depredación preferencial (característicos de los suelos desnudos) y la competencia por recursos (que se presenta en pastizales densos consolidados), favoreciendo la emergencia y el establecimiento de plántulas de P. halepensis.

Materiales y Métodos

Colección de semillas y experimentos de laboratorio

Durante los meses de enero y febrero de 2018, se recogieron aproximadamente 1000 conos de 20 ejemplares adultos de pino de Aleppo ubicados a diferentes altitudes entre los 350 y 650 m s.n.m. en el área de estudio. Los conos se colocaron cerca de una fuente de calor para promover su apertura y las semillas liberadas, fueron recolectadas, mezcladas y conservadas en sobres de papel a temperatura ambiente hasta el momento de la siembra.

Para estimar el potencial de germinación de las semillas recolectadas, se realizó una prueba de laboratorio en cámara de germinación utilizando cinco placas de Petri con 20 semillas cada una (100 semillas en total), 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 Aleppo (Skordilis & Thanos, 1997). Se registró como germinación cuando se observó emerger una radícula de 5 a 10 mm de largo.

Experimentos a campo

Se dispuso un sitio control al aire libre en el Jardín Botánico Pillahuincó (área de valle, 460 m s. n. m.) dentro del PPET, con el objetivo de evaluar si el estrés hídrico resulta determinante para la germinación de la especie. Allí se dispusieron, en abril de 2018, cinco parcelas con 40 semillas cada una, sembradas directamente en el suelo y de forma manual en pequeñas excavaciones de 1 cm de profundidad cubiertas por sustrato (Figura 1.1). Las parcelas de control recibieron riego quincenal, con el fin de evitar el estrés hídrico. El volumen de agua se calculó de modo que la suma de la lluvia y el riego alcanzaran al menos la precipitación media mensual de acuerdo con los registros históricos de la zona para el período 2000-2016 (Material suplementario Tabla S1, datos proporcionados por personal del PPET).

Las tareas de campo tendientes a evaluar la emergencia y supervivencia *in situ* de las plantulas se llevaron a cabo en parcelas experimentales ubicadas en las cercanías del sector conocido como Abra de la Ventana y el cerro Bahía Blanca (Figura 1.1, Figura 1.2). Doce sitios de muestreo se distribuyeron según dos orientaciones de ladera diferentes: noreste y sudoeste, y tres altitudes diferentes: baja (450-500 m s. n. m.), media (600-650 m s. n. m.) y alta (900-950 m s. n. m.). Se definió así un diseño factorial cruzado entre los dos factores con dos réplicas de sitio en cada

combinación. En cada sitio se ubicaron al azar cinco parcelas de 1x1 m. En abril de 2018, se sembraron de forma manual 40 semillas por parcela, en coincidencia con el principal período de germinación del pino de Aleppo, tanto en su rango nativo (Nathan et al., 2000) como en el área invadida (Cuevas, 2010). Las semillas no recibieron ningún tratamiento previo, ni se modificó la vegetación circundante. Los sitios de siembra de cada semilla se identificaron con estacas etiquetadas. Se sembraron así 2600 semillas en total (2400 a campo y 200 en el sitio control) que se monitorearon cada dos semanas durante un período total de dos años (Figura 1.2) registrando en cada caso la emergencia y la mortalidad de las plántulas, y midiendo su longitud total (entre la hoja más alta y el nivel del suelo).

Se buscó que ninguna parcela se ubique a menos de 30 m de cualquier pino adulto para minimizar la probabilidad de llegada de semillas exógenas, considerando que el 97% de las semillas producidas por un individuo adulto no se dispersan a más de 20 m del árbol (Nathan et al., 2000). Sólo tres de los sitios se encontraban a esta distancia mínima y, en ningún caso se registraron más de seis ejemplares en un círculo de hasta 50 m de radio desde los sitios de siembra.

Para evaluar las variaciones locales en la precipitación en cada sitio (incluyendo el sitio control) se colocó un pluviómetro de plástico, con una boca ancha y 140 mm de capacidad total. Las precipitaciones se registraron cada dos semanas. Para caracterizar la vegetación de los sitios se registró el porcentaje de cobertura de suelo desnudo y rocas (SDR), gramíneas y herbáceas (GH) y arbustos y sufrútices (AS) y la altura máxima de la vegetación con una frecuencia bimensual y en cinco puntos aleatorios diferentes dentro de cada parcela.



Figura 1.1. Parcelas experimentales para evaluar germinación y establecimiento de *Pinus halepensis* en el Parque Provincial Ernesto Tornquist (Buenos Aires), sitio control en el Jardín Botánico Pillahuincó (izquierda) y sitio de altitud elevada (derecha).



Figura 1.2. Vista aérea del sector conocido como Abra de la Ventana, dentro del Parque Provincial Ernesto Tornquist (Buenos Aires), indicando la ubicación de los sitios donde se colocaron las parcelas experimentales para evaluar emergencia y establecimiento de plántulas de *Pinus halepensis* (Google Earth 2019). SA indica los sitios de orientación sudoeste y altitud alta, SM indica los sitios de orientación sudoeste y altitud media, SB indica los sitios de orientación sudoeste y altitud baja, NA indica los sitios de orientación noreste y altitud alta, NM indica los sitios de orientación noreste y altitud media y NB indica los sitios de orientación noreste y altitud baja.

Análisis estadísticos

La emergencia y supervivencia de las plántulas se analizaron por separado mediante un análisis de supervivencia de tipo *Time to Event* (McNair et al., 2012). La escala de tiempo fue definida para el análisis de emergencia como la cantidad de días desde la siembra hasta su ocurrencia. Para la supervivencia, fue definida como la cantidad de días desde la emergencia de la plántula hasta la ocurrencia de su muerte. Las semillas que no germinaron durante el período del experimento se trataron como datos censurados y se les dio un tiempo de censura que correspondía al último día en que se registró alguna germinación (302 días). El mismo enfoque se aplicó al análisis de la supervivencia de las plántulas para aquellas semillas que no murieron durante el período total del experimento (699 días). La variación de la emergencia y supervivencia de las plántulas en las diferentes orientaciones y altitudes de los sitios fue analizada mediante regresiones de Cox (*proportional hazards Cox regressions*). El modelo de Cox se basa en una función de riesgo (*hazard function*) que se define como el producto de una función de referencia (*baseline hazard function*) que depende solo del tiempo y una función modificadora que depende de las covariables (McNair et al., 2012). Se trata de un método semi-paramétrico dado que no se hacen suposiciones paramétricas sobre la función de base, mientras que la función que depende de covariables sí utiliza parámetros. La razón de riesgo (*Hazard ratio*, HR) obtenida de este análisis representa la razón de la intensidad de emergencia (o mortalidad) entre dos grupos. Para tener en cuenta los factores aleatorios que surgen del diseño de este experimento (sitios y parcelas), se incorporó un efecto aleatorio a las regresiones de Cox a través de un término de fragilidad (*frailty terms*), que indica cuánta de la varianza del modelo se explica en base a los factores aleatorios. El modelo de riesgos proporcionales supone que la relación de riesgos es constante con respecto al tiempo. Se verificó esta suposición utilizando métodos gráficos siguiendo a McNair et al. (2012). La multicolinealidad potencial de las covariables también se evaluó mediante el análisis del factor de inflación de varianza (VIF). Ninguna de estas evaluaciones mostró violaciones claras de los supuestos del modelo: no se detectó un cruce decisivo de las funciones en el diagrama de diagnóstico de proporcionalidad, y los valores de VIF fueron inferiores a cinco, sin evidencia de colinealidad. Para la representación gráfica se utilizaron las curvas de Kaplan-Meier para los datos de supervivencia y las curvas "1 - Kaplan-Meier" para mostrar la proporción de semillas germinadas en un determinado día del experimento (Andersen et al., 2016).

La longitud total de las plántulas se comparó entre diferentes altitudes y orientaciones a la edad media de todas las plántulas (140 días) usando un modelo lineal generalizado (GLM) con distribución Gamma y función de enlace inversa, así como comparaciones de Tukey *post hoc*. La distribución utilizada se seleccionó mediante análisis visual con QQplots.

La variación temporal en las condiciones de microhábitat se evaluó utilizando coeficientes de variación en cada sitio. Los valores promedio se compararon entre sitios de diferentes altitudes y orientaciones utilizando un GLM con distribución binomial para la proporción de cobertura de gramíneas y herbáceas, arbustos y sufrútices y roca y suelo desnudo, como variable de respuesta en tres modelos diferentes. Se usó un GLM con distribución Gamma para la altura media de la vegetación. La relación entre las precipitaciones medidas en todos los sitios se evaluó utilizando coeficientes de correlación de Pearson.

Todos los análisis y gráficos fueron realizados en R (R-Core-Team, 2019) y los paquetes: *survival* (Therneau, 2015), *survminer* (Kassambara et al., 2019), *ggplot2* (Wickham, 2016), *reshape2* (Wickham, 2007) y *plyr* (Wickham, 2011).

Resultados

El porcentaje final de germinación de las semillas colocadas en cámara fue del 79% (ES = 0.52; n = 5) y el tiempo promedio de germinación fue de 20.83 días (ES = 1.33).

Durante el período del experimento a campo, el ambiente en el sitio de control se caracterizó por un 100% de cobertura del suelo de gramíneas y herbáceas, con una altura promedio de la vegetación de 6.96 cm (ES = 0.76).

Veinticuatro de las 200 semillas sembradas en el sitio de control germinaron durante el experimento (Tabla 1.2). La emergencia ocurrió en tres de las cinco parcelas entre 51 (finales de mayo) y 95 días (principios de julio) después de la siembra, resultando en un porcentaje final de germinación promedio de 12% (ES = 7.39, n = 5). Todas las plántulas emergidas murieron durante el experimento con un tiempo medio de supervivencia de 49 días.

Para el resto de los sitios experimentales la cobertura vegetal no mostró una variación temporal marcada (los coeficientes de variación entre fechas fueron bajos en la mayoría de los casos, tercer cuartil = 72.5%, material suplementario Tabla S2). Por lo tanto, se calculó un valor promedio para caracterizar cada sitio. La cobertura de los arbustos no difirió significativamente entre las altitudes y las orientaciones (GLM, *Likelihood Ratio Test*, $p < 0.05$, Tabla 1.1). La cobertura de gramíneas y herbáceas, así como la de rocas y suelo desnudo, mostraron variaciones significativas con la orientación y la altitud (GLM, *Likelihood Ratio Test*, $p < 0.05$, Tabla 1.1). La cobertura vegetal en general tendió a ser más baja en la ladera noreste, mostrando una mayor proporción de rocas y suelo desnudo que en el lado sudoeste (Tabla 1.1). La vegetación fue más alta en la ladera del sudoeste a altitudes bajas y medias, mostrando diferencias significativas con el resto de las condiciones (Resultados del test asociado). En el extremo de mayor altitud los sitios mostraron las alturas más bajas de vegetación, independientemente de la orientación (Figura 1.3).

Orientación	Altitud	Cobertura media de arbustos y sufrútices (%)		Cobertura media de gramíneas y herbáceas (%)		Cobertura media de roca y suelo desnudo (%)	
NE	Baja	12.6	(0.053)	65.68 ^a	(0.167)	21.45 ^c	(0.153)
NE	Media	10.1	(0.085)	70.60 ^{ab}	(0.156)	19.35 ^{bc}	(0.140)
NE	Alta	6	(0.046)	85.90 ^b	(0.132)	7.8 ^{ac}	(0.103)
SO	Baja	12.5	(0.098)	84.55 ^b	(0.117)	2.55 ^a	(0.061)
SO	Media	13	(0.064)	76.50 ^{ab}	(0.099)	10.5 ^{ac}	(0.079)
SO	Alta	7.60	(0.058)	87.05 ^b	(0.064)	5.4 ^{ab}	(0.054)

Tabla 1.1. Cobertura media de vegetación en sitios experimentales para medir germinación y establecimiento de *Pinus halepensis* en el Parque Provincial Ernesto Tornquist (Buenos Aires). Las letras de superíndice indican los resultados de las pruebas de Tukey *post-hoc* en el modelo binomial GLM con orientación y altitud como variables explicativas. Las categorías con la misma letra no difieren significativamente ($p = 0.05$).

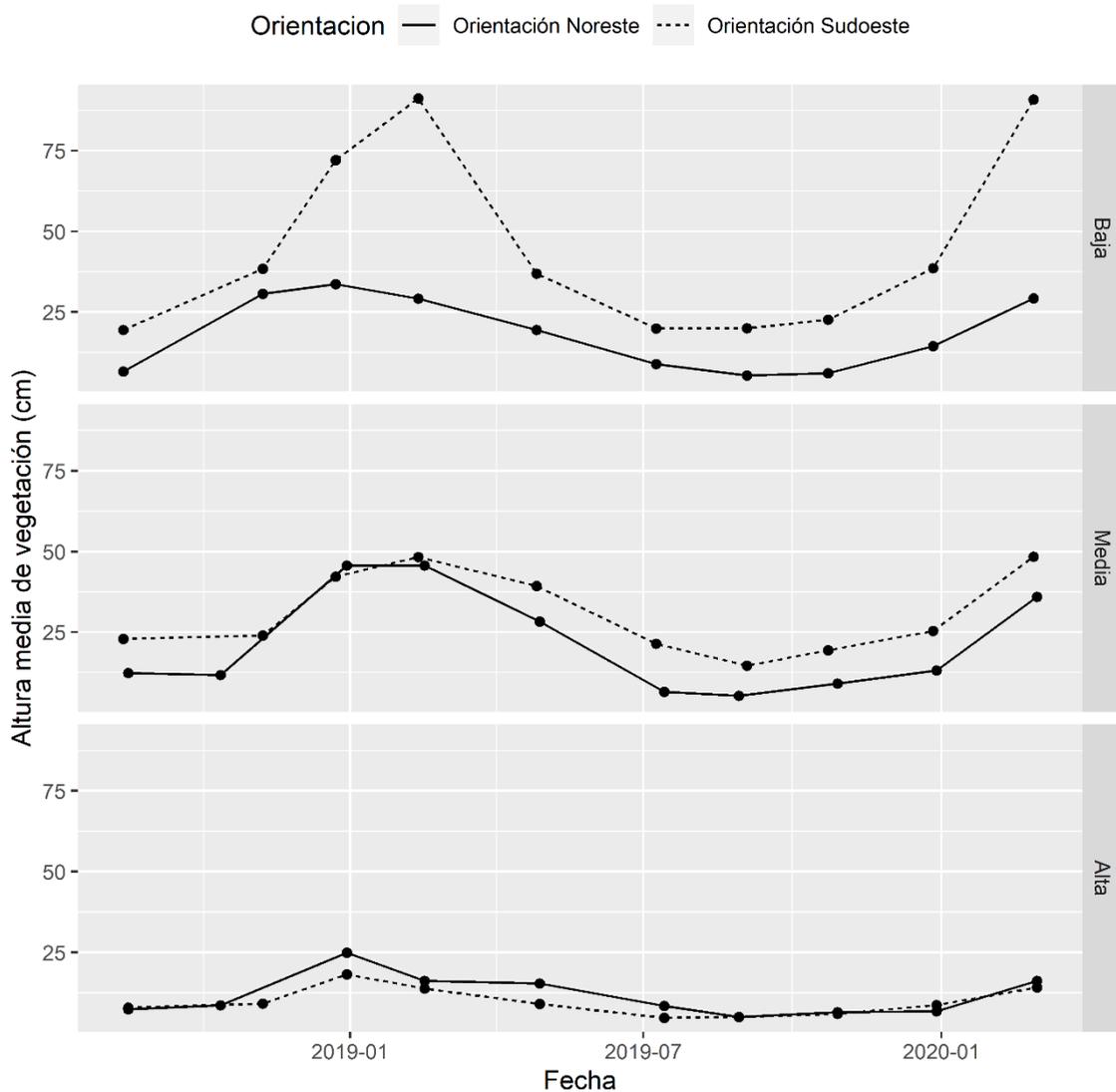


Figura 1.3. Altura media de la vegetación a diferentes altitudes y orientación de laderas en sitios experimentales para medir germinación y establecimiento de *Pinus halepensis* en el Parque Provincial Ernesto Tornquist (Buenos Aires). Datos registrados cada dos meses.

El patrón de precipitaciones resultó semejante entre sitios, sin revelar efectos significativos de la altura o la orientación de las laderas (todos los coeficientes de correlación por pares entre sitios fueron altamente significativos y variaron entre 0.947 y 0.996 con un promedio de 0.976, $ES = 0.0002$, $n = 66$). La precipitación mensual general varió de 0 mm a 140 mm con un promedio de 39,2 mm ($ES = 0.009$, $n = 264$, Figura 1.4). Las mayores precipitaciones se registraron en los meses de agosto y marzo.

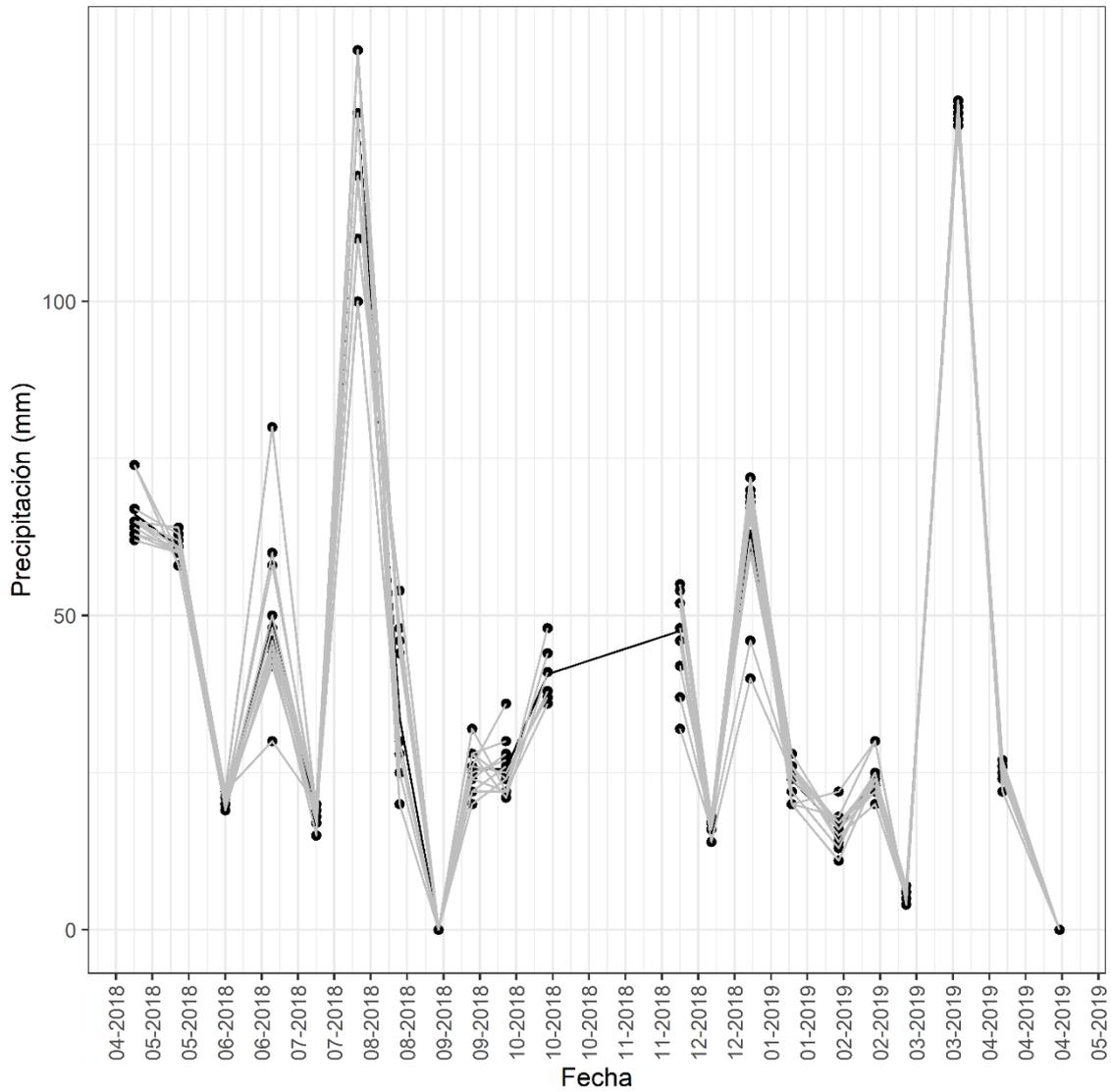


Figura 1.4. Precipitación quincenal en cada parcela a diferentes altitudes y orientación de laderas en sitios experimentales para medir germinación y establecimiento de *Pinus halepensis* en el Parque Provincial Ernesto Tornquist (Buenos Aires). Los puntos negros y las líneas grises indican la precipitación en cada sitio experimental, la línea negra representa el promedio general.

Efectos de la orientación y de la altitud en la emergencia

De un total de 2400 semillas asignadas a los tratamientos del experimento (sembradas a campo), 476 plántulas emergieron durante el primer año (19.8% de emergencia general), entre 33 (principios de mayo) y 302 días (finales de enero) después de la siembra. Solo dos plántulas emergieron durante el segundo año (0.08% de emergencia general), 363 días después de la siembra (finales de marzo). Los resultados que se muestran de aquí en más corresponden a las plantas emergidas durante el primer año. El porcentaje de emergencia final en cada sitio varió entre 5% (ES = 1.5%) en la orientación sudoeste, a baja altitud, y 42.25% (ES= 5.01%) en la orientación noreste también a baja altitud. La emergencia mostró una variación influida significativamente por la orientación y la altitud de cada sitio (Tabla 1.2, Tabla 1.3).

	Porcentaje final promedio de emergencia (%)		Porcentaje final promedio de supervivencia (%)		Número de plántulas al comienzo	Tiempo medio de supervivencia (días)
Sitio control	12	(7.39)	0	-	24	49
Orientación Noreste- Altitud Baja	42.25	(5.01)	0.59	(0.59)	169	190
Orientación Noreste- Altitud Media	23.5	(8.96)	4.26	(2.1)	94	200
Orientación Noreste- Altitud Alta	19.25	(6.12)	0	-	77	106
Orientación Sudoeste- Altitud Baja	5	(1.49)	0	-	20	64
Orientación Sudoeste- Altitud Media	14.75	(6.1)	34.4	(6.4)	59	141
Orientación Sudoeste- Altitud Alta	14.25	(5.12)	8.8	(3.6)	57	106

Tabla 1.2. Porcentajes promedio de emergencia y supervivencia de plántulas de *Pinus halepensis* germinadas a partir de semillas sembradas en diferentes condiciones de orientación de ladera y altitud en el Parque Provincial Ernesto Tornquist (Buenos Aires). Se realizaron dos réplicas en cada condición (excepto en el sitio control donde se realizó una) con cinco parcelas por réplica y 40 semillas por parcela. Las cifras entre paréntesis representan el error estándar.

	HR	IC 95 %	p
Noreste- Altitud Media	0.488	(0.222 – 1.069)	< 0.001
Noreste- Altitud Alta	0.366	(0.171 – 0.784)	< 0.05
Sudoeste- Altitud Baja	0.081	(0.037 – 0.179)	< 0.01
Sudoeste- Altitud Media	6.488	(2.074 – 20.298)	< 0.01
Sudoeste- Altitud Alta	8.419	(2.739 – 25.88)	< 0.001

Tabla 1.3. Hazard Ratio (HR), intervalos de confianza (IC) del 95% y valores p, calculados a partir de un modelo de regresión de Cox para la emergencia de plántulas de *Pinus halepensis* en el parque Provincial Ernesto Tornquist (Buenos Aires). El modelo se construyó utilizando el tiempo hasta la germinación como escala de tiempo, orientación y altitud como covariables que interactúan y Sitio-Parcela como factor aleatorio. Todos los HR se expresan con respecto a un nivel de referencia, la combinación Orientación Noreste - Altitud Baja.

Todas las regresiones de Cox se ejecutaron con un factor aleatorio que combina sitio y parcela, mostrando efectos significativos en las estimaciones de los parámetros. Esto es evidencia de una variación significativa en la tasa de emergencia de plántulas con respecto a la ubicación de la parcela dentro de un sitio y en sitios dentro de una misma condición topográfica. El efecto de las variables topográficas en la emergencia fue importante y significativo según lo indicado por las funciones *hazard* (Tabla 1.3). La interacción entre la altitud y la orientación resultó ser significativa, evidenciando que el efecto de la altitud varía con respecto a la orientación de la ladera, y viceversa. En los sitios con orientación noreste, la altitud media y alta mostraron una intensidad de emergencia (porcentaje y velocidad) menor que la altitud baja (0.48 y 0.36 veces, respectivamente). En los sitios con orientación sudoeste, la intensidad de emergencia resultó mayor en la altitud media ($6,488 / 0,081 = 80,1$ veces) y alta ($8,419 / 0,081 = 103,9$ veces) con respecto a la altitud baja (Tabla 1.3, Figura 1.5).

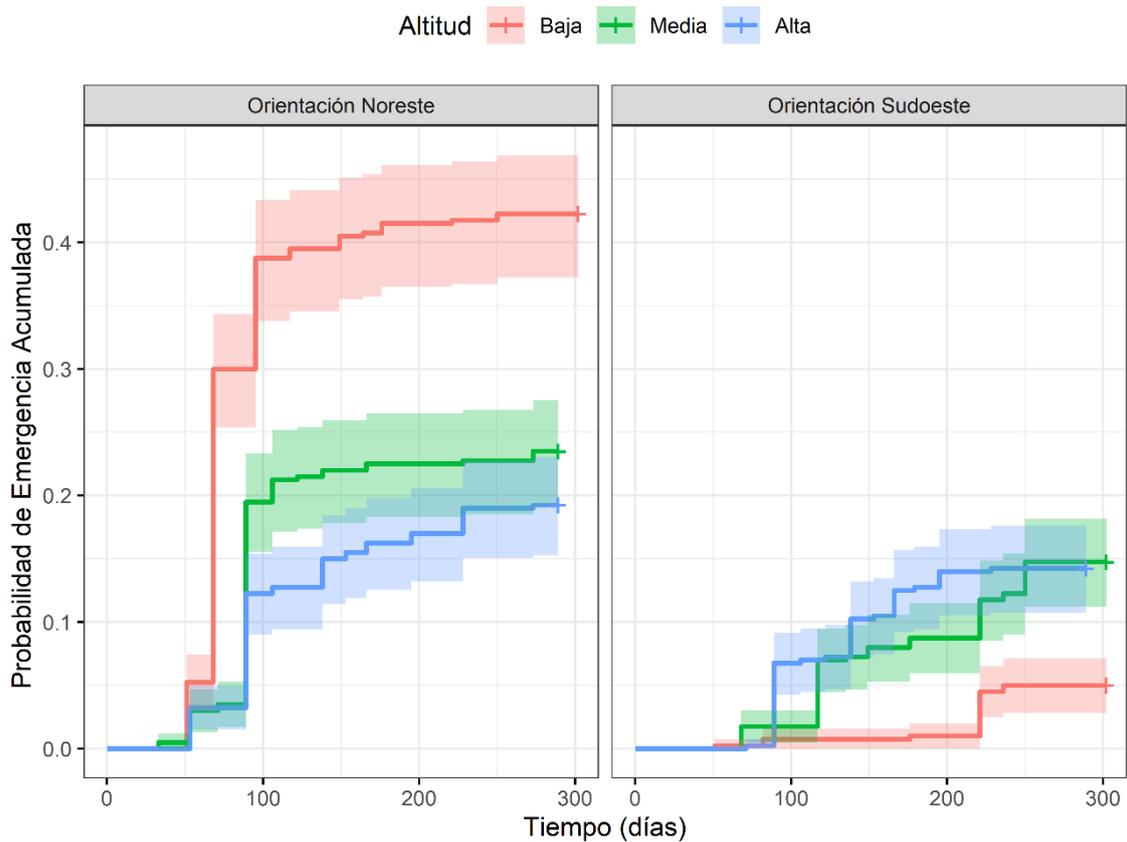


Figura 1.5. Proporción de emergencia acumulada para plántulas de *Pinus halepensis* en diferentes condiciones de orientación de ladera y altitud en el parque Provincial Ernesto Tornquist (Buenos Aires). Se muestran las curvas de supervivencia (1 - curva de Kaplan-Meier) con intervalos de confianza indicados como áreas sombreadas.

Efectos de la orientación y de la altitud en la supervivencia

De un total de 476 plántulas emergidas en el experimento a campo, 32 sobrevivieron después de un total de 699 días de experimento (6.7% de supervivencia general). La mortalidad de las plántulas ocurrió entre 13 y 499 días desde la emergencia (mediana general = 140 días), desde junio de 2018 hasta diciembre de 2019 (mediana en enero de 2019). Una alta proporción de la mortalidad ocurrió a principios del verano (41% de las plántulas murieron en enero y mitad de febrero). El porcentaje de supervivencia final en cada sitio estuvo entre 0% y 34.4% (ES = 6.4%) y varió significativamente con la orientación y altitud del sitio (Tabla 1.2). El factor aleatorio que combina Sitio y Parcela, mostró efectos significativos en las estimaciones de los parámetros, evidenciando una variación significativa en la supervivencia de las

plántulas entre diferentes ubicaciones de la parcela dentro de un sitio y en sitios dentro de una misma condición topográfica. El efecto de las variables topográficas en la supervivencia fue importante según lo indicado por las funciones *hazard* (Tabla 1.4). La supervivencia de las plántulas mostró un patrón muy diferente según la orientación y la altitud del sitio, reflejado en la interacción significativa entre los efectos de la orientación y la altitud (Likelihood Ratio Test, $\text{Chi}^2 = 81.7$, $p < 0.001$). Todos los sitios orientados al noreste mostraron una supervivencia nula o muy baja de plántulas al final del experimento (por debajo del 5%), mientras que en los sitios orientados al sudoeste se alcanzaron valores mucho más altos (de hasta 34.4%, Tabla 1.2). En sitios con orientación noreste, la altitud elevada mostró un acortamiento más pronunciado del tiempo de supervivencia (tiempo medio de supervivencia de 106 días) en comparación con las altitudes bajas y medias (tiempo medio de supervivencia de 190 y 200 días, respectivamente, Tabla 1.2, Figura 1.6). Por el contrario, en los sitios con orientación sudoeste, las curvas de supervivencia decayeron más rápido (tiempo medio de supervivencia de 64, 106 y 141 días). A pesar de esto, las altitudes media y alta en esta orientación mostraron los valores máximos de supervivencia al final del experimento (34,4 % y 8,8 %, respectivamente; Tabla 1.2, Figura 1.6). Los resultados del análisis de HR mostró resultados que apoyan este patrón y se observaron datos censurados de plántulas que permanecieron vivas al final del experimento (Tabla 1.4).

	HR	IC 95 %	p
Noreste- Altitud Media	0.904	(0.591 – 1.382)	0.64
Noreste- Altitud Alta	1.573	(1.017 – 2.433)	< 0.05
Sudoeste- Altitud Baja	3.361	(1.872– 6.034)	< 0.001
Sudoeste- Altitud Media	0.156	(0.069 – 0.349)	< 0.001
Sudoeste- Altitud Alta	0.214	(0.098 – 0.468)	< 0.001

Tabla 1.4. Tasa de supervivencia de plántulas de *Pinus halepensis* en el Parque Provincial Ernesto Tornquist (Buenos Aires). Los valores se expresan como Hazard Ratio (HR) con intervalos de confianza (IC) del 95% y valores p, calculados a partir de un modelo de regresión de Cox, utilizando el tiempo hasta la germinación como escala de tiempo, orientación y altitud como covariables que interactúan y Sitio-Parcela como variable de fragilidad. ($\chi^2 (18,76) = 35,4$, $p < 0,05$). Todos los HR se expresan con respecto al nivel de referencia Orientación Noreste - Altitud Baja.

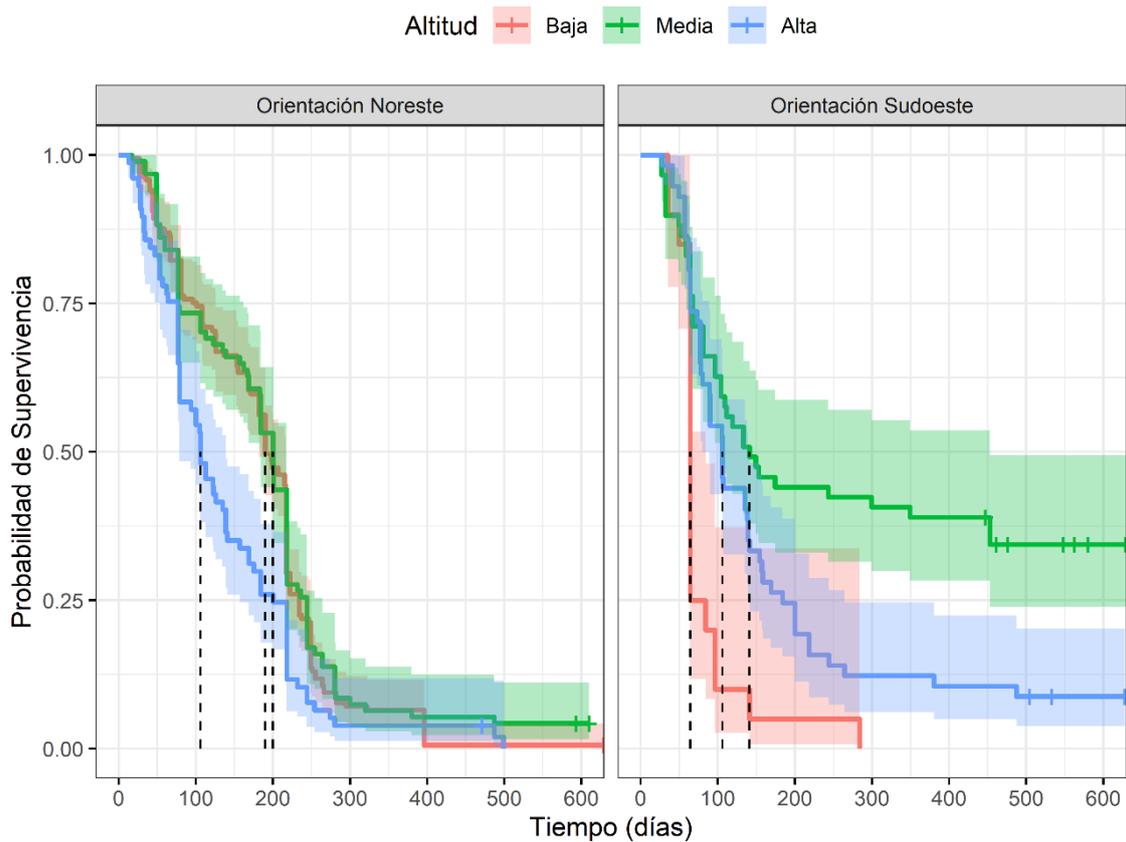


Figura 1.6. Probabilidad de supervivencia de plántulas de *Pinus halepensis* en diferentes condiciones de orientación de ladera y altitud en el Parque Provincial Ernesto Tornquist (Buenos Aires). Las curvas de supervivencia (funciones de Kaplan-Meier) se muestran con intervalos de confianza indicados como áreas sombreadas. Las líneas punteadas verticales indican los puntos de supervivencia medios.

Crecimiento de plántulas

El tamaño de las plántulas a los 140 días de edad varió con la orientación y altitud, sin que se registrara una interacción significativa (GLM, término de interacción LRT, $p = 0.28$). La longitud de las plántulas en altitudes medias tendió a ser mayor que en las otras altitudes, mostrando diferencias significativas en el sudoeste (GLM, pruebas de Tukey, Figura 1.7). Las plántulas a media altitud en la ladera sudoeste fueron significativamente más altas que en el resto de las condiciones.

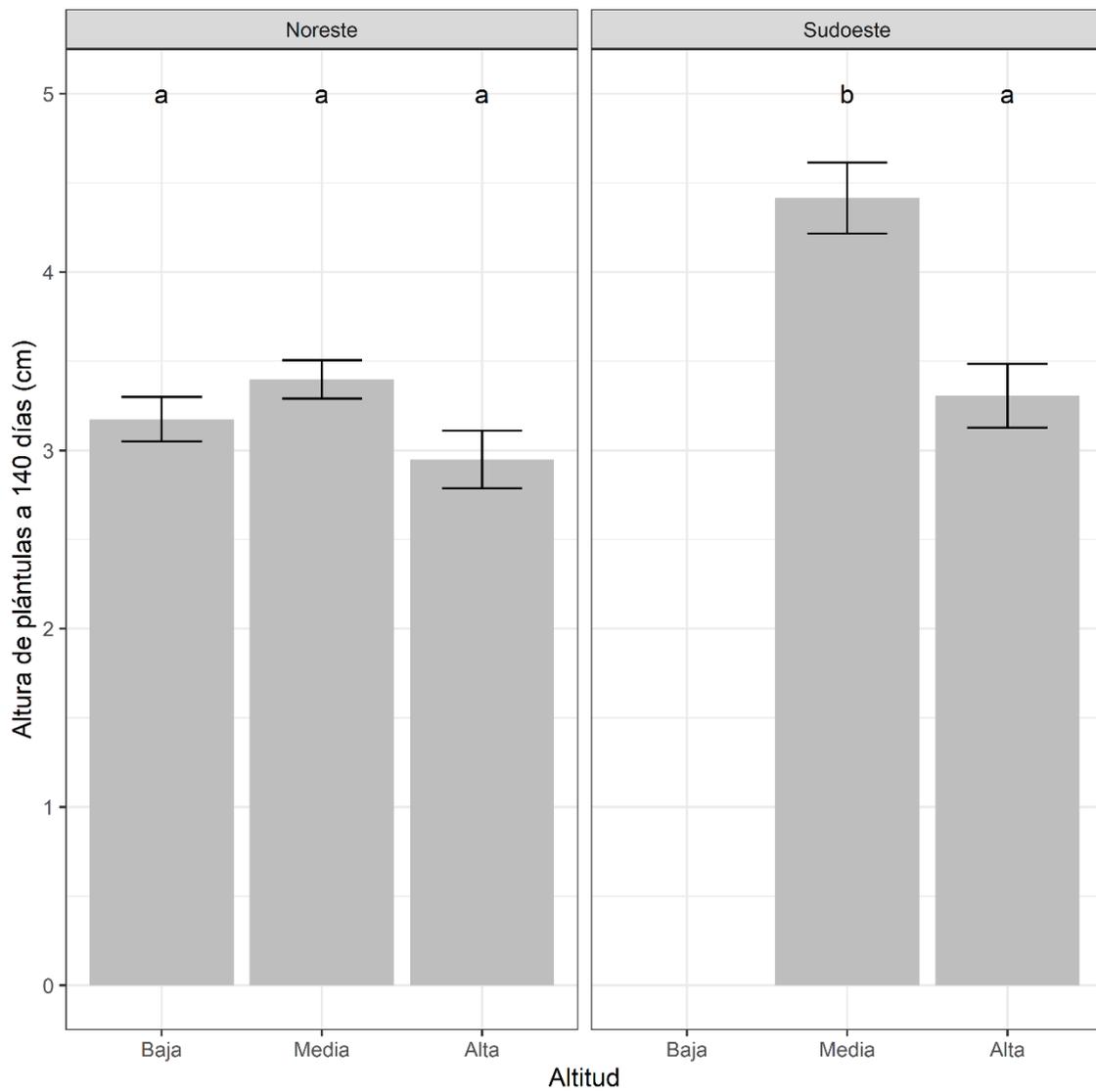


Figura 1.7. Altura promedio (cm) de plántulas de *Pinus halepensis* a los 140 días de siembra de acuerdo a diferentes condiciones de orientación de ladera y altitud en el Parque Provincial Ernesto Tornquist (Buenos Aires). Las barras de error indican el Error Estándar, las letras indican los resultados de las pruebas de Tukey *post-hoc* en el modelo GLM Gamma con orientación y altitud como variables explicativas. Los niveles con la misma letra no difieren ($p = 0,05$).

Discusión

En este capítulo se documenta el efecto de la topografía y de las variables del hábitat local sobre la emergencia y el establecimiento de *Pinus halepensis* en pastizales serranos del Sudoeste Bonaerense.

Se detectaron diferencias en ambos parámetros demográficos que podrían explicar variaciones en el comportamiento invasivo de la especie y orientar las acciones de manejo enfocadas en prevenir su mayor expansión en el área de estudio y en otros hábitats con características similares.

La capacidad de reclutamiento se ha identificado tradicionalmente como un componente clave del comportamiento invasivo, ya que determina la capacidad de colonización y la dinámica de la población (Boulant et al., 2008; Steinitz et al., 2011). A pesar del amplio conocimiento disponible con respecto a estos componentes de la historia de vida del pino de Aleppo en su región nativa (Nathan et al., 2000; Nathan & Ne'eman, 2004; Omary, 2011; Sagra et al., 2019; Thanos et al., 1996; Trabaud et al., 1985), y pese al extendido comportamiento invasor de la especie (Bello-Rodríguez et al., 2020; Richardson, 1988; Rouget et al., 2001; Swaffer & Holland, 2015; Wyse & Hulme, 2021) hasta aquí se contaba con poca información sobre los mismos componentes de su dinámica poblacional en los rangos donde invade (de Villalobos et al., 2011; McConnachie et al., 2015).

Los resultados muestran un efecto del sitio en la tasa de emergencia de las plántulas, siendo la topografía un factor importante. Según Cuevas (2010) la germinación de semillas de pino de Aleppo en la región de estudio se encuentra concentrada en el primer año desde la siembra, lo cual resulta coincidente con los resultados de esta tesis donde solamente dos semillas (de 2400 sembradas) emergieron durante el segundo año. El porcentaje general de germinación a campo (19.8%) resulta muy por debajo del obtenido en condiciones ideales (germinación en cámara, 79%). Además, en un ensayo de germinación de pino de Aleppo realizado en condiciones seminaturales, en cajones con suelo recogido de un bosque aledaño, colocados a la intemperie y protegidos por una malla de la depredación, se obtuvo un porcentaje de germinación de 66.5% (Cuevas, 2010). Esta diferencia podría explicarse, al menos en parte, por la depredación de semillas una vez dispersadas. La depredación es considerada uno de los factores responsables de la efímera presencia de semillas en el banco del suelo en bosques nativos maduros de *P. halepensis*

(Nathan & Ne'eman, 2004; Nathan et al., 2000; Ne'eman et al., 2004). En la región de estudio existen registros de especies de aves consumiendo semillas de pinos introducidos (Zalba 2001).

Como se esperaba de acuerdo con la segunda hipótesis de este capítulo, la tasa de germinación fue menor y más lenta en los sitios ubicados en la pendiente sudoeste en comparación con los de la pendiente noreste. Durante el otoño, época en que germinan los pinos, la orientación noreste recibe una mayor cantidad de radiación solar, lo que resulta en temperaturas más elevadas que en los otros faldeos (Kristensen & Frangi, 1995). Mayor insolación y temperaturas más altas podrían favorecer la emergencia de pinos en estas laderas. En el sureste de España, las semillas de *Pinus sylvestris* en condiciones de campo mostraron una tasa de germinación más alta en los microhábitats expuestos directamente al sol que en los microhábitats con sombra (Castro et al., 2005).

Por el contrario, la supervivencia de las plántulas, una vez que han germinado, resulta menor en los sitios de orientación noreste. En el pino de Aleppo, la correlación entre crecimiento y temperatura suele ser negativa, ya que mayores temperaturas producen mayor evapotranspiración, reduciendo las reservas de agua (Condés & García-Robredo, 2012). Esta podría ser la causa de la mayor mortandad observada en los sitios al noreste del cordón montañoso principal en el área de estudio de esta tesis. Del Campo y colaboradores (2007) reportan que regímenes de temperaturas de leves a frías podrían mejorar la supervivencia de las plántulas, como fue evidenciado en un ensayo de plantación de pino de Aleppo en el este de España. En la región donde esta especie es nativa, la duración e intensidad de los períodos de sequía de verano son los principales factores que limitan su crecimiento (Broncano et al., 1998; Puértolas et al., 2003; Rathgeber et al., 2005). Si bien en la región de estudio también existe déficit hídrico durante los meses de verano, el mismo resulta en general leve (Frangi & Bottino, 1995).

La altitud muestra un efecto significativo tanto en la emergencia como en la supervivencia de las plántulas. El efecto de esta variable sobre la germinación se invierte de acuerdo con la orientación, mostrando una fuerte interacción con este parámetro. Los sitios ubicados al noreste del cordón serrano mostraron menor germinación a altitudes intermedias y altas (650-950 m s. n. m.); mientras que en los sitios de orientación sudoeste la germinación fue mayor a estas altitudes. La supervivencia en altitudes altas y medias es mayor que la supervivencia en áreas

bajas, lo que contradice la primera hipótesis planteada en este capítulo. A su vez, disminuye más rápidamente en la ladera sudoeste. Los sitios de menor altitud ubicados en el lado sudoeste de las sierras presentaron una alta proporción de cobertura vegetal durante todo el año (Tabla 1.1) y la vegetación más alta de todas las muestras (observación personal). El efecto de competencia de la cubierta vegetal sobre las plántulas de pino podría explicar la disminución de la supervivencia en estas parcelas, de acuerdo con la tercera hipótesis de este capítulo.

Según de Villalobos y colaboradores (2011) las características de los microambientes que rodean las plántulas de *P. halepensis* tienen una importancia crítica en la permanencia y dispersión de esta especie en el área de estudio. Analizando el establecimiento de pino de Alepo bajo diferentes regímenes de defoliación de vegetación herbácea, obtuvieron un 20.3% de emergencia en un área clausurada a los grandes herbívoros y un 28.7% en el área bajo pastoreo intensivo de caballos cimarrones, donde el efecto de estos animales resultaba en una reducción notable en la altura de la vegetación. La supervivencia de las plántulas después de un año fue de 16.5% en el área clausurada y 49.7% en el área pastoreada (de Villalobos et al., 2011). En esta tesis la emergencia general alcanza el 19.8%, a pesar de ser parcelas que no están cerradas al pastoreo, y la supervivencia al año de vida resultó menor (10.5%). Esta diferencia podría estar relacionada con el mayor número de variables y entornos considerados en esta tesis, incluyendo entre otras cosas sectores de la reserva, como los faldeos altos y las cumbres, donde la presencia de grandes herbívoros es comparativamente menor (Alberto Scorolli, Universidad Nacional del Sur, com. pers.).

En términos generales, el reclutamiento de pinos está fuertemente relacionado con la interacción entre las plántulas de pino y la vegetación residente. La invasión de este tipo de árboles es más frecuente donde hay una competencia limitada en el nicho de regeneración (Richardson & Bond, 1991). Otros autores acuerdan en que la competencia por parte de una abundante cubierta herbácea puede ser responsable de la variación temporal en el reclutamiento de pinos (Ayari & Khouja, 2014; Puértolas et al., 2003; Rubira et al., 1996; Simberloff et al., 2010). Este efecto ya ha sido observado en pastizales de pie de monte en la zona de estudio por de Villalobos y colaboradores (2011) quienes argumentan que la presencia de caballos cimarrones puede favorecer o limitar el establecimiento de esta especie invasora, de acuerdo a la intensidad de pastoreo. Una baja intensidad puede conducir a una mayor cobertura de herbáceas y gramíneas, y mayor resistencia a la invasión. Por el contrario, una intensidad de

pastoreo alta provoca disminución de la cubierta herbácea y mayor vulnerabilidad al establecimiento de plántulas de pino. En el caso de los resultados de esta tesis, podría ser la altitud el factor que controle la altura y densidad de la vegetación, modulando la emergencia y la supervivencia de las plántulas. En el área de estudio, Kristensen y Frangi (1995,1996) determinaron que existen variaciones climáticas locales a lo largo del gradiente altitudinal que se reflejan en las comunidades de plantas dominantes. Las cumbres suelen presentar una vegetación más “achaparrada” y mayor proporción de roca desnuda que las laderas y valles. En coincidencia, la altura de la vegetación medida en esta tesis resultó menor en los sitios de mayor altitud para ambas orientaciones. Esta vegetación menos densa y de menor altura podría ejercer una presión competitiva menos intensa respecto de lo que ocurre en los valles, favoreciendo así el establecimiento de *P. halepensis*.

La disponibilidad de agua ha sido identificada como un factor determinante para la germinación y el establecimiento del pino de Alepo en su área de distribución nativa (Bueis et al., 2017; Olivar et al., 2014, 2012; Rathgeber et al., 2005). Si bien existen trabajos que hablan de efectos de la topografía sobre las precipitaciones a escala local en el sitio de estudio (Frangi & Botinno, 1995; Gentili & Gil, 2013), en esta tesis no se pudieron detectar diferencias significativas en la cantidad de lluvia medida en los sitios experimentales. Más allá de eso, es importante destacar que la disponibilidad de agua no depende solamente del suministro por precipitación, sino que también intervienen la evapotranspiración y parámetros físicos del suelo asociados a la retención de humedad (Bueis et al., 2017). De hecho, las condiciones atmosféricas también juegan un papel importante en la regulación de la conductancia estomática. En *P. halepensis* el déficit de presión de vapor de la hoja influye en gran medida en la conductancia estomática, y se ha encontrado que este factor limita el crecimiento de los árboles en general (Helluy et al., 2020).

En el área de estudio, el déficit de saturación del aire (que se encuentra estrechamente relacionado a la evapotranspiración de las plantas) muestra variaciones de acuerdo a la altitud y orientación de las laderas (Kristensen & Frangi, 1996, 1995). Los vientos del noroeste resultan altamente deshidratantes y pueden ocasionar violentos descensos de la humedad relativa, alcanzando valores de descenso del 72 % en el lapso de 6 horas (Michalijos & Uboldi, 2013). Esta podría ser otra explicación para la mayor tasa de reclutamiento (germinación y supervivencia) encontrada en la orientación sudoeste, al contrario de lo esperado según la segunda hipótesis de este capítulo.

Los resultados expuestos en este capítulo permiten mejorar el conocimiento sobre la relación entre la dinámica poblacional de la especie de estudio y las variables ambientales de las áreas que coloniza. Algunos de estos resultados y discusiones contribuyeron al debate internacional sobre reclutamiento en pinos invasores (Brancatelli et al., 2021). Desde una perspectiva aplicada, estas conclusiones permiten ajustar y optimizar la eficiencia de las acciones de manejo orientadas a reducir sus efectos actuales y potenciales sobre los pastizales afectados por la invasión. Según estos resultados, los sitios en altitudes medias y altas en el lado sudoeste de las sierras ofrecerían las condiciones más adecuadas para el reclutamiento y supervivencia de las plántulas de *P. halepensis* y, por lo tanto, son particularmente propensos al establecimiento de nuevos focos de invasión en el área de estudio. Desde este punto de vista, es prioritario detectar y eliminar los árboles que actúan como fuentes de semillas con el potencial de llegar a estas áreas (aquellas creciendo contra el viento y por encima de estos sitios). Estas actividades deben complementarse con acciones dirigidas a detectar individuos jóvenes que crecen en estos entornos antes de que alcancen su edad reproductiva mínima (siete años, ver capítulo 2 de esta tesis).

Las invasiones biológicas son procesos complejos que desafían la capacidad de gestión en las áreas protegidas. En este capítulo se expone cómo la identificación de las etapas clave para la expansión de especies invasoras y los componentes más críticos de su ciclo de vida pueden ayudar a optimizar los recursos disponibles y aumentar las posibilidades de una intervención exitosa. A este respecto, las variaciones en la germinación y supervivencia de las plántulas en respuesta a las características de los diferentes entornos expuestos a la invasión son un foco de atención particularmente importante. En el capítulo dos se analiza la estructura etaria y la mortalidad de la etapa juvenil de *P. halepensis*. Además, se evalúan variaciones en el crecimiento y reproducción de acuerdo al sitio donde se desarrollan los árboles.

CAPÍTULO 2

Supervivencia y reproducción de *Pinus halepensis* en las Sierras Australes Bonaerenses



Introducción

Demografía de invasiones biológicas

Mientras que la ecología de poblaciones intenta comprender cuáles son los impulsores de los cambios en la abundancia a lo largo del tiempo y el espacio, la demografía está específicamente relacionada con cómo las tasas vitales subyacentes (supervivencia, crecimiento, reproducción, etc.) estructuran estas poblaciones (Griffith et al., 2016). La demografía, entendida como el estudio estadístico de los cambios en una población, resulta fundamental para comprender una amplia variedad de procesos y fenómenos ecológicos (Gurevitch et al., 2016). Permite traducir los procesos vitales que operan a nivel individual en tasas de aumento o disminución de la población, funcionando como una herramienta de escala. Además, las métricas demográficas se pueden tratar como predictores o variables de respuesta que vinculan distintos niveles de organización, permitiendo relacionar características ecológicas y evolutivas. La variación individual suele estar representada por rasgos tales como el tamaño, la etapa de desarrollo, la edad y la ubicación. La influencia de factores ambientales bióticos y abióticos genera otra importante fuente de variación en los estudios demográficos (Griffith et al., 2016). Además, los procesos demográficos actúan sobre ambientes que exhiben variaciones significativas, tanto a nivel espacial como temporal, en lo que hace a su calidad para la colonización y el establecimiento de especies (Davis et al., 2000).

Las invasiones biológicas pueden considerarse como oportunidades únicas para investigar en tiempo real los procesos ecológicos y la dinámica espacial y temporal subyacentes a múltiples escalas. Por otro lado, comprender los procesos de invasión es una condición previa para gestionar con éxito la propagación de especies potencialmente perjudiciales (Mang et al., 2018). La ecología de poblaciones aporta información clave y herramientas para mejorar la comprensión y el manejo de las invasiones biológicas, incluidos aspectos relacionados con la capacidad de colonizar nuevas áreas, los efectos de las características reproductivas y de la estructura del paisaje en la dinámica de la propagación, y las posibles variaciones en la vulnerabilidad de ciertas etapas del desarrollo a las acciones de manejo (Buckley et al., 2005; Sakai et al., 2001). Ya que las tasas vitales pueden variar entre sitios, comprender las interacciones entre la demografía de especies invasoras, los factores del hábitat y los esfuerzos de manejo, resulta prioritario para las iniciativas de investigación aplicada en esta área (Gornish & James, 2016). Sin embargo, no

abundan los trabajos que estudien la relación entre las características del hábitat, las tasas vitales del invasor y el comportamiento de la invasión (Ramula, 2014).

En particular, conocer el efecto de las condiciones locales sobre la tasa de crecimiento y la reproducción de plantas invasoras podría ser clave para distribuir los esfuerzos de manejo y establecer la frecuencia de las acciones de control (Dullinger et al., 2003; Sebert-Cuvillier et al., 2009). Sin embargo, la preocupación que el problema genera entre los responsables de la gestión en áreas protegidas y la urgencia de emprender acciones de control, con frecuencia resultan en pocas o ninguna acción de monitoreo, desperdiciándose así valiosas oportunidades para mejorar la eficacia de manejo. En este escenario, las acciones de control en sí mismas se pueden utilizar para recopilar la información necesaria para ajustar su efectividad en un ciclo de manejo adaptativo. El manejo adaptativo combina el diseño e implementación de intervenciones con el seguimiento de sus efectos sobre los objetivos y el consiguiente ajuste de las nuevas acciones. La aplicación iterativa de aprendizaje y adaptación mejoran la comprensión del sistema y, como consecuencia, su gestión (Williams, 2011). El manejo adaptativo proporciona herramientas para abordar el desafío de las invasiones biológicas y al mismo tiempo genera información esencial para probar la efectividad de las prácticas de control (Ziller & Zalba, 2007).

Invasiones en gradientes de altitud

Debido al relativo aislamiento y a las duras condiciones climáticas que caracterizan a los ambientes de altitud, en general se asume que se trata de hábitats particularmente resistentes frente a las especies exóticas invasoras (Körner, 2007). No obstante, la invasión de plantas en zonas montañosas ha ido en aumento debido al cambio climático y al crecimiento del uso de estos ambientes con fines turísticos, entre otras razones (Bugmann, 2001). Los hábitats de montaña suelen proporcionar una mayor variedad de condiciones microclimáticas que los paisajes llanos y, por lo tanto, nichos para una mayor diversidad de especies, actuando como islas bioclimáticas ("*inselberg*"). Estas islas suelen albergar una alta proporción de especies endémicas y proporcionan valiosos servicios ecosistémicos, incluidas cuencas de captación y retención de agua (Burke, 2003). Además, la mayor parte de las áreas protegidas del mundo están situadas en regiones montañosas (Pauchard et al., 2009), lo que aumenta el interés de estos ambientes en relación con la amenaza de las especies exóticas invasoras.

Diversas especies forestales se han introducido para una variedad de propósitos en todo el mundo, y se realizan grandes esfuerzos para aclimatarlas a nuevas localidades (Higgins & Richardson, 1998; Mack et al., 2000; Richardson & Bond, 1991). Su presencia es particularmente notable en los ecosistemas de montaña, ya que a menudo resulta en procesos de invasión y representa una de las amenazas más serias para la biodiversidad y los servicios que estos sistemas brindan, afectando también las regiones bajas y asentamientos humanos (Pauchard et al., 2009). En particular, el reemplazo de la vegetación nativa de las montañas por plantas leñosas invasoras puede reducir significativamente el flujo de agua de las cabeceras de las cuencas, como se ha documentado en Hawái (Cavaleri et al., 2014), Nueva Zelanda (Mark & Dickinson, 2008), Sudáfrica (Le Maitre et al., 2002) y Argentina (Jobbágy et al., 2013), entre otros lugares.

Las variaciones climáticas y el estrés ambiental en los gradientes de altitud suelen dar forma a la distribución de especies, tanto nativas como exóticas (Becker et al., 2005; Paiaro et al., 2007; Renison et al., 2006). Se reconocen diferentes características bióticas y físicas como promotoras de la invasión de plantas en los hábitats de montaña, incluida la preadaptación de especies no nativas a las condiciones abióticas de estos ambientes y a las perturbaciones asociadas, la baja resistencia biótica de la comunidad receptora y la alta presión de propágulos. La importancia relativa de estos factores y su interacción varía a lo largo de los gradientes altitudinales (Pauchard et al., 2009). El aumento de la elevación se asocia con temperaturas más bajas y con condiciones más duras para el crecimiento de las plantas, como una disminución en la duración de la temporada de crecimiento, junto con una mayor duración de la capa de nieve, mayor frecuencia de heladas y mayor exposición a los rayos UV-B (Körner, 2003). En términos generales, a medida que aumenta la altitud con respecto al nivel del mar, hay una disminución de la presión atmosférica, así como de la temperatura ambiental, y cambios en la intensidad de la luz, lo que podría generar variaciones en las tasas fotosintéticas de las plantas (Körner, 2007).

Determinantes del crecimiento en pinos

Los pinos se destacan entre las plantas invasoras debido a su aptitud para invadir pastizales y arbustales nativos. La capacidad de producir grandes cantidades de semillas que se dispersan por el viento y la facultad de germinar y crecer en una variedad de hábitats, incluidos los entornos de montaña, son algunos de los motivos

que se han encontrado para explicar dicha aptitud (Richardson et al., 1994; Zalba & Villamil, 2002).

La comprensión de los procesos que impulsan la dinámica de los árboles juveniles resulta relevante ya que el filtrado en las primeras etapas de la vida es un determinante crítico de la composición a largo plazo de la población (Lines et al., 2020). Al igual de lo que ocurre con la mayoría de los árboles del género, la mortalidad del pino de Aleppo, la especie objeto de esta tesis, se concentra en los estadios de reclutamiento temprano, en tanto que la mortalidad de los individuos reproductivos suele ser muy baja (Troupin et al., 2006). Múltiples procesos, incluida la dispersión de semillas, la depredación de semillas y plántulas, y la disponibilidad de micrositios adecuados, juegan un papel importante en la conformación de la estructura poblacional del pino de Aleppo en su área de distribución nativa; sin embargo, no se puede considerar que ninguno de ellos sea significativamente más importante que los demás (Nathan & Ne'eman, 2004).

La temperatura y la humedad ejercen un control primario sobre la supervivencia de los pinos, especialmente en ambientes xéricos y de gran altitud (Richardson & Bond, 1991). La sequía estival propia de los ambientes mediterráneos se considera uno de los principales factores causantes de mortalidad durante los primeros años de desarrollo de *P. halepensis* en su rango nativo de distribución (del Río et al., 2008). La correlación entre la precipitación y el crecimiento radial de esta especie suele ser significativa y positiva (Condés & García-Robredo, 2012). Además, como se dijo anteriormente, la topografía a nivel local resulta relevante ya que influye sobre la cantidad de agua disponible para las plantas en el suelo (Vennetier et al., 2018). Ciertas laderas pueden tener condiciones microclimáticas particularmente favorables (humedad moderada, luz y alta temperatura) debido a su orientación y beneficiar el crecimiento de los pinos (Ferrio et al., 2003; Mast et al., 1997; Vennetier et al., 2018). En Jordania, Omary (2011) encontró un crecimiento diferencial de los pinos de Aleppo según la orientación de las laderas, donde el crecimiento podría atribuirse a las diferencias locales en la precipitación. Si bien en el ensayo de germinación y supervivencia presentado en el Capítulo 1 de esta tesis no se hallaron diferencias significativas en la cantidad de lluvia medida en las distintas orientaciones y laderas, se deben considerar otros factores que determinan la disponibilidad efectiva de agua, como es el caso de la topografía: la escorrentía del agua aumenta con la pendiente, disminuyendo su disponibilidad en áreas más inclinadas aún bajo condiciones equivalentes de lluvia (Bueis et al., 2017). Siguiendo esta idea, se podría esperar que

los pinos que se ubican en laderas más pronunciadas crezcan más lentamente que los de las laderas más planas y bajas. La escasez de agua también podría afectar la reproducción. El pino de Aleppo muestra una inversión más temprana en reproducción en sitios que son desfavorables para su crecimiento (Climent et al., 2008; del Blanco, 2014), lo que resulta en una anticipación en la edad de liberación de semillas para ejemplares que crecen bajo estrés ambiental.

Conocer la dinámica de la etapa juvenil y determinar cómo influyen las variables ambientales y topográficas en el crecimiento y en la reproducción del pino de Aleppo en la región de estudio puede aportar información clave para mejorar los esfuerzos de prevención y control de esta especie invasora.

Objetivos e hipótesis de este capítulo

En este capítulo se analiza la supervivencia de individuos juveniles, la estructura etaria de distintos núcleos poblacionales y su posible relación con las precipitaciones en el área. Además, se examinan características del crecimiento y reproducción de *Pinus halepensis* en relación con rasgos topográficos de los sitios donde crecen.

Los objetivos e hipótesis del capítulo dos son los siguientes:

1. Estimar la tasa de supervivencia de individuos juveniles de *P. halepensis* creciendo en el área de estudio.

La supervivencia de individuos de pino de Aleppo se incrementa con la edad debido a la mayor vulnerabilidad frente a factores ambientales durante el reclutamiento temprano (Nathan & Ne'eman, 2004).

2. Analizar la estructura etaria de la población y su relación con las precipitaciones en el área durante el reclutamiento.

La estructura etaria de la población presenta picos de densidad de árboles que se corresponden con precipitaciones particularmente intensas durante los períodos que siguen al reclutamiento de esas cohortes.

3. Evaluar variaciones en el crecimiento de individuos de *P. halepensis* en relación con la altitud, la inclinación y la orientación de las laderas de los sitios donde se desarrollan.

Los pinos que crecen en altitudes elevadas exhiben tasas de crecimiento más bajas debido al estrés ambiental causado por un suelo más pobre, pendientes

más pronunciadas y una mayor exposición al viento (Bueis et al., 2017; Kristensen & Frangi, 1995).

Los pinos establecidos en las laderas que miran hacia el SO y están expuestos a menor precipitación y mayor evapotranspiración (Frangi & Botinno, 1995; Gentili & Gil, 2013) presentan tasas de crecimiento más bajas que los que crecen sobre las laderas NE.

4. Evaluar variaciones en la reproducción de *P. halepensis* en relación con la altitud, la inclinación y la orientación de las laderas de los sitios donde se desarrollan.

La edad a la cual ocurre la primera reproducción (primera liberación de semillas) disminuye con la altitud, es menor en laderas orientadas hacia el SO y en pendientes más pronunciadas, debido a una inversión temprana en reproducción asociada con sitios donde la exposición al viento y a la luz solar resultan mayores (Kristensen & Frangi, 1996, 1995).

Materiales y Métodos

Supervivencia de juveniles

Se realizaron dos curvas de crecimiento para *P. halepensis* en la región de estudio: una concentrada en los primeros años de vida y otra para individuos de mayor tamaño. Para la primera se colectaron 200 ejemplares juveniles (individuos con un diámetro de tronco en la base igual o menor a 5 cm) buscando una representación equitativa de los distintos tamaños. A cada uno se le midió el diámetro con calibre y la altura total en centímetros con cinta métrica y se cortaron a 1 cm del suelo. Se estimó la edad de cada ejemplar mediante el conteo de anillos de crecimiento anuales en cortes del tallo principal bajo lupa binocular. Si bien los anillos son claramente visibles en el género *Pinus* (Lavi et al., 2005), las secciones de tallo fueron teñidas con fluoroglucinol y tratadas con HCl para disminuir las posibilidades de error en tallos de diámetro pequeño. Para los individuos de mayor porte (diámetro mayor a 5 cm) se utilizó información obtenida a partir de la estrategia de control de pinos llevada a cabo en el Parque Provincial Ernesto Tornquist entre los años 2001 y 2010 (ver sección *Crecimiento y reproducción*) que consta de 3595 datos. Para ambos sets de datos, se modeló el número de anillos de crecimiento en relación con el diámetro del tronco del árbol y el número de anillos de crecimiento en relación con la altura del mismo. Para la etapa juvenil, el modelo con relación exponencial entre las variables (variable de respuesta transformada mediante logaritmo) mostró ser el más indicado entre otros alternativos (lineal sin transformar, potencial) según los diagnósticos y evaluaciones del modelo. Para la etapa adulta los datos se ajustaron con un modelo lineal generalizado con distribución Gaussiana con función link logaritmo, usando el logaritmo de la variable independiente (relación potencial).

Para estimar la tasa de supervivencia de juveniles de *P. halepensis* en el área de estudio, en el mes de octubre de 2019 se seleccionaron tres núcleos poblacionales incipientes (de densidad no mayor a 1 individuo/m² y extensión menor a 1 ha), dos del lado noreste y uno del lado sudoeste de la divisoria de aguas del cordón serrano principal. En cada núcleo se seleccionaron diez árboles de cada edad, entre los 0 y 7 años, utilizando como indicador de la edad la medida del diámetro a 1 cm del suelo de acuerdo con el modelo construido. Cada árbol fue marcado con una chapa numerada, colocada con alambre alrededor del tallo de manera que quedara holgada (Figura 2.1). Los 240 individuos marcados (80 en cada núcleo) se monitorearon trimestralmente a lo largo de un año para medir el crecimiento en diámetro y el número de individuos vivos

en cada clase de edad. A partir de estos datos se realizó un análisis de tipo *Time to Event* (McNair et al., 2012), utilizando el mes de muestreo como escala de tiempo. Para cada clase de edad se estimó así el porcentaje de supervivencia de un año a otro, su error estándar e intervalo de confianza del 95%.



Figura 2.1. Juvenil de *Pinus halepensis* marcado para su monitoreo en un ensayo de estimación de supervivencia (izquierda) y aspecto general del sitio de muestreo (derecha). Parque Provincial Ernesto Tornquist (Buenos Aires).

Para analizar la estructura etaria de *P. halepensis* en el área, se seleccionaron cinco núcleos poblacionales en febrero de 2020 (Figura 2.2), de acuerdo con los siguientes criterios: que se encontraran a mediana altitud (450-560 m s.n.m.), que incluyeran individuos adultos (diámetro basal mayor o igual a 8 cm, lo que corresponde a siete años o más, de acuerdo con las curvas de crecimiento generadas) y representantes de una o más de las clases de edad de entre uno y ocho años; y que la extensión total del parche no excediera los 5000 m². En cada núcleo se seleccionaron los árboles de mayor porte, se georreferenciaron y se les midió el diámetro. En el caso de núcleos poblacionales con menos de 100 ejemplares menores (diámetro basal < 8 cm) se midieron todos los individuos, mientras que para los núcleos más grandes se midieron los ejemplares en parcelas circulares de 3 m de diámetro ubicadas al azar en el área definida por los árboles más externos del núcleo, hasta cubrir el 10% de la superficie total del núcleo. A partir de las medidas de cada individuo se los asignó a la clase de edad correspondiente de acuerdo a los modelos construidos. El área de los núcleos poblacionales seleccionados se estimó mediante QGIS (versión 3.4.9. QGIS

Development Team, 2018), trazando un polígono definido por los ejemplares más externos. En base a este dato, se calculó la densidad (número de individuos/ha) y se construyeron histogramas de frecuencia por cada clase de edad.

Se recopilaron datos de precipitaciones de diversas fuentes⁴ que fueron tomados en la Base del Cerro Bahía Blanca, dentro del PPET, entre los años 1888 y 2019. Se calculó el promedio anual de precipitaciones acumuladas en los meses de marzo, abril y mayo para este período de tiempo. Para examinar la posible relación de la estructura etaria observada con las precipitaciones, se utilizaron los datos de los años de reclutamiento (1976-2019) que se analizaron mediante modelos de regresión simple. La densidad de árboles en cada año fue utilizada como variable de respuesta, a la cual se aplicó una transformación logarítmica para cumplir con el supuesto de normalidad. La distribución normal fue seleccionada a partir de una evaluación gráfica previa utilizando histogramas y Q-Q plots. Dado que el momento de reclutamiento de la especie es en otoño, en cada modelo se utilizó como variable predictora las precipitaciones acumuladas durante un período dentro de cada año: la temporada completa (desde marzo de un año hasta febrero del siguiente), el otoño (meses de marzo, abril y mayo), el invierno (junio, julio, agosto), la primavera (septiembre, octubre, noviembre) y el verano (diciembre, enero, febrero).

Todos los análisis se realizaron utilizando R (R-Core-Team, 2019) y los siguientes paquetes: *plyr* (Wickham, 2011), *survival* (Therneau, 2015a), *survminer* (Kassambara et al., 2019a), *ggplot2* (Wickham, 2016a), *MASS* (Venables & Ripley, 2002) y *car* (Fox & Weisberg, 2019).

⁴ Período 1988-1979: Alberto Scorolli, Docente Investigador UNS
Período 1980-1992: Estancia Palo Alto (Contacto encargado Gustavo)
Período 1993-2019: Parque Provincial Ernesto Tornquist



Figura 2.2. Núcleos poblacionales de *Pinus halepensis* seleccionados para estudiar la estructura etaria. Parque Provincial Ernesto Tornquist (Buenos Aires) (Google Earth 2019).

Crecimiento y reproducción

En esta parte de la tesis, se utilizaron datos de 9343 individuos de pino de Alepo talados como parte de la estrategia de control que se llevó a cabo en el PPET entre los años 2001 y 2010. Se empleó información original sobre la ubicación de cada árbol, registrada con GPS, el diámetro del tronco en cm, el número de anillos de crecimiento contados visualmente en tocones cortados a 20 cm del suelo y la presencia o ausencia y cantidad de conos abiertos y cerrados. Utilizando QGIS (versión 3.4.9. QGIS Development Team, 2018) y un modelo de elevación digital (DEM) se mapeó la ubicación y se determinó la altitud, la inclinación y orientación de la ladera (N, S, E, O) y la posición (noreste o sudoeste) con respecto a la principal divisoria de aguas del cordón serrano, en que crecía cada árbol derribado.

Se construyó un modelo lineal generalizado para explorar la relación entre el diámetro del tronco y la edad del árbol (tasa de crecimiento individual) y los posibles efectos de la altitud, la inclinación de la ladera, la orientación y la posición con respecto de la principal divisoria de agua sobre esta tasa. Sobre la base de una inspección visual utilizando *Q-Q plots*, se eligió una distribución binomial negativa (función link = log). El efecto de las variables ambientales se analizó incorporando la interacción entre la edad (número de anillos de crecimiento) y cada variable en un término separado del modelo.

Para evaluar las variaciones en la reproducción de *P. halepensis* en relación con la altitud, la inclinación y la orientación de la ladera, las plantas se clasificaron en

cuatro etapas diferentes de desarrollo: no reproductivas (sin conos), reproductivas (con al menos un cono), plantas reproductivas que comienzan a liberar semillas (con al menos un cono abierto) y plantas reproductivas que liberan semillas activamente (con más de 50 conos abiertos). Las transiciones entre estas etapas se analizaron modelando los datos de presencia-ausencia en función del diámetro del tronco y de la edad del individuo (en diferentes modelos) utilizando un modelo lineal generalizado con distribución binomial y función link *logit*. Para evaluar cómo las variables ambientales (altitud, inclinación de la ladera, orientación y posición con respecto a la divisoria de aguas principal) afectaron el diámetro y la edad en que ocurrieron las transiciones, incorporamos estas variables en los modelos, analizando sus efectos de interacción con el diámetro y la edad. Para cada transición, establecimos el diámetro/edad promedio, inicial y final, como el valor al cual la probabilidad de pertenecer a la etapa fue de 0.1, 0.5 y 0.9, respectivamente. El efecto de las variables ambientales se analizó incorporando la interacción entre la edad (número de anillos de crecimiento) y cada variable en un término separado del modelo. La relevancia de las variables ambientales se evaluó mediante un algoritmo *stepwise* para la selección de modelos según los criterios AIC (Venables & Ripley, 2002). Dada la naturaleza del gran conjunto de datos, la magnitud de su efecto se consideró al evaluar los modelos: aquellas variables que mostraron coeficientes con una magnitud que representaba un cambio de menos del 5% con respecto al valor del parámetro de referencia se descartaron de los modelos.

Todos los análisis y gráficos se realizaron utilizando R (R-Core-Team, 2019) y los paquetes *MASS* (Venables & Ripley, 2002), *car* (Fox & Weisberg, 2019) y *ggplot2* (Wickham, 2016).

Resultados

Supervivencia en juveniles

Los diámetros medidos para realizar las curvas de crecimiento en la etapa juvenil variaron entre 0.1 y 5.2 cm, la altura de las plantas varió entre 5.2 y 81 cm y los anillos contabilizados entre 1 y 7. El porcentaje de explicación de la variabilidad del modelo ajustado para anillos en relación a la altura del árbol fue adecuado ($R^2 = 0.561$), mientras que el de anillos en relación al diámetro fue muy alto ($R^2 = 0.978$, Figura 2.3). Se seleccionó esta última relación para la asignación de edades en el seguimiento de la supervivencia. Para individuos mayores (datos provenientes de las acciones de control) los diámetros variaron entre 5 y 44 cm, y los anillos contabilizados entre 2 y 53. En este caso, la cantidad de anillos mostró una relación potencial con el diámetro del tronco (Figura 2.4).

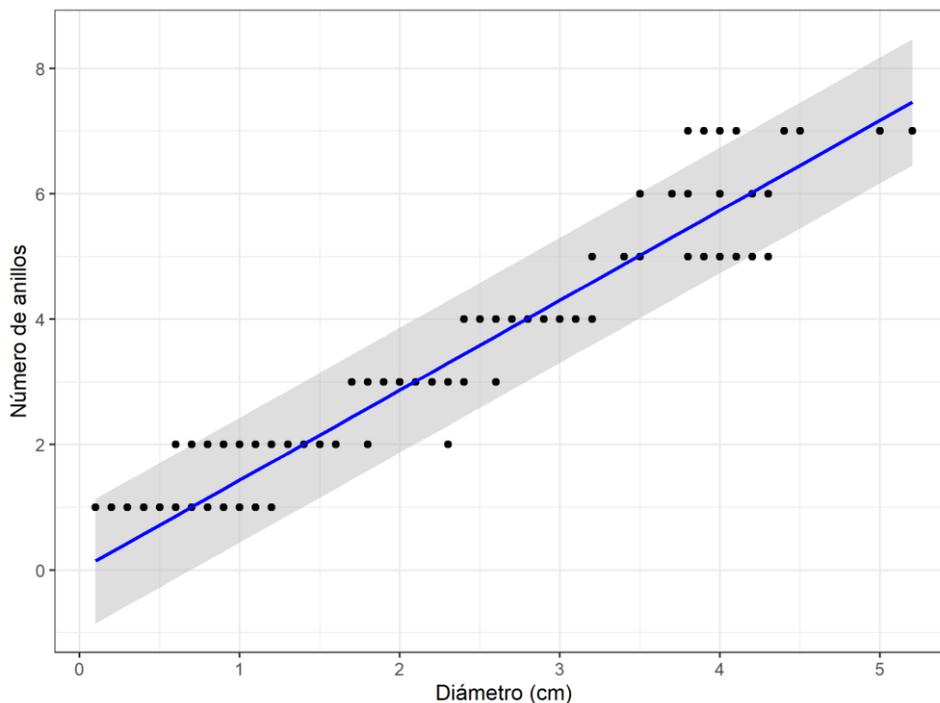


Figura 2.3. Relación entre el número de anillos de crecimiento y el diámetro del tronco de *Pinus halepensis* para individuos en etapa juvenil creciendo en las Sierras Australes Bonaerenses. La línea continua y la sombra celeste indican los valores esperados y el intervalo de confianza del 95% según el modelo.

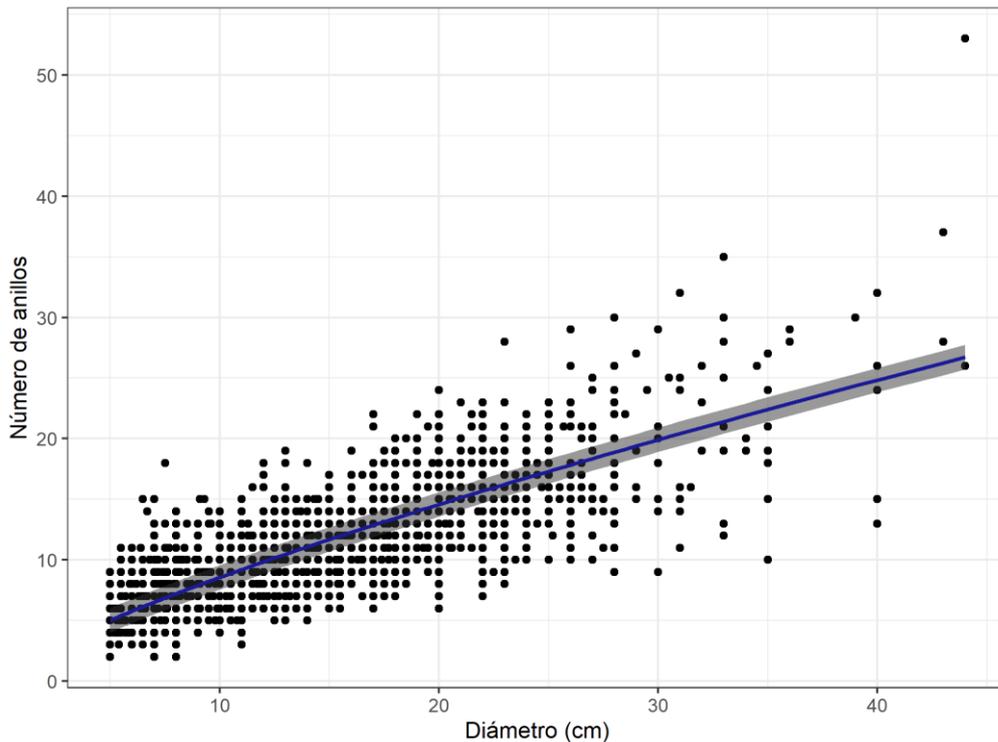


Figura 2.4. Relación entre el número de anillos de crecimiento y el diámetro del tronco de *Pinus halepensis* para individuos en etapa adulta creciendo en las Sierras Australes Bonaerenses. La línea continua y la sombra celeste indican los valores esperados y el intervalo de confianza del 95% según el modelo.

En el ensayo de supervivencia, el 64.6% de los individuos marcados seguían vivos al cabo de un año (155 individuos). Las plantas consideradas dentro de la edad 0 (es decir, que al momento de comenzar el ensayo tenían diámetros inferiores al correspondiente a un año según el modelo construido) sufrieron la mayor mortandad dentro de las clases consideradas, con sólo ocho individuos sobrevivientes al finalizar el ensayo. La tasa de supervivencia para esta edad resultó en 0.27 (ES=0.08, IC95% = [0.15 – 0.48]). Once de los ejemplares marcados de edad 1 seguían vivos al cabo de un año; en este caso se calculó una tasa de supervivencia de 0.37 (ES=0.09, IC95% = [0.23 – 0.59]). Para las plantas de 2 años de edad la tasa de supervivencia fue de 0.47 (ES=0.09, IC95% = [0.32 – 0.68]), con 14 individuos vivos al cabo de un año. En la clase de edad 3 la tasa de supervivencia calculada fue 0.6 (ES=0.09, IC95% = [0.45 – 0.80]). Esta clase de edad contaba con 18 individuos supervivientes tras los 366 días de seguimiento. Las clases de edad 4 y 5 contaban con 21 y 25 ejemplares vivos al

finalizar el ensayo. Sus tasas de supervivencia resultaron de 0.7 (ES=0.08, IC95% = [0.55 – 0.88]) y 0.8 (ES=0.07, IC95% = [0.71 – 0.98]), respectivamente. En las clases de edad 6 y 7 sobrevivieron 29 individuos (de los 30 marcados), resultando en una tasa de supervivencia de 0.97 (ES=0.03, IC95% = [0.90 – 1.0]) en ambos casos (Figura 2.5).

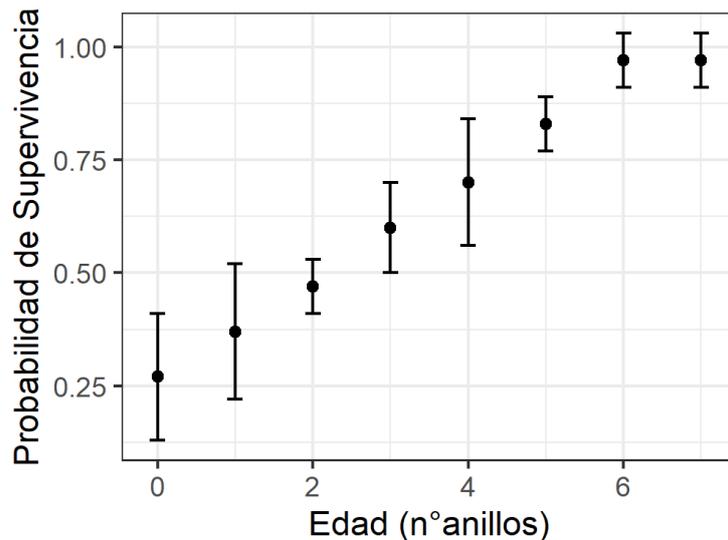


Figura 2.5. Relación entre la probabilidad de supervivencia y la edad (estimada a partir del número de anillos de crecimiento) para individuos de *Pinus halepensis* de entre 0 y 7 años, creciendo en las Sierras Australes Bonaerenses. Las barras verticales indican la desviación estándar de cada dato.

En los cinco núcleos seleccionados para determinar la estructura etaria poblacional se midieron un total de 431 árboles. La edad promedio de todos ellos fue de 8.01 (ES=0.5) y la mediana tres años. El valor de edad más frecuente en estos datos fue dos años, correspondiendo a árboles que fueron reclutados en 2018. La estructura etaria resultante muestra mayores densidades de individuos entre los años 2015 y 2020 (Figura 2.6), tanto para el análisis por sitio como para el de los datos totales, que corresponde a los individuos de uno a cinco años, representando el 68.21% de los datos.

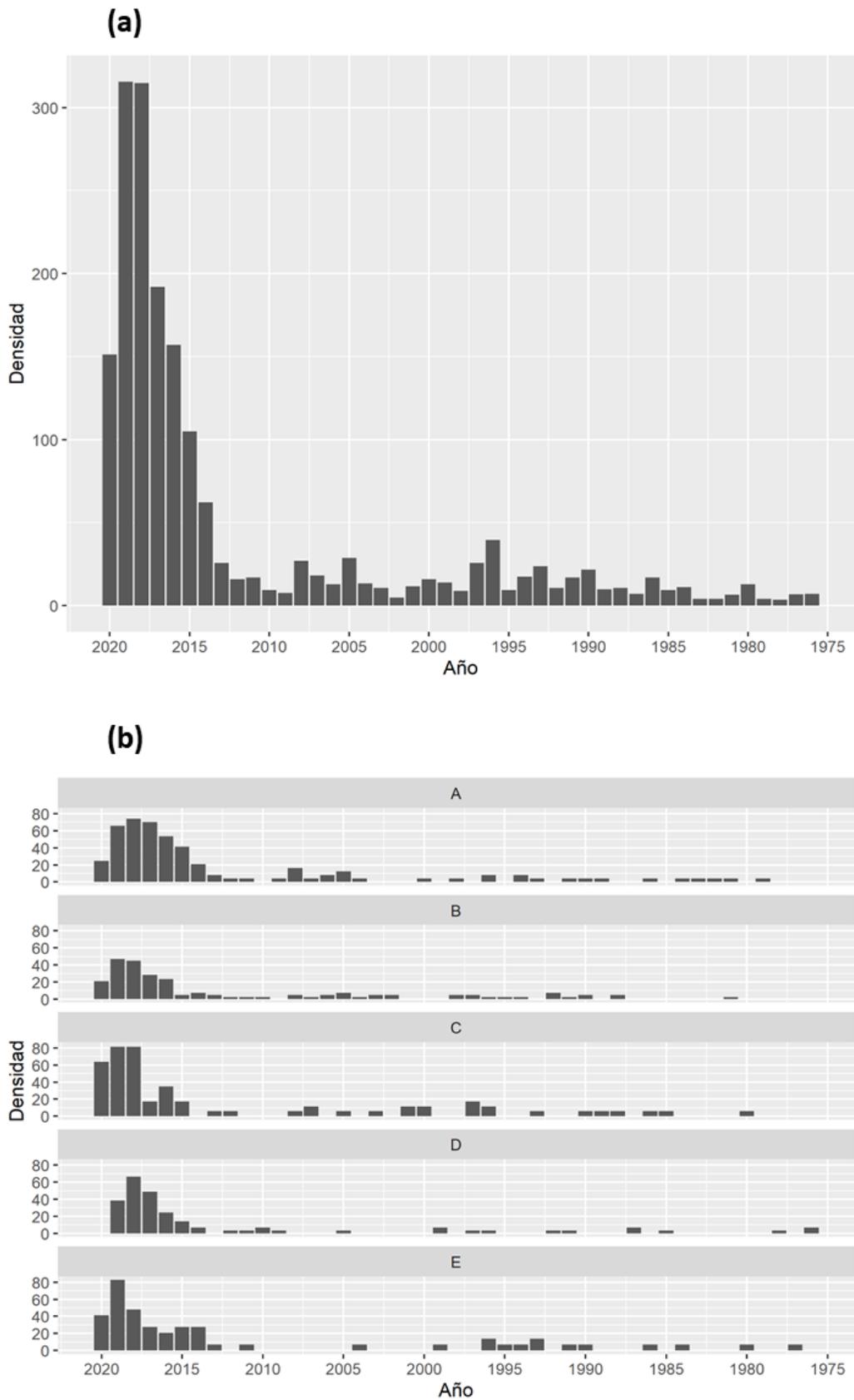


Figura 2.6. Estructura etaria poblacional de *Pinus halepensis* creciendo en las Sierras Australes Bonaerenses. (a) Datos totales, (b) datos de cada núcleo poblacional analizado. La edad se estimó a partir de la medición del diámetro mediante un modelo de crecimiento construido para la especie en el área de estudio.

Las precipitaciones durante los meses de otoño en el área de estudio muestran una alta variabilidad (Figura 2.7). El promedio calculado para estos meses durante el período 1888-2019 es de 227.5 mm (Desvío Estándar = 103.01). Los análisis de regresión simple para la relación entre la densidad de árboles y las precipitaciones señalan al modelo que considera la precipitación acumulada durante el otoño como el único con efectos estadísticamente significativos y de mayor poder predictivo dentro de los considerados ($p=0.01$, $R^2=0.15$, Tabla 2.1). Todos los modelos generados presentan un valor de R^2 bajo, dada la importante dispersión de los datos. Los valores de precipitaciones entre los años 2011 y 2019 para los meses de otoño se encuentran por encima de la media histórica casi en su totalidad, coincidiendo con el pico de reclutamiento observado entre 2014 y 2020 (Figura 2.6 y 2.7).

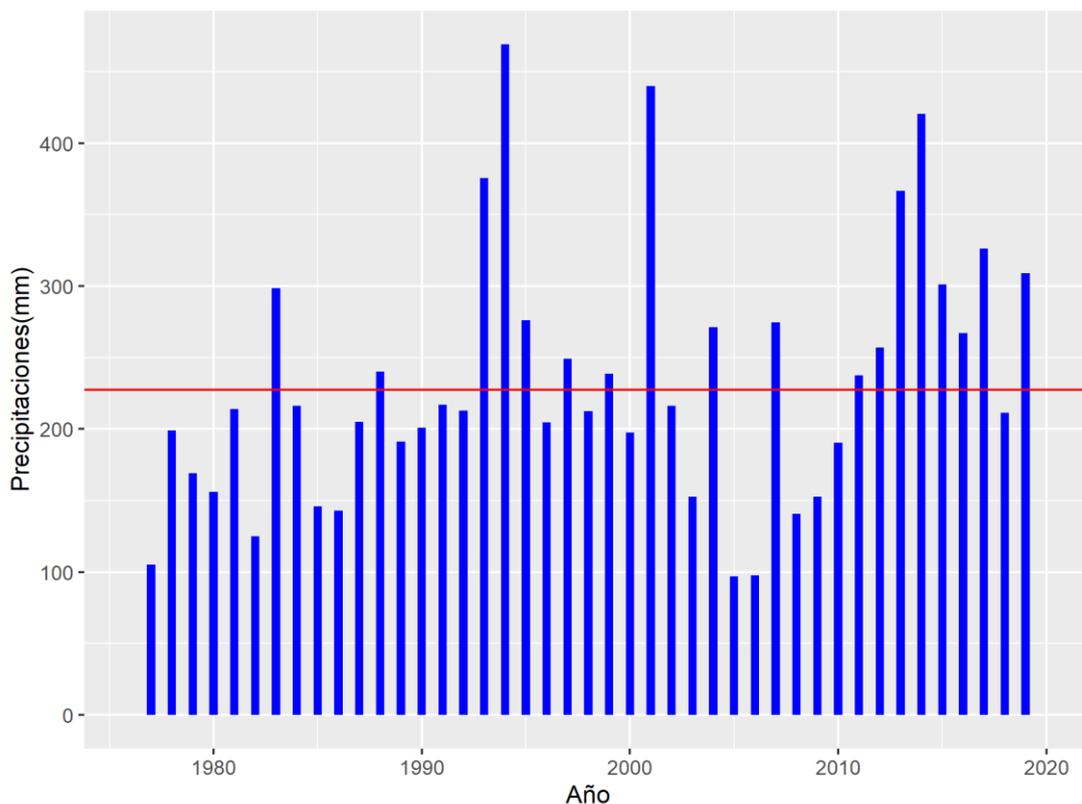


Figura 2.7. Precipitaciones anuales medidas en el Parque Provincial Ernesto Tornquist (Buenos Aires) durante el período 1976-2019. Las barras azules indican la sumatoria de precipitaciones anuales de los meses de marzo, abril y mayo (correspondientes a la etapa de reclutamiento de *Pinus halepensis* en el área). La línea roja indica el promedio histórico durante los mismos meses para el período 1888-2019.

Modelo	p	R ²
<i>Densidad ~ Temporada</i>	0.17	0.05
<i>Densidad ~ Invierno</i>	0.20	0.04
<i>Densidad ~ Verano</i>	0.50	0.01
<i>Densidad ~ Primavera</i>	0.91	0
<i>Densidad ~ Otoño</i>	0.01	0.15

Tabla 2.1. Parámetros de los modelos lineales simples generados para evaluar la relación entre la densidad de individuos de *Pinus halepensis* creciendo en las Sierras Australes Bonaerenses y la precipitación en el área durante distintas épocas del año.

Crecimiento y reproducción

Los árboles registrados a ambos lados de las sierras se distribuyeron en rangos altitudinales similares. Los pinos en el lado sudoeste de la principal divisoria de agua del cordón serrano se distribuyeron en promedio a altitudes más altas (media = 691.6 m s.n.m., rango = [453-1091]) que los del lado noreste (media = 503.9 m s.n.m., rango = [336- 1075]). La inclinación de la ladera se correlacionó alta y significativamente con la altitud ($r = 0.645$, $CI_{95\%} = [0.632 - 0.656]$, $t_{(9000)} = 80$, $p < 0.001$). Las otras correlaciones entre las variables ambientales resultaron también altamente significativas ($p < 0.001$) pero mostraron coeficientes de correlación muy bajos ($r = -0.06$, $r = -0.10$).

El diámetro del tronco varió de 5 a 50 cm y aumentó con respecto al número de anillos de crecimiento, que varió de 1 a 58. Esta relación se vio afectada por distintas variables ambientales, incluida la altitud (LRT = 25.1, $p < 0.001$), posición con respecto a la divisoria principal de aguas (LRT = 1.0, $p < 0.01$) y la orientación de la pendiente (LRT = 2.9, $p < 0.001$). El efecto de la inclinación de la ladera, en cambio, no resultó significativo (LRT = 0.037, $p = 0.567$). La orientación y la posición de la pendiente con respecto a la divisoria principal de aguas mostraron coeficientes con magnitudes bajas (menos del 5% con respecto al parámetro de referencia), por lo tanto, estas variables se descartaron. La altitud afectó la relación entre el diámetro del tronco y el número de

anillos de crecimiento, de manera tal que los árboles creciendo en las altitudes más elevadas (> 650 m s.n.m.) mostraban tallos más anchos y una tasa de crecimiento de diámetro casi 10% mayor que la de los árboles ubicados en altitudes más bajas (Tabla 2.2, Figura 2.8).

<i>Diámetro Tronco~ Anillos + Anillos: Altitud</i>					
Parámetro	Valor	Error estándar	P	IC _{2.5%}	IC _{97.5%}
(Ordenada al origen)	-0.240	0.013	-	-0.266	-0.215
Anillos <450 (Ref.) m s.n.m.	1.154	0.008	Ref.	1.139	1.169
Anillos: Altitud 450-550 m s.n.m.	0.040	0.005	< 0.001	0.030	0.051
Anillos: Altitud 550-650 m s.n.m.	0.019	0.008	< 0.05	0.004	0.034
Anillos: Altitud >650 m s.n.m.	0.108	0.008	< 0.001	0.093	0.123

Tabla 2.2. Estimaciones de coeficientes para un GLM que modela el diámetro del tronco en función de los anillos de crecimiento para individuos de *Pinus halepensis* que crecen a diferentes altitudes en el Parque Provincial Ernesto Tornquist (Buenos Aires). Los coeficientes se muestran en función de una parametrización de efectos del modelo: los efectos de interacción se comparan con el coeficiente de referencia (marcado como Ref.)

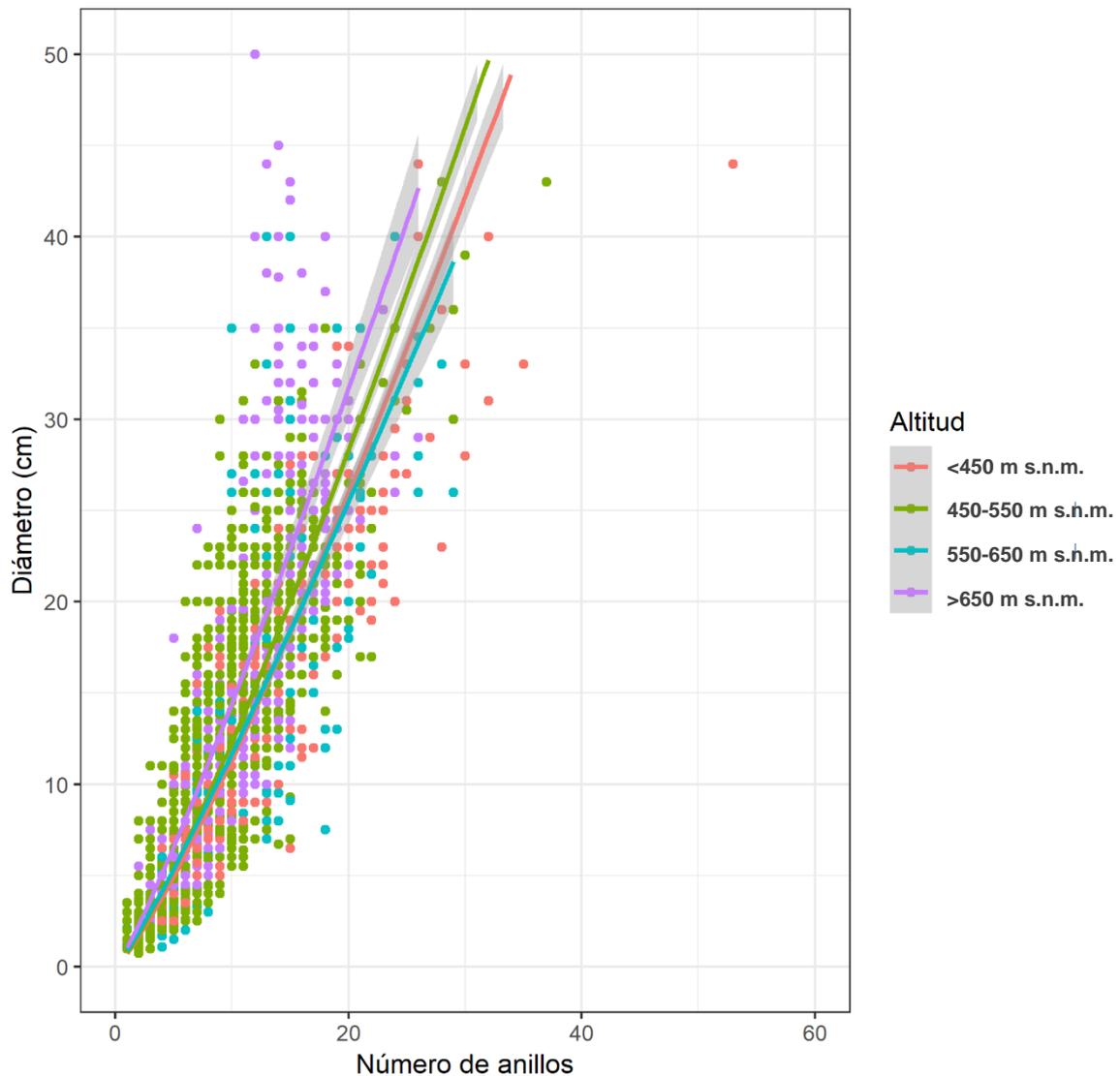


Figura 2.8. Relación entre el diámetro del tronco y el número de anillos de crecimiento de *Pinus halepensis* creciendo a diferentes altitudes en el Parque Provincial Ernesto Tornquist (Buenos Aires). Las líneas continuas y las sombras grises indican los valores esperados y el intervalo de confianza del 95% según el modelo.

En el análisis sobre la reproducción, la probabilidad de tener conos aumentó con el diámetro del tronco y, consecuentemente, con la edad de la planta. De acuerdo al modelo seleccionado, la relación con el diámetro del tronco resultó significativamente afectada por la altitud (LRT = 415.3, $p < 0.001$). Para los pinos que crecen en altitudes inferiores a 450 m s.n.m., este coeficiente fue de 0.481, sin diferenciarse de maneras significativa del valor correspondiente a los pinos en altitudes intermedias (450-550 y 550-650 m s.n.m.). Para los pinos que crecen en

altitudes superiores a 650 m s.n.m., el coeficiente resultó significativamente más bajo (0.261, Tabla 2.3) y por lo tanto el diámetro promedio del tronco en el que estas plantas comienzan a tener conos ($p = 0.5$) fue el doble del diámetro del de los pinos en altitudes más bajas (Tabla 2.4, Figura 2.9). La relación entre la probabilidad de portar conos y la edad también se vio afectada por la altitud (LRT = 294, $p < 0.001$). La edad promedio en que las plantas comienzan a ser reproductivas fue mayor en los pinos que crecen a altitudes elevadas que a bajas altitudes (Tabla 2.4).

Presencia de conos ~ Diámetro + Diámetro: Altitud

Parámetro	Valor	Error	P	IC _{2.5%}	IC _{97.5%}
(Ordenada al origen)	-3.797	0.087	-	-3.969	-3.630
Diámetro <450 (<i>Ref.</i>) m s.n.m.	0.481	0.015	<i>Ref.</i>	0.452	0.511
Diámetro:Altitud450-550 m s.n.m	-0.002	0.012	0.890	-0.026	0.022
Diámetro:Altitud550-650 m s.n.m	0.001	0.020	0.946	-0.037	0.040
Diámetro:Altitud >650 m s.n.m	-0.220	0.014	< 0.001	-0.248	-0.192

Presencia de conos ~ log (Anillos) + log (Anillos): Altitud

Parámetro	Valor	Error	P	IC _{2.5%}	IC _{97.5%}
(Ordenada al origen)	-9.083	0.227	-	-9.539	-8.645
Log (Anillos) <450 m s.n.m. (<i>Ref.</i>)	4.712	0.124	<i>Ref.</i>	4.474	4.96
Log(Anillos): Altitud 450-550 m s.n.m.	0.266	0.050	< 0.001	0.168	0.364
Log (Anillos): Altitud550-650 m s.n.m.	-0.049	0.076	0.51	-0.199	0.101
Log (Anillos):Altitud>650 m s.n.m.	-0.722	0.064	< 0.001	-0.849	-0.597

Tabla 2.3. Estimaciones de coeficientes para un GLM que modela la presencia de conos en función del diámetro (superior) y los anillos de crecimiento (inferior), para *Pinus halepensis* creciendo a diferentes altitudes en el Parque Provincial Ernesto Tornquist (Buenos Aires). Los coeficientes se muestran en función de una parametrización de efectos del modelo: los efectos de interacción se comparan con el coeficiente de referencia (marcado como *Ref.*).

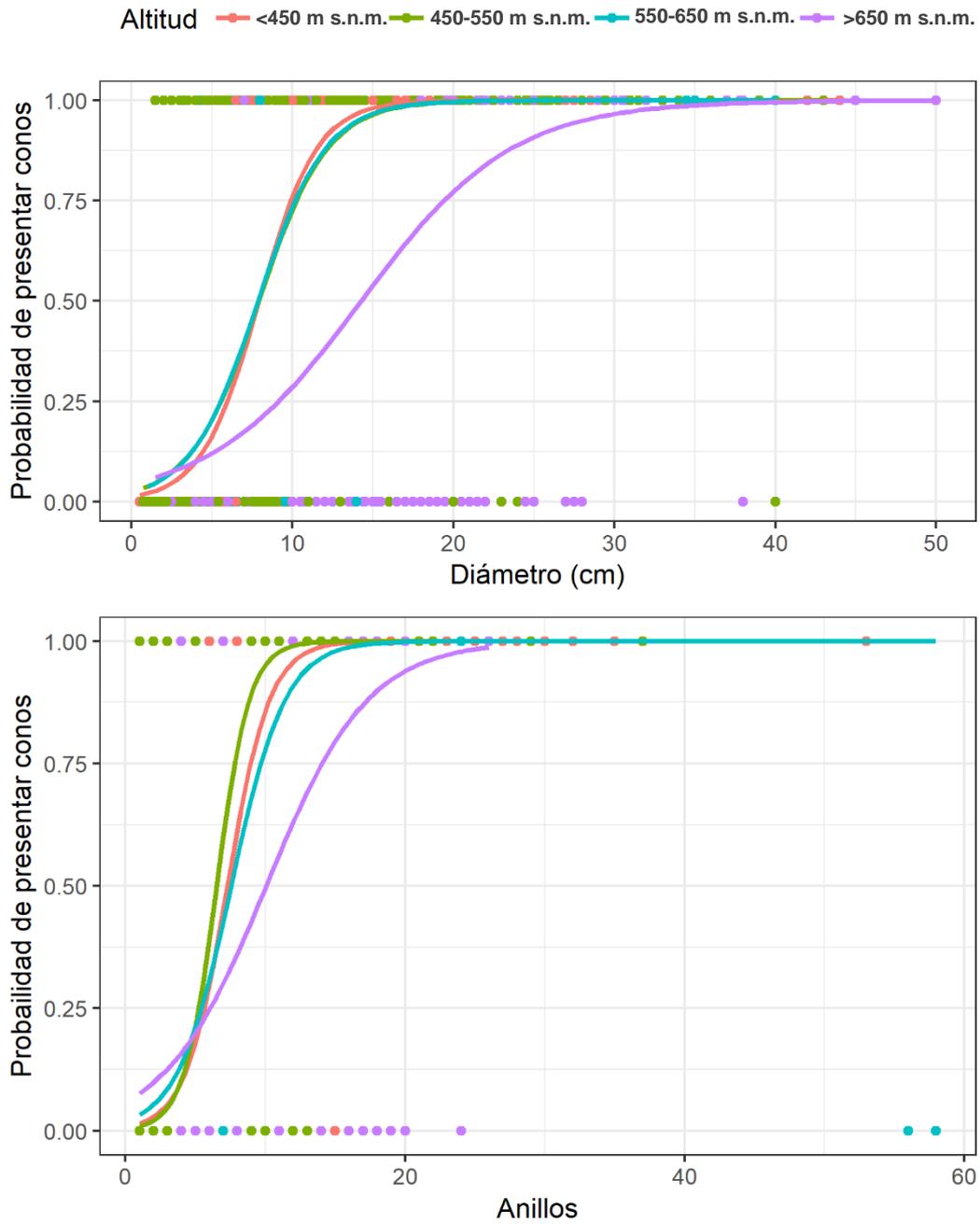


Figura 2.9. Relación entre la probabilidad de portar conos en función del diámetro (superior) y de los anillos de crecimiento los árboles (inferior), para *Pinus halepensis* creciendo a diferentes altitudes en el Parque Provincial Ernesto Tornquist (Buenos Aires). Las líneas indican la probabilidad predicha de acuerdo con los GLM.

Altitud	Diámetro a la madurez (cm)			Edad a la madurez (n° de anillos)		
	p=0.1	p=0.5	p=0.9	p=0.1	p=0.5	p=0.9
<450 m s.n.m.	3.3	7.9	12.5	4.3	6.8	10.9
450-550 m s.n.m.	3.3	7.9	12.5	3.9	6.2	9.6
550-650 m s.n.m.	3.3	7.9	12.4	4.4	7.0	11.2
>650 m s.n.m.	6.1	14.6	23.0	5.6	9.7	16.9

Tabla 2.4. Diámetro y edad a la que los árboles comienzan a portar conos para *Pinus halepensis* creciendo a diferentes altitudes en el Parque Provincial Ernesto Tornquist (Buenos Aires). En base a las predicciones de GLM, se muestran los valores de diámetro y edad inicial ($p = 0.1$), promedio ($p = 0.5$) y final ($p = 0.9$) que definen el período en el que ocurre esta transición.

La probabilidad de tener conos abiertos aumentó con el diámetro del tronco y con la edad del árbol. La relación con el diámetro del tronco resultó afectada por la altitud (LRT = 30.9, $p < 0.001$) y por la orientación de la pendiente (LRT = 24.7, $p < 0.001$). Para los pinos que crecen a diferentes altitudes, los coeficientes variaron entre 0.20 y 0.229. Los árboles que crecen en altitudes de 450-550 m s.n.m. mostraron el valor más alto. Considerando la orientación de la pendiente, los coeficientes variaron entre 0.20 y 0.23, siendo los pinos ubicados en las pendientes orientadas al sur los que muestran el valor más alto (Tabla 2.5).

La relación con la edad resultó afectada por la altitud (LRT = 68, $p < 0.001$) y la posición con respecto a la línea principal divisoria de aguas (LRT = 12, $p < 0.001$). Para los pinos que crecen a diferentes altitudes los coeficientes variaron entre 0.25 y 0.28. Los pinos que crecen en altitudes de 450-550 m s.n.m. mostraron el valor más alto. El coeficiente para los individuos ubicados en el sudoeste con respecto a la divisoria de aguas del cordón serrano principal fue mayor que para los que crecen en el noreste. Según las predicciones de estos modelos, los pinos comienzan a portar conos abiertos en promedio cuando el diámetro de sus troncos alcanza entre 20 y 23.5 cm, siendo los individuos que crecen en la franja de 450-550 m s.n.m., y aquellos que miran hacia el sur, los que liberan semillas con diámetros de tronco más pequeños. Los pinos comienzan a liberar semillas en promedio entre los 13 y 17 años. Los árboles que

crecen a 450-550 m s.n.m. y aquellos ubicados en la ladera sudoeste comienzan a abrir sus conos a edades más tempranas. Los pinos ubicados en las altitudes más bajas comienzan a abrir sus conos a la edad más avanzada (Tabla 2.6).

<i>Presencia de conos abiertos ~ Diámetro + Diámetro: Altitud + Diámetro: Orientación</i>					
Parámetro	Valor	Error	P	IC _{2.5%}	IC _{97.5%}
(Ordenada al origen)	-4.747	0.109	-	-4.965	-4.537
Diámetro < 450 (Ref.)	0.204	0.014	Ref.	0.177	0.232
Diámetro:Altitud 450-550 m s.n.m.	0.029	0.007	< 0.001	0.015	0.042
Diámetro:Altitud 550-650 m s.n.m.	0.016	0.010	0.093	-0.003	0.035
Diámetro:Altitud >650 m s.n.m.	0.010	0.009	0.283	-0.008	0.028
Diámetro:Orientación Este	0.010	0.012	0.424	-0.014	0.033
Diámetro:Orientación Sur	0.033	0.012	< 0.01	0.009	0.056
Diámetro:Orientación Oeste	-0.002	0.015	0.879	-0.031	0.026
<i>Presencia de conos abiertos ~ Anillos + Anillos:PosiciónRespectoDivisoriaAguas + Anillos:Altitud</i>					
(Ordenada al origen)	-4.937	0.119	< 0.01	-5.175	-4.707
Anillos < 450 m s.n.m. (Ref.)	0.286	0.011	< 0.001	0.264	0.308
Anillos:Altitud 450-550 m s.n.m.	0.072	0.009	< 0.001	0.054	0.090
Anillos:Altitud 550-650 m s.n.m.	0.033	0.012	< 0.01	0.010	0.056
Anillos:Altitud >650 m s.n.m.	0.058	0.012	< 0.001	0.035	0.082
Anillos:LíneaDivisoriaSudoeste	0.058	0.019	< 0.01	0.020	0.096

Tabla 2.5. Diámetro y edad en que los árboles comienzan a portar conos abiertos (liberación de semillas) para ejemplares de *Pinus halepensis* creciendo en diferentes posiciones topográficas en el Parque Provincial Ernesto Tornquist (Buenos Aires). Según las predicciones de GLM, se muestran los valores de diámetro y edad inicial ($p = 0.1$), promedio ($p = 0.5$) y final ($p = 0.9$) que definen el período en el que ocurre esta transición.

Diámetro al liberar semillas(cm)			
	p=0.1	p=0.5	p=0.9
<i>Altitud</i>			
<450 m s.n.m.	12.5	23.3	34
450-550 m s.n.m.	11	20.4	29.8
550-650 m s.n.m.	11.6	21.6	31.6
>650 m s.n.m.	11.9	22.2	32.5
<i>Orientacion</i>			
N	12.5	23.3	34
E	11.9	22.2	32.5
S	10.8	20.1	29.4
O	12.6	23.5	34.4
Edad al liberar semillas (n° de anillos)			
	p=0.1	p=0.5	p=0.9
<i>Altitud</i>			
<450 m s.n.m.	9.6	17.3	25
450-550 m s.n.m.	7.7	13.8	19.9
550-650 m s.n.m.	8.6	15.5	22.4
>650 m s.n.m.	8	14.3	20.7
<i>Ladera</i>			
NE	9.6	17.3	25
SO	8	14.4	20.8

Tabla 2.6. Diámetro y edad en que los árboles comienzan a portar conos abiertos (liberación de semillas) para ejemplares de *Pinus halepensis* creciendo en diferentes posiciones topográficas en el Parque Provincial Ernesto Tornquist (Buenos Aires). Según las predicciones de GLM, se muestran los valores de diámetro y edad inicial ($p = 0.1$), promedio ($p = 0.5$) y final ($p = 0.9$) que definen el período en el que ocurre esta transición.

Discusión

Supervivencia de juveniles

Las primeras etapas en el desarrollo de especies de plantas longevas, como los árboles, resultan clave para determinar la composición a largo plazo de la población (Lines et al., 2020). En este capítulo se presentan resultados de la dinámica poblacional en la etapa juvenil de *P. halepensis* en el área de estudio donde se comporta como invasora.

La tasa de supervivencia de los árboles aumentó con la edad entre uno y ocho años, apoyando la primera hipótesis planteada en este capítulo. Estos resultados concuerdan con los conocidos para la especie en su rango nativo de distribución que indican que los procesos de mortalidad ocurren mayormente en las primeras etapas del reclutamiento (Nathan & Ne'eman, 2004; Thanos et al., 1996). Resultados similares se presentan para *Pinus sylvestris* y *P. nigra* (Castro et al., 2004; Debain et al., 2005) y este sería, en realidad, un patrón generalizado entre especies arbóreas (Epperson, 1992). Las causas más comunes de mortalidad en las primeras etapas del reclutamiento en árboles son el estrés hídrico o la competencia por luz y recursos (Bello-Rodríguez et al., 2020). En plántulas de especies leñosas, la velocidad de crecimiento de las estructuras aéreas y subterráneas determina su capacidad competitiva frente al estrato herbáceo (Peltzer & Köchy, 2001). En el área de estudio se ha reportado que la competencia ejercida por las gramíneas perennes sería un factor clave para condicionar el establecimiento de *P. halepensis* (de Villalobos et al., 2011). Por otro lado, y a diferencia de los adultos, las plántulas de pino de Aleppo no han desarrollado completamente los mecanismos para preservar el transporte de agua durante la estación seca (como por ejemplo raíces profundas o suficiente tejido conductivo), razón por la cual resultan intrínsecamente más vulnerables al déficit de humedad en el suelo (de Luis et al., 2011).

La estructura etaria analizada muestra un importante pico en la densidad de árboles que habrían reclutado entre los años 2015 y 2020, lo cual coincide con la hipótesis planteada. En particular las mayores densidades corresponden a los años 2018 y 2019, es decir individuos de dos y tres años, respectivamente. En cualquier caso, es importante mencionar que la densidad de ejemplares de un año o menos de edad podría haber sido subestimada debido a su baja detectabilidad sobre el estrato herbáceo.

Se encontró que la densidad de árboles de determinada edad se relaciona con la cantidad de lluvia caída durante los meses del otoño (marzo, abril, mayo); sin embargo, no se halló una relación significativa entre la densidad de árboles y las precipitaciones de verano (diciembre, enero, febrero), cuando podrían producirse los extremos de déficit hídrico. Estos resultados acuerdan en parte con la hipótesis planteada. En la región de origen del pino de Aleppo, la mortalidad durante los primeros años de desarrollo se produce principalmente en la época estival (del Río et al., 2008; Thanos et al., 1996). Este efecto se atribuye no sólo a las marcadas sequías que suelen producirse durante los meses de verano, sino también a las elevadas temperaturas que se presentan (del Río et al., 2008). La disponibilidad de agua en el suelo podría ser un parámetro biológicamente más relevante que las precipitaciones, ya que integra el aporte de la lluvia con el contenido de agua del suelo (de acuerdo a su profundidad y textura) y la pérdida de agua a través de la vegetación (por evapotranspiración, la cual a su vez depende de la temperatura atmosférica, la humedad relativa del aire y la radiación solar; Helluy et al., 2020). Del Río y colaboradores (2014) encontraron que los sitios de suelos con arcilla o con texturas arcillosas presentaban mayores tasas de crecimiento de *P. halepensis*. La cantidad de agua que está efectivamente disponible para las raíces de las plantas está fuertemente relacionada con las propiedades del suelo y con su capacidad de retención (Bueis et al., 2017). Ampliar el conocimiento acerca de las características puntuales de los suelos en los que crece el pino de Aleppo en la zona de estudio podría ayudar a explicar mejor las diferencias encontradas en el reclutamiento de la especie. La utilización de la humedad del suelo, en lugar de la lluvia, también puede reflejar mejor la disponibilidad de agua para los árboles (Rathgeber et al., 2005).

Crecimiento y reproducción

La relación entre los parámetros fisiográficos del medio ambiente y el crecimiento del pino de Aleppo está bien documentada en su área de distribución nativa (Bueis et al., 2017; Omary, 2011; Vennetier et al., 2018); aquí se brinda evidencia de esta relación en una región donde la especie se comporta como invasora.

Los resultados muestran un efecto de la altitud a la que crecen los pinos en su desarrollo, aunque en la dirección opuesta a la predicha, con árboles más robustos creciendo a mayores alturas. Los pinos que crecen en altitudes superiores a 650 m s.n.m. muestran una tendencia a desarrollar troncos más anchos a edades más tempranas que los pinos en altitudes más bajas, y esta discrepancia con los resultados

esperados podría responder a procesos alométricos en su desarrollo. Los hábitats más altos conducirían a desarrollar una forma más achaparrada con respecto a aquellos en altitudes más bajas, y esto puede explicarse por una disminución en la profundidad del suelo, una menor disponibilidad de nutrientes y una mayor pérdida de agua debida a la evaporación por los vientos intensos típicos de altitudes mayores (Kristensen & Frangi, 1995; Pérez & Frangi, 2000). Del mismo modo, la prevalencia de pendientes pronunciadas a mayores altitudes podría contribuir a una menor disponibilidad de agua para los árboles debida al aumento de la escorrentía del agua (Bueis et al., 2017). La disponibilidad de agua es uno de los principales factores que regulan el crecimiento de *P. halepensis* en su área de distribución nativa (Bueis et al., 2017; Olivar et al., 2014, 2012; Rathgeber et al., 2005). En la región de estudio, Cuevas (2005) detectó diferencias significativas en el aumento del diámetro en función de la edad de árboles creciendo a 700 frente a los que crecían a 500 m s.n.m., favoreciendo a los de la franja superior. Esta plasticidad fenotípica podría ser clave para explicar la capacidad de la especie para expandirse a lo largo del rango altitudinal (Zalba & Villamil, 2002). Es importante tener en cuenta que las condiciones ambientales y el tipo y nivel de estrés al que la especie está sometida involucran un conjunto complejo de variables, de manera que las condiciones ambientales aquí consideradas podrían no necesariamente resultar los únicos factores de estrés ambiental ni los más relevantes para el pino de Aleppo.

La ubicación de los pinos en el perfil topográfico también afecta su reproducción. Registramos un retraso en la producción de conos asociado con la altura. Los pinos que crecen a mayor altitud (> 650 m s.n.m.) comienzan a tener conos cuando sus troncos alcanzan el doble de diámetro que los ubicados más abajo en las sierras. En consecuencia, los primeros conos aparecen cuatro años después en los pinos en altura con respecto a los que crecen en los valles. El tamaño y la edad a la que los pinos abren sus conos por primera vez y comienzan a liberar semillas, también se ven afectados por la altitud y la orientación de la ladera donde crecen. Los pinos que crecen en las altitudes más bajas comienzan a tener conos abiertos, en promedio, dos o tres años más tarde que aquellos en altitudes más altas, contrastando nuevamente con las predicciones propuestas. Aunque la producción de conos en las áreas más altas de las sierras comienza más tarde, los árboles ubicados en estos ambientes inician la liberación de semillas a una edad más temprana que aquellos ubicados en los valles. La demora en la producción de conos en árboles creciendo en ambientes de mayor altitud, considerados *a priori* como más estresantes, pone en

duda nuestra hipótesis sobre una inversión más significativa en estructuras reproductivas en condiciones de estrés ambiental, respaldada por la evidencia presentada por Climent et al. (2008) y Santos del Blanco (2014). Sin embargo, los árboles creciendo en las cumbres muestran la capacidad de comenzar a liberar semillas antes. Consistentemente, los árboles que crecen en las laderas orientadas hacia el SO y que también estarían expuestos a condiciones de menor humedad (Frangi & Botinno, 1995; Gentili & Gil, 2013) abrieron sus conos a edades más tempranas que los de la ladera opuesta. Sería lógico pensar que la mayor exposición al viento y a la luz solar propias de los ambientes de cumbres (Kristensen & Frangi, 1996, 1995) aceleran la maduración y apertura de conos en una especie xeriscente como el pino de Alepo. De acuerdo con Nathan & Ne'eman (2004) y con Nathan y colaboradores (1999), la humedad relativa media y la temperatura máxima son buenos predictores de la liberación de semillas de *P. halepensis* en la cuenca mediterránea. La liberación más temprana de semillas en las áreas altas podría resultar en tasas de crecimiento poblacional más altas en este hábitat, al menos durante las etapas iniciales de colonización de nuevos sitios (Lavi et al., 2005) y en mayores riesgos de dispersión a larga distancia, considerando que los picos actúan como “sitios de despegue” (Buckley et al., 2005; Ledgard, 1988).

En términos del manejo de la invasión, una mayor frecuencia de individuos con troncos gruesos para poblaciones de la misma edad en las áreas más altas de las sierras tiene implicaciones operativas al seleccionar herramientas de corte y calcular la frecuencia de mantenimiento de motosierras y el afilado y reemplazo de cadenas. Las tareas de control de pinos en los sectores de altura implican una mayor dificultad específica y mayor tiempo de acceso a los árboles, un aumento en el tiempo asignado a cada corte y la necesidad de transportar cadenas adicionales y herramientas de afilado. De cualquier modo, la liberación temprana de semillas de los árboles que crecen en las cumbres resalta la necesidad de priorizar el control de pinos en estas áreas y de aumentar la frecuencia entre controles sucesivos para evitar la liberación de semillas que puedan dispersarse a largas distancias, como se discute en mayor detalle en el capítulo 3 de esta tesis.

En este capítulo de la tesis se determinó que la tasa de supervivencia de juveniles de *P. halepensis* aumenta con la edad y que la estructura etaria presenta un patrón variable. Se comprobó además que existen variaciones en la tasa de crecimiento, producción de conos y liberación de semillas en respuesta a variables topográficas, lo cual tiene implicancias para la organización de acciones de manejo. La

topografía podría incidir también en la capacidad dispersiva de los árboles. En el capítulo tres se analizan los patrones de viento predominantes en la región de estudio y se discute como podrían afectar el proceso de expansión de pino de Aleppo.

CAPÍTULO 3

Dispersión de *Pinus halepensis* en las Sierras Australes Bonaerenses



Introducción

El proceso de dispersión en plantas

La sucesión de procesos que van desde la producción de semillas, pasando por la dispersión y la germinación, hasta el establecimiento de las plántulas, se denomina comúnmente “reclutamiento temprano”. En poblaciones de plantas una gran proporción de los eventos de mortalidad tienen lugar durante este periodo (Nathan & Muller-Landau, 2000).

La dispersión, entendida como el movimiento de propágulos lejos de la planta madre (Nathan & Muller-Landau, 2000), es la principal etapa (a veces la única) durante la cual las plantas individuales se mueven en el espacio (Nathan et al., 2001). Este proceso ocurre fundamentalmente de manera pasiva, mediado por vectores que transportan los propágulos lejos de su origen (Matthysen, 2012; Nathan et al., 2008; Traveset & Rodríguez-Pérez, 2019). Ya sea que se trate de vectores abióticos (como el viento, el agua, la gravedad), o de vectores bióticos (como los animales), existen adaptaciones específicas en las plantas que favorecen un determinado mecanismo de dispersión. Sin embargo, aunque la dispersión principal ocurra mediante un vector particular, en una misma población pueden coexistir distintos mecanismos de dispersión que se combinan en un proceso más complejo (Howe & Smallwood, 1982).

Debido a la heterogeneidad espacial en la distribución de micrositios adecuados para la germinación, los patrones espaciales de las plántulas pueden ser significativamente diferentes a los de las semillas dispersadas. A su vez, la variación en la supervivencia de las plántulas, generada por ejemplo por la herbivoría diferencial o por la competencia, puede alterar aún más el patrón espacial resultante (Trakhtenbrot et al., 2014). Es por ello que suele distinguirse entre dispersión primaria, entendida como el movimiento inicial de las semillas hasta el lugar donde se depositan por primera vez y la dispersión efectiva, que es el resultado complejo del movimiento primario de las semillas y los procesos posteriores que tienen lugar hasta que la planta se encuentra establecida con éxito (Lara-Romero et al., 2014).

El componente básico de la dispersión primaria generalmente se describe mediante la "curva de dispersión", que es una función de densidad de probabilidad de las distancias a las cuales se depositan las semillas respecto a su fuente de origen (Nathan & Muller-Landau, 2000). Esta curva en general muestra un rápido descenso de la densidad de semillas dispersadas a medida que aumenta la distancia desde la

planta parental (Nathan et al., 2000). Se requiere contar con buenas estimaciones de las distancias de dispersión y de su distribución para comprender procesos como la dinámica de poblaciones en ambientes fragmentados, las interacciones locales, las invasiones biológicas y la persistencia de metapoblaciones, entre otros (Bullock et al., 2017).

El viento como vector de dispersión

El viento es un agente de dispersión común de semillas y de polen (Van der Pijl, 1982; Wan et al., 2017). Se espera que las semillas dispersadas por el viento muestren una considerable variación espacio-temporal en el patrón de dispersión, ya que se trata de un vector típicamente variable e impredecible (Nathan et al., 2000). El proceso dependerá tanto de factores físicos como biológicos. Entre los factores físicos se pueden nombrar la topografía local, la intensidad y dirección de los eventos de dispersión y la estructura del ambiente en que ocurre (Landenberger et al., 2007). Los factores biológicos incluyen el tamaño, la masa y la forma de la semilla, la velocidad terminal de caída, y la altura y el momento de liberación. La velocidad terminal es la velocidad de caída constante que alcanza una semilla luego de ser liberada y afecta el tiempo que las semillas permanecen en el aire y su trayectoria. Las plantas que se dispersan principalmente a través de este vector, suelen tener semillas con estructuras especializadas, como plumas o alas, por ejemplo, que aumentan el tiempo de permanencia en el aire y, en consecuencia, la distancia de dispersión (Tackenberg et al., 2003). La altura de liberación también contribuye a la capacidad de movimiento y navegación, si todo lo demás es igual, se espera que las semillas liberadas a alturas mayores alcancen distancias también mayores. La liberación no aleatoria de las semillas respecto de las condiciones atmosféricas es uno de los pocos controles que ejerce la planta sobre cuándo y hacia dónde se mueven las semillas, y resulta un factor determinante de su capacidad de dispersión (Wright et al., 2008). La liberación selectiva de semillas durante condiciones de fuertes vientos, por ejemplo, aumentaría la dispersión a larga distancia. Para tal liberación de semillas no aleatoria puede ser necesaria una velocidad umbral de viento que separe la semilla de la planta parental y la probabilidad de desprendimiento puede aumentar con la velocidad del viento (Soons & Bullock, 2008).

La estructura ambiental, es decir la disposición espacial de objetos físicos en un hábitat, juega un papel importante en el proceso de dispersión de semillas al influir en la velocidad y dirección del viento local (Landenberger et al., 2007). Se espera que

incluso leves ondulaciones en la topografía introduzcan una variabilidad considerable en las curvas de dispersión (Trakhtenbrot et al., 2014). Las distancias de dispersión por viento suelen ser mayores en pastizales que en bosques, en términos generales las condiciones de los paisajes abiertos resultan más favorables para este tipo de dispersión (Tackenberg et al., 2003).

A causa del cambio climático en curso, se espera que se modifiquen los patrones meteorológicos provocando una intensificación del viento en todo el mundo y aumentando la frecuencia de tormentas extremas (Bohrer & Treep, 2020). Debido a que la velocidad del viento es un determinante clave de las distancias de dispersión, se espera que un aumento de los vientos extremos aumente la dispersión y la capacidad de colonización a larga distancia (Soons et al., 2004).

En el sudoeste de la provincia de Buenos Aires los vientos predominantes provienen del noroeste, siendo los del este y oeste los menos frecuentes. La máxima frecuencia de vientos intensos se produce durante los meses de verano (Michalijos & Uboldi, 2013).

Plantas invasoras dispersadas por viento

Estudios empíricos han demostrado que la velocidad del viento es un impulsor importante de la dispersión de plantas invasoras a escala comunitaria, local y regional (Bullock et al., 2012; Bullock & Clarke, 2000; Wan et al., 2017). Según Wan y colaboradores (2017), los pastizales templados son uno de los biomas en los que se manifiesta una interacción positiva más marcada entre el viento y la distribución de las especies vegetales exóticas. De acuerdo a estos autores, la velocidad del viento puede resultar así un buen indicador de la expansión de plantas invasoras en diferentes biomas en una amplia escala espacial, y tanto la velocidad del viento como el tipo de bioma son variables que deben considerarse al modelar la distribución de plantas invasoras en todo el mundo.

A escala de población, la propagación se puede modelar como una combinación de dos conjuntos de procesos: la demografía, que impulsa el crecimiento de la población, y la dispersión, que determina el componente espacial de la propagación. Comprender la capacidad de dispersión de una especie invasora es determinante para estimar su propagación potencial y para diseñar acciones para controlarla (Münzbergová et al., 2010). Si se pretende ralentizar (o detener) la propagación de una planta invasora, resulta necesario identificar los impulsores

demográficos y de dispersión de la propagación y determinar cuáles tienen más probabilidades de verse afectados por acciones de manejo (Caplat et al., 2012b).

A pesar de la reconocida importancia de la prevención para abordar el desafío de las invasiones biológicas (Duboscq-Carra et al., 2021; Hulme, 2020; Marchioro & Krechmer, 2021; McGeoch et al., 2016; Ziller & Zalba, 2007), y de la importancia del viento como propulsor de las invasiones que fue mencionada anteriormente, prácticamente no se han desarrollado métodos ni herramientas para prevenir la dispersión de plantas invasoras anemófilas (Davies & Sheley, 2007a). Por sus características intrínsecas, la dispersión por el viento resulta especialmente difícil de manejar, por lo que las estrategias suelen orientarse hacia medidas de detección temprana guiadas por la identificación de áreas de alto riesgo de invasión en función de la ubicación de ejemplares reproductivos y de los vientos predominantes en los meses de producción de semillas, las que deberían someterse a tareas regulares de monitoreo y control (Brancatelli & Zalba, 2018). Complementariamente, las acciones de prevención podrían enfocarse en la eliminación de individuos adultos con mayor capacidad de propagación, por ejemplo, debido a su ubicación en sitios de despegue (cumbres, crestas y pendientes particularmente expuestas a los vientos; Ledgard, 2008). No obstante, se necesitan más trabajos de investigación enfocados en mejorar nuestras habilidades para limitar la dispersión de semillas por el viento (Davies & Sheley, 2007b).

Gran parte de las coníferas que invaden distintas regiones del mundo son dispersadas por el viento. Si bien la mayoría de sus semillas son transportadas a distancias de menos de 100 metros respecto de la planta madre, una pequeña fracción puede llegar mucho más lejos (Richardson et al., 1994). Estos últimos eventos de dispersión a larga distancia, aun siendo poco frecuentes, resultan cruciales para los procesos a escala de paisaje como la colonización de nuevos sitios (Trakhtenbrot et al., 2014). Generalizando, se puede decir que la dispersión a larga distancia depende de tres pasos críticos: la expulsión de la semilla por encima del dosel de vegetación, el movimiento a larga distancia y la deposición en un hábitat adecuado (Caplat et al., 2012a). Las tasas de invasión son especialmente sensibles a la dispersión a larga distancia; sin embargo, eventos de estas características son muy difíciles de cuantificar empíricamente (Nathan & Ne'eman, 2004; Skarpaas & Shea, 2007). Higgins & Richardson (1999) muestran mediante una simulación que un uno por mil de las semillas que se desplazan entre 1 y 10 km puede conducir a un aumento de un orden de magnitud en la tasa de dispersión de pinos invasores. En terrenos montañosos, las

fuerzas que impulsan el flujo del viento se modifican en comparación con el terreno plano por lo que las curvas de dispersión toman formas particulares en estos ambientes (Trakhtenbrot et al., 2014). Una vez que los individuos se establecen en sitios tales como cumbres, crestas y laderas expuestas, y se tornan reproductivos, la dispersión a larga distancia puede ser mucho más frecuente (Ledgard, 1988).

Dispersión en el pino de Aleppo

Las curvas de dispersión de semillas estimadas para el pino de Aleppo muestran un pico muy cerca de la fuente, seguido de un declive rápido y una cola larga (Nathan & Ne'eman, 2004). La velocidad terminal de la semilla es un rasgo biológico que influye en la distancia de dispersión potencial de una planta (Wyse et al., 2019). Sin bien las sámaras de *P. halepensis* presentan diferente masa y morfología, la variación de la velocidad terminal de la semilla entre árboles, entre los conos dentro de cada árbol, y entre las semillas dentro de conos, resulta insignificante (Nathan et al., 1996). Por esta razón, es poco probable que la aerodinámica de la semilla sea un factor clave en la variación espacio-temporal de los patrones de dispersión (Nathan et al., 2000). La altura de la liberación de las semillas se considera otro de los determinantes biológicos de las distancias de dispersión (Okubo & Levin, 1989). Los árboles adultos de esta especie pueden alcanzar de 10 a 20 metros de altura (25 m excepcionalmente), que si bien resulta un valor relativamente bajo dentro del género, les otorga una plataforma autónoma de despegue altamente significativa cuando crecen en un ambiente de pastizal. Debe considerarse además la distribución de los conos en el dosel del árbol, la cual resulta dependiente de la edad, siendo más homogénea en individuos jóvenes y más concentrada en la parte alta de la copa en árboles más viejos (Nathan & Ne'eman, 2000). Estudios de análisis de sensibilidad de los factores que afectan la distancia de dispersión mostraron que las condiciones del viento son mucho más importantes que los principales factores biológicos a la hora de determinar la forma de las curvas de dispersión en esta especie (Nathan et al., 2001).

El pino de Aleppo muestra una correlación negativa significativa entre la tasa de liberación de semillas y la humedad relativa, y una correlación positiva con la temperatura (Nathan et al., 1999; Thanos & Daskalaku, 2000). En Israel (dentro de su área nativa de distribución) la liberación de semillas se encuentra sincronizada con eventos cortos, temporalmente predecibles, de condiciones ambientales secas, llamados Sharav, que se producen durante la primavera y el otoño (Nathan & Ne'eman, 2004; Nathan & Ne'eman, 2000). El patrón de liberación de semillas en

condiciones de clima seco y cálido se repite a lo largo del rango nativo de la especie, en regiones como España, el norte de África, Francia, Italia y Grecia (Ayari et al., 2011; Girard et al., 2012; Nathan et al., 1999; Saracino et al., 1997; Tapias et al., 2001; Thanos & Daskalaku, 2000). Debido a que la dispersión a larga distancia depende de la ocurrencia de fuertes vientos, la sincronización de la liberación de semillas con estos eventos climáticos constituye un importante mecanismo de expansión para el pino de Aleppo (Nathan & Ne'eman, 2000).

La estrategia de liberación de semillas en condiciones de clima seco, cálido y ventoso se denomina xeriscencia (Nathan et al., 1999; Ne'eman et al., 2004). El pino de Aleppo cuenta, además, con otra estrategia denominada piriscencia, que consiste en la liberación masiva de semillas inducida por condiciones de fuego (Lamont et al., 1991). La piriscencia y la xeriscencia exhiben diferentes patrones temporales. Dado que los árboles adultos en general no sobreviven al fuego, la piriscencia suele ocurrir una sola vez en la vida del individuo. La xeriscencia, en cambio, ocurre periódicamente, durante eventos de clima cálido y seco. Desde una perspectiva evolutiva se trataría de dos mecanismos complementarios que aumentan las chances de encontrar condiciones favorables en tiempo y espacio para el establecimiento (Nathan & Ne'eman, 2004).

Nathan & Ne'eman (2004) sugieren que la relación entre xeriscencia y dispersión a larga distancia no estaría limitada a la Cuenca del Mediterráneo, sino que sería de carácter general. De hecho, la cronología de liberación de semillas en la región de estudio de esta tesis mostraría semejanzas con la informada para la especie dentro de su rango nativo de distribución, concentrándose en los meses de verano, cuando se dan condiciones de altas temperaturas y baja humedad. Los picos de liberación ocurren así con una frecuencia anual, excepto en condiciones de fuego (Zalba et al., 2009; Cuevas, 2010).

Aunque se cuenta con pocos datos debido a las dificultades prácticas antes mencionadas, existe evidencia indirecta de eventos de dispersión a larga distancia en *P. halepensis*. En Francia y en Israel, por ejemplo, se han encontrado individuos a 95 metros de distancia de los árboles más cercanos (Nathan et al., 2000). Un modelo mecanicista de dispersión de semillas por viento aplicado al pino de Aleppo, predice que sólo dos de cada 1000 semillas alcanzarán distancias que superen 1 km (Nathan et al., 2001). No obstante, dada la gran producción de semillas en esta especie, aun una fracción tan pequeña podría resultar en un número considerable de semillas lejos

de los árboles parentales, causando efectos desproporcionados en las tasas de dispersión y afectando la dinámica de expansión de la invasión (Buckley & Freckleton, 2010). El inicio de la producción de semillas a una edad temprana, la producción anual masiva de conos, la presencia de serotinia y las pequeñas semillas dispersadas por el viento son importantes rasgos que determinan el carácter invasivo de *P. halepensis* (Lavi et al., 2005; Ne'eman et al., 2004).

Objetivos e hipótesis de este capítulo

En este capítulo se analiza el comportamiento del vector viento en el área de estudio durante los meses de liberación de semillas del pino de Alepo y su relación con la dispersión de la especie, y se discuten las posibles implicancias para el avance de la invasión. Se proponen para eso los siguientes objetivos e hipótesis:

1. Determinar si existe coincidencia entre la presencia del vector de dispersión y las condiciones ambientales necesarias para la liberación de las semillas de *P. halepensis*.

*El período en que se dan condiciones ambientales asociadas con la liberación de semillas de *P. halepensis* coincide con vientos intensos y frecuentes que podrían favorecer la dispersión, como ocurre en su área de distribución nativa.*

2. Analizar la distribución altitudinal de *P. halepensis* y discutir sus posibles implicancias sobre los eventos de dispersión a larga distancia, de acuerdo con los vientos predominantes.

Materiales y métodos

Para caracterizar el viento se obtuvo información de estaciones meteorológicas presentes en la región. Se seleccionó la ubicada en proximidades de la localidad de Villa Ventana, por contar con la serie temporal más larga y por su cercanía al sitio de estudio. Los datos fueron provistos por la Bolsa de Cereales de Bahía Blanca, a través del contacto y la colaboración de la Dra. Verónica Gil (Departamento de Geografía y Turismo, Universidad Nacional del Sur).

Las variables consideradas fueron: velocidad promedio diaria del viento (km/h), dirección más frecuente diaria del viento (grados), máxima ráfaga de viento registrada en el día (km/h) y temperatura ambiental máxima registrada en el día (grados centígrados). La estación meteorológica se encuentra configurada para tomar registros a partir de sus sensores una vez por minuto (es decir, 1440 registros por día). Esta información se promedió de manera de obtener un dato diario para la velocidad del viento. Se analizaron los datos correspondientes al periodo comprendido entre el 1 de noviembre de 2016 y el 31 de agosto de 2021, sumando un total de 1270 registros diarios. La dirección del viento se dividió en dieciséis categorías según la siguiente clasificación: norte (N), 348.75- 360 y 0- 11.25 grados; nor-noreste (NNE), 11.25- 33.75 grados; noreste (NE), 33.75- 56.25 grados; este-noreste (ENE), 56.25- 78.75; este (E), 78.75- 101.25 grados; este-sudeste (ESE), 101.25- 123.75 grados; sudeste (SE), 123.75- 146.25 grados; sud-sudeste (SSE), 146.25- 168.75 grados; sur (S), 168.75- 191.25 grados; sud-sudoeste (SSO), 191.25- 213.75 grados; sudoeste (SO), 213.75- 236.25 grados; oeste-sudoeste (OSO), 236.25- 258.75 grados; oeste (O), 258.75- 281.25 grados; oeste-noroeste (ONO), 281.25- 303.75 grados; noroeste (NO), 303.75- 326.25 grados; nor-noroeste (NNO), 326.25- 348.75 grados. Para la dirección del viento se consideró la moda, es decir la dirección más frecuente por día, y no se tomaron en cuenta las muestras con velocidad cero. Los registros que por algún motivo no contaban con información para alguna de las variables de interés fueron descartados del análisis.

De acuerdo a un trabajo previo realizado en el área de estudio, los conos de *P. halepensis* comienzan a abrirse a una temperatura media de alrededor de 20 °C. La cantidad de semillas liberadas aumenta con la temperatura y la liberación ocurre mayormente entre los meses de noviembre a marzo, con picos durante enero (Cuevas, 2010). Es por ello que se aplicaron filtros de temperatura a los datos: días con temperaturas máximas mayores a 20 °C (n = 425), entre 20 y 30 °C (n = 92) y

mayores a 30 °C (n = 102). Además, se consideraron en el análisis sólo los meses de liberación de semillas (desde noviembre a marzo inclusive) que resultan los de menor humedad relativa (Ithurrt, 2015).

Para analizar la distribución altitudinal de la especie en el área se utilizaron datos de 9454 individuos talados como parte de la estrategia de control dentro del PPET (ver Capítulo 2 de esta tesis). Las acciones de manejo de referencia se organizaron de manera de comprender todos los ambientes presentes en la reserva (valles, laderas y cumbres), cortando todos los individuos detectados en las áreas recorridas, independientemente de su tamaño, posición topográfica, etc. Es por ello que, para este análisis, se asume que la distribución de los árboles talados es representativa de la distribución de la especie en el área de estudio. Mediante QGIS (versión 3.4.9. QGIS Development Team, 2018) se mapeó la ubicación de los árboles y usando un modelo de elevación digital se determinó la altitud de cada uno de ellos. Se construyeron categorías de altitud de manera de cubrir todo el rango presente en el área de estudio (que va desde alrededor de los 300 m s.n.m hasta los 1234 m s.n.m. en su pico más alto -Cerro Tres Picos-) según [<450 m s.n.m.], [450-550 m s.n.m.], [550-650 m s.n.m.] y [>650 m s.n.m.] y se determinó la proporción de árboles en cada categoría. Considerando la altitud a la que se encontraba cada pino y la altitud máxima y mínima del terreno en un radio de 500 m alrededor del árbol, se generó un índice de exposición (IE) para cada individuo según:

$$\text{IE: } 1 - \frac{(\text{Altitud máxima} - \text{Altitud del árbol})}{(\text{Altitud máxima} - \text{Altitud mínima})}$$

Este índice toma valores entre 0 y 1 y representa la posición relativa del pino con respecto al rango altitudinal del terreno circundante. Valores cercanos a 1 corresponden a pinos ubicados en sitios elevados cercanos al máximo altitudinal del terreno circundante. Esta situación fue considerada de máxima exposición. Valores cercanos a cero se refieren a pinos ubicados en zonas bajas respecto del terreno circundante, considerados de baja exposición. En base al índice de exposición se determinó la proporción de árboles en distintas categorías: 0 - 0.25 (baja exposición), 0.25 - 0.50 (exposición intermedia baja), 0.50 - 0.75 (exposición intermedia alta) y 0.75 - 1 (exposición alta).

Las principales direcciones se caracterizaron mediante gráficos de rosa de los vientos utilizando tanto la velocidad promedio como las máximas ráfagas diarias, por considerarse éstas especialmente relevantes para eventos de dispersión a larga de distancia.

Todos los análisis y gráficos fueron realizados usando R (R-Core-Team, 2019) y los paquetes *ggplot2* (Wickham, 2016), *scales* (Wickham, 2012), *sp* (Bivand et al., 2008), *raster* (Hijmans et al., 2015), *rgdal* (Keitt, 2010), *lattice* (Sarkar, 2008) y *plyr* (Wickham, 2011).

Resultados

El máximo valor de velocidad diaria promedio del viento para los datos considerados fue 44,71 km/h, durante el mes de julio de 2017. En los meses de verano el máximo valor registrado fue 34.9 km/h, en diciembre de 2016. Las ráfagas de viento alcanzaron valores máximos de 119 km/h cuando se consideraron los datos anuales (junio de 2017), y 95 km/h para los periodos de liberación de semillas (diciembre de 2016). Las direcciones promedio de los vientos cubrieron casi la totalidad de la circunferencia, con menor representación de las direcciones NNO, N y NNE (39.59° a 340.86°). Los valores de temperatura máxima diaria promedio tuvieron extremos de 2.7°C (julio de 2017) y 38.2°C (febrero de 2018).

Cuando se grafica la velocidad media mensual del viento y el promedio de las máximas ráfagas registradas por mes, las velocidades más altas se observan durante los meses de junio y julio (Figura 3.1). Sin embargo, es muy poco probable que durante esta época pueda haber semillas disponibles para la dispersión. En cambio, las altas velocidades, tanto promedio como de ráfagas, en los meses de noviembre y diciembre podrían tener implicancias para la dispersión a larga distancia del pino de Alepo en el área.

Las temperaturas promedio más altas ocurren durante el mes de enero, seguido por los meses de diciembre y febrero (Figura 3.2).

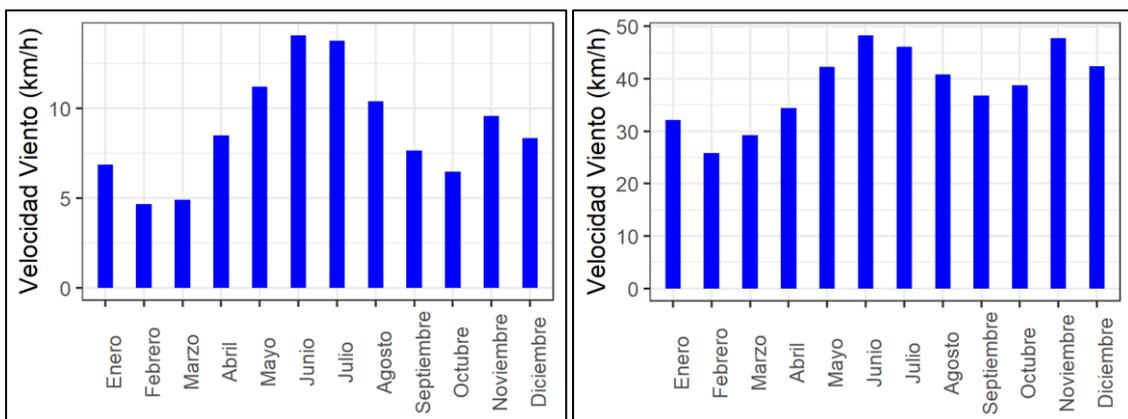


Figura 3.1. Variación mensual de la velocidad promedio del viento (izq.) y de las máximas ráfagas de viento (der.) en la estación meteorológica de Villa Ventana, Sierras Australes Bonaerenses. Período comprendido entre 2016 y 2021.

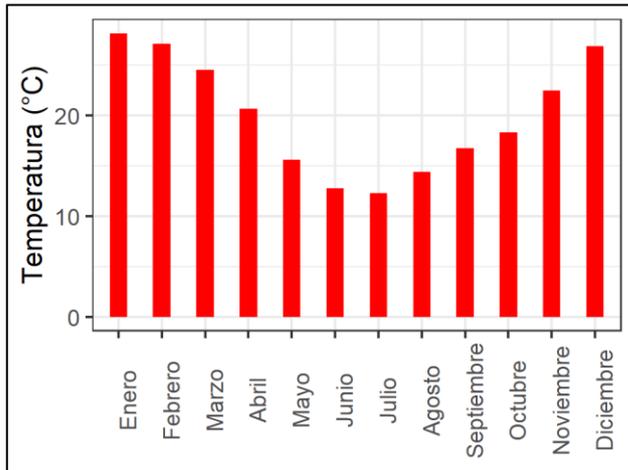


Figura 3.2. Variación mensual de la temperatura ambiental máxima en la estación meteorológica de Villa Ventana, Sierras Australes Bonaerenses. Período comprendido entre 2016 y 2021.

A lo largo del año, los vientos más frecuentes provienen de la dirección oeste-noroeste (ONO, 15.3% de los datos), seguidos por la dirección sudoeste (SO, 14.3% de los datos; Figura 3.3). Las direcciones norte (N) y nor-noreste (NNE) no se encuentran representadas de acuerdo a estos datos para los vientos en la región de estudio.

Cuando se consideran sólo los registros de los meses de verano, se mantienen las direcciones más frecuentes en todos los rangos de temperatura analizados (Figura 3.4). La prevalencia de la dirección ONO es aún más notoria cuando sólo se examinan los datos con temperatura ambiental máxima mayor a 30 °C (27.5% de los datos; Figura 3.4. (c)).

Para los datos con temperaturas iguales o mayores a 20 °C el máximo valor de velocidad media diaria del viento fue 34.9 km/h y la máxima ráfaga diaria registrada fue de 95 km/h, ambos durante diciembre. Las direcciones de los vientos en este rango de temperaturas toman valores entre 45.7 a 319.6 grados, sin representación de las direcciones nor-noroeste (NNO), norte (N) y nor-noreste (NNE).

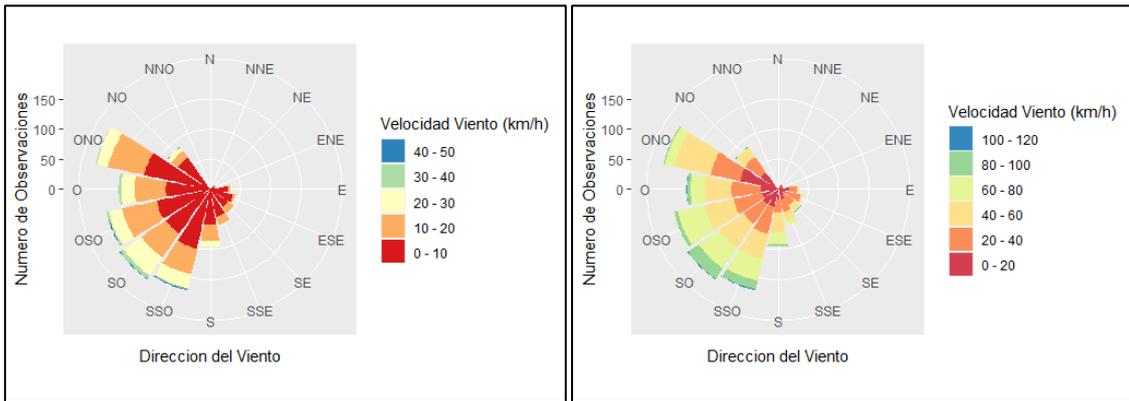
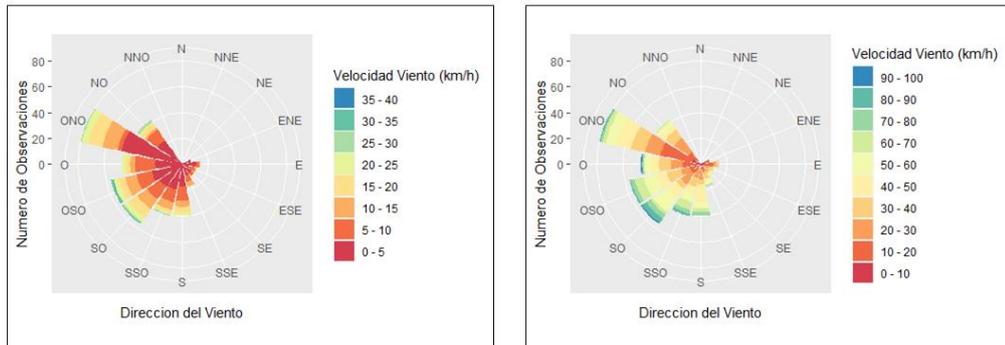
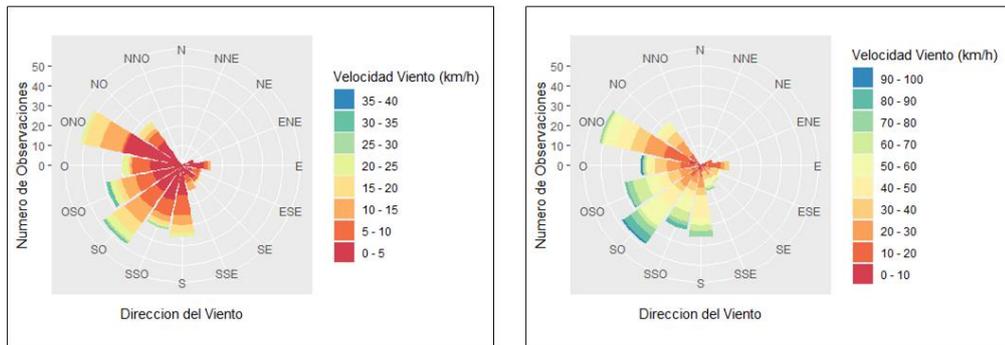


Figura 3.3. Rosa de los vientos para los datos anuales de la región de Villa Ventana. Izq.: dirección y velocidad promedio del viento agrupada de 0 a 50 km/h en intervalos de 10 km/h. Der.: dirección y velocidad de máximas ráfagas de viento agrupada de 0 a 120 km/h en intervalos de 20 km/h.

(a) Temperatura mayor o igual a 20 °C



(b) Temperatura entre 20 y 30 °C



(c) Temperatura mayor a 30 °C

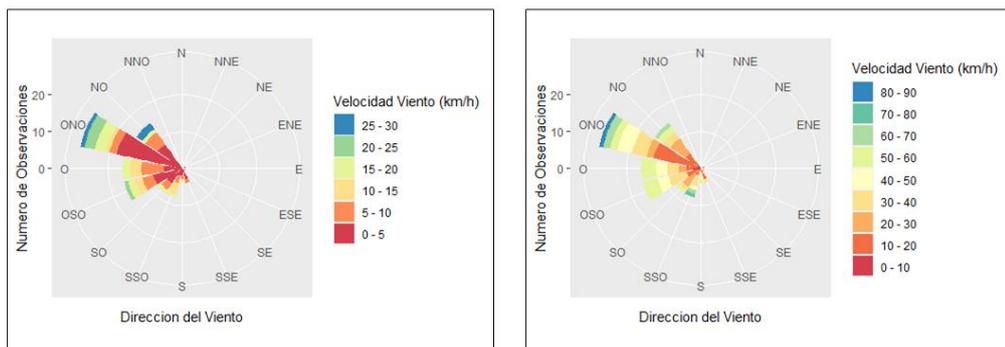


Figura 3.4. Rosa de los vientos de la región de Villa Ventana para datos durante la época de liberación de semillas de *Pinus halepensis* (noviembre a marzo). Izq.: dirección y velocidad promedio del viento. Der.: dirección y velocidad de máximas ráfagas de viento. (a) Días con temperaturas mayores o iguales a 20 °C. (b) Días con temperaturas entre 20 y 30 °C. (c) Días con temperaturas mayores a 30 °C.

Los árboles analizados se distribuyeron desde los 336 hasta los 1091 m s.n.m., con una media de 509.7 m s.n.m. y una moda de 504 m s.n.m. (Figura 3.5, A). El índice de exposición varió entre 0.04 y 1, con una media de 0.49 y una moda de 0.55 (Figura 3.5, B). El 17.4% de los individuos se encontraba creciendo por encima de los 550 m s.n.m. y el 8% alcanzaba altitudes mayores a 650 m s.n.m. (Figura 3.6, A). El 47% de los individuos obtuvo índices de exposición iguales o mayores a 0.5. (Figura 3.6, B). Las categorías de altitud que presentaron mayor proporción de exposición alta ($IE \geq 0.75$) fueron [450-550 m s.n.m.] y [>650 m s.n.m.] con 7.3% y 10.3% respectivamente (Figura 3.7).

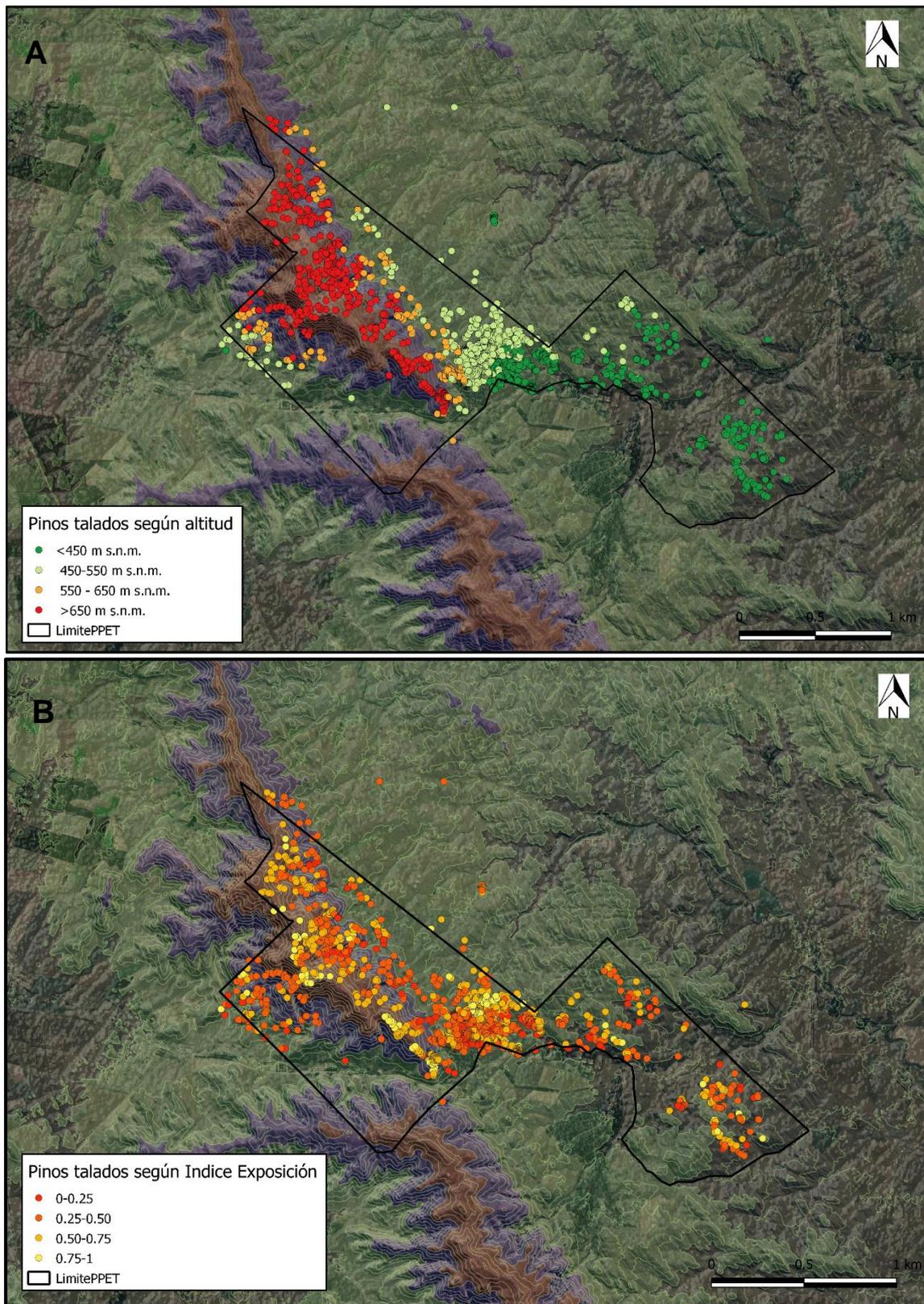


Figura 3.5. Mapas topográficos con la ubicación de 9454 individuos de *Pinus halepensis* talados como parte de una estrategia de control en el Parque Provincial Ernesto Tornquist. A) De acuerdo a categorías de altitud del lugar en el que crecían, B) de acuerdo al índice de exposición del lugar en el que crecían.

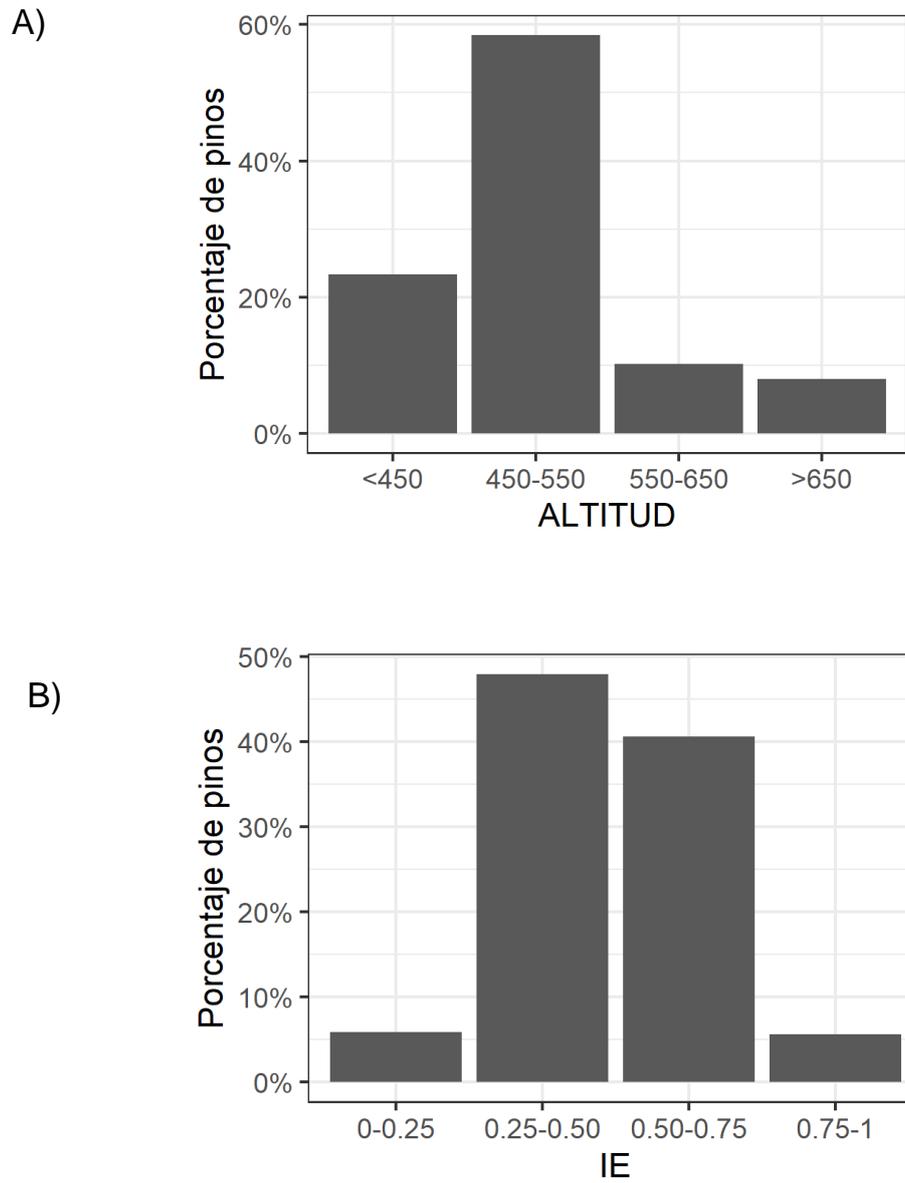


Figura 3.6. Distribución porcentual de 9454 individuos de *Pinus halepensis* talados como parte de una estrategia de control en el Parque Provincial Ernesto Tornquist, según categorías de altitud(A) y de acuerdo a su índice de exposición (B)

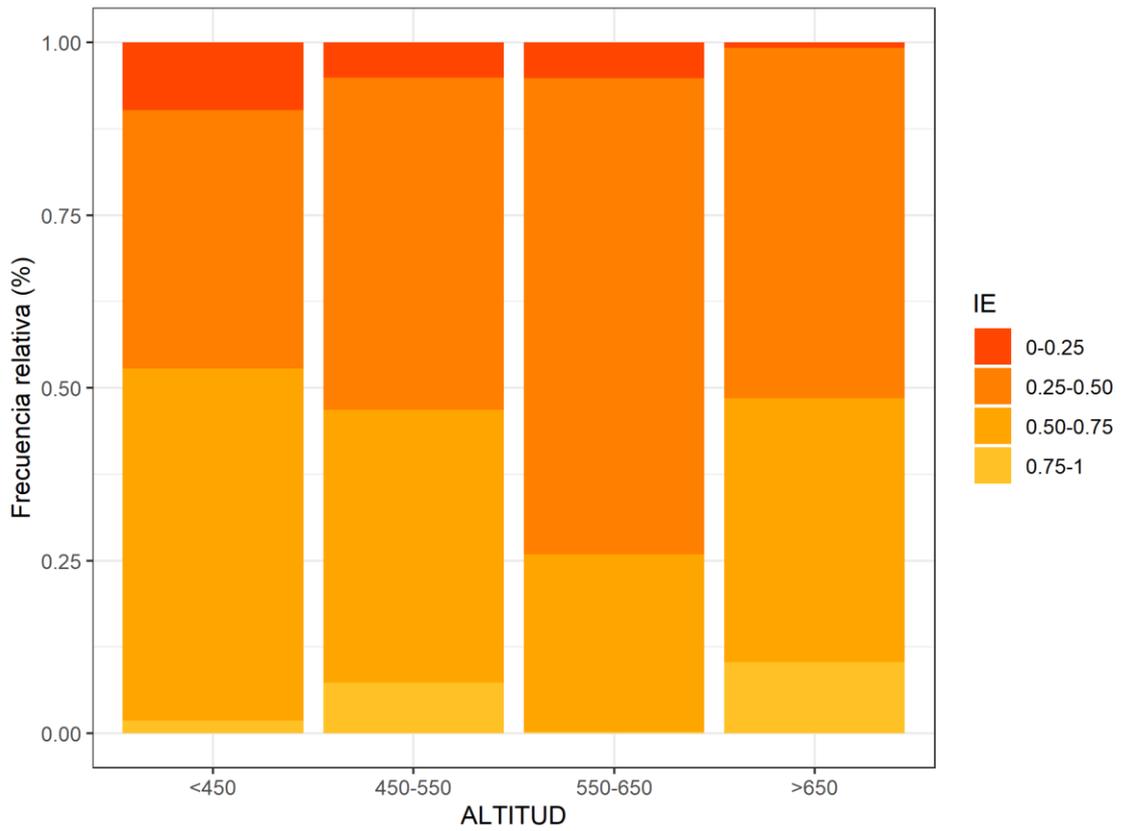


Figura 3.7. Frecuencia de 9454 individuos de *Pinus halepensis* talados como parte de una estrategia de control en el Parque Provincial Ernesto Tornquist, según categorías de índice de exposición (IE) en cada rango de altitud. La frecuencia relativa se indica como proporción del total de pinos en cada categoría establecido como 1.

Discusión

La prevención, detección temprana y acción precoz se destacan como las estrategias más efectivas para el manejo de las invasiones biológicas y, a la vez, suelen ser las más simples y económicas (Foxcroft et al., 2017; Leung et al., 2012; Wittenberg & Cock, 2001; Ziller et al., 2007). El manejo de vectores y rutas de dispersión ha sido señalado como una alternativa eficiente para evitar la expansión de plantas invasoras (Brancatelli & Zalba, 2018; Lodge et al., 2006); sin embargo, el viento representa un desafío particular por sus características variables y por tratarse de un vector ubicuo.

En este capítulo de la tesis la caracterización del vector permitió comprobar que la época de liberación de semillas de *P. halepensis* coincide con condiciones apropiadas para la dispersión de la especie, apoyando la primera hipótesis. Los meses que presentaron mayores velocidades de viento (tanto promedio como ráfagas) dentro del período de liberación de semillas fueron noviembre y diciembre. Para la región donde el pino de Aleppo es originario, se ha reportado que la liberación de semillas se produce en condiciones de clima seco, cálido y ventoso, en general asociado a patrones temporales relativamente predecibles (Nathan & Ne'eman, 2000; Ne'eman et al., 2004; Saracino et al., 1997). En la región de estudio según un trabajo previo, la liberación de semillas se concentra aproximadamente en los meses de verano, cuando se dan condiciones de altas temperaturas y baja humedad. La cronología de liberación muestra que los árboles comienzan a liberar semillas en noviembre, presentando un pico agudo en enero y febrero, decayendo nuevamente hasta marzo (Cuevas, 2010). En coincidencia con estos picos de liberación, los meses con mayor temperatura promedio fueron diciembre, enero y febrero. Estos resultados podrían señalar al mes de diciembre como uno de los momentos del año más importante para la dispersión del pino de Aleppo en la región, por la coincidencia de fuertes vientos y altas temperaturas. Estos resultados concuerdan con lo expuesto por Nathan & Ne'eman (2004), que sugieren que la relación entre xeriscencia y dispersión a larga distancia sería una característica que se mantiene en la especie, más allá de su rango nativo.

Se detectaron algunas diferencias en el comportamiento del viento al considerar los datos de los meses de liberación de semillas del pino de Aleppo respecto de los datos de todo el año. La dirección predominante de los vientos durante los

meses de liberación de semillas es la oeste-noroeste (ONO). En un bosque de *P. halepensis* dentro del PPET, Cuevas (2010) observa que la principal dirección de expansión por fuera de la plantación es hacia el sudeste. Es decir, que las semillas liberadas por los adultos reproductores serían dispersadas gracias a los vientos provenientes del noroeste y depositadas a sotavento del bosque. De esta manera el frente de avance de la invasión se encontraría determinado por las direcciones predominantes del viento durante la liberación de las semillas.

Los resultados de este capítulo de la tesis indican que los pinos son capaces de crecer en sitios cuyas características topográficas y climáticas pueden considerarse apropiadas para los eventos de dispersión a larga distancia., El análisis de la distribución altitudinal de los pinos talados en tareas de control en el área de estudio muestra que casi el 18% de los individuos se encontraba por encima de los 550 m s.n.m. Estos árboles en altitudes elevadas resultan particularmente gravitantes para los eventos de dispersión a larga distancia, sobre todo si se encuentran en “sitios de despegue”, es decir, sitios expuestos a los vientos, sin vegetación alta u otros elementos del paisaje que puedan actuar como barrera para el movimiento de las semillas (Buckley et al., 2005). Alrededor de un 10 % de los árboles por encima de los 650 m s.n.m mostraron un índice de exposición muy alto ($IE \geq 0.75$), que corresponde mayormente a regiones de cumbre. Un porcentaje similar se observó en aquellos árboles ubicados entre los 450 y 550 m s.n.m., correspondiendo a zonas elevadas en los sectores de valles de pie de monte. La categoría de altitud [550-650 m s.n.m] muestra una nula proporción de árboles con índices de exposición alta. En esta categoría quedarían comprendidas gran parte de las laderas con pendientes marcadas, que presentan una exposición parcial, hacia una de las direcciones de acuerdo a la principal línea divisoria de aguas. En el índice utilizado este tipo de exposición resulta en valores intermedios.

La mayor distancia de dispersión reportada para *P. halepensis* es de 100 m en un ambiente de arbustal en Israel (Lavi et al., 2005), sin embargo, no se cuenta con información de la velocidad de viento con la cual se produce dicha dispersión. Según Isaac (1930), las semillas de *P. ponderosa* pueden recorrer distancias de hasta 152 m con vientos de 5.6 km/h y las de *P. monticola* alcanzan los 793 m con vientos de 20.88 km/h. La máxima velocidad de ráfaga de viento registrada en el período de este estudio durante los meses de liberación de semillas alcanzó los 95 km/h de dirección noroeste, mientras que el 24.9% de los datos presentó valores por encima de 50 km/h. Considerando esto, es lógico suponer que la intensidad de viento aquí descrita podría

colaborar en la expansión de la invasión de pino de Aleppo, favoreciendo los eventos de dispersión a larga distancia.

Si consideramos los factores biológicos, uno de los primeros pasos para la ocurrencia de eventos de dispersión a larga distancia es la expulsión de la semilla por encima del dosel de vegetación (Caplat et al., 2012a). El hecho de que la vegetación nativa del área esté compuesta, fuera de los árboles invasores, por una estepa gramínea, facilita aún más estos efectos de dispersión a larga distancia. Un pino de apenas dos metros de altura ya supera la escasa interferencia que representa una cobertura vegetal que no suele superar los 80 a 100 cm. Este paso no representaría así una dificultad para pinos adultos. Es decir que los individuos creciendo de forma aislada en este ambiente, tienen importantes posibilidades de dispersar semillas a larga distancia. Por otro lado, en *Pinus radiata* se encontró que los conos pueden alcanzar temperaturas hasta 15 °C más altas que la ambiental (Wyse et al., 2019). En el área de estudio la cantidad de semillas liberadas por mes aumenta de manera significativa con la temperatura media mensual (Cuevas, 2010). Podría suponerse que los individuos que crecen aislados se encuentran más expuestos a la radiación solar lo que podría provocar mayor liberación de semillas.

Aunque la mayor parte de las semillas se depositan en la vecindad de los árboles adultos (y hasta 24 m de distancia), algunas pueden llegar a desplazarse mucho más lejos (Nathan & Ne'eman, 2004). De acuerdo a un modelo de dispersión de semillas anemófilas aplicado al pino de Aleppo, se estima que el 0.2% de las semillas liberadas alcanzan distancias mayores a los 1000 m (Nathan et al., 2001). Si se considera esta como la distancia mínima para calificar un “evento de larga dispersión”, se puede calcular que de las aproximadamente 54000 semillas producidas anualmente por cada árbol (ver Capítulo 4 de esta tesis), unas cien serán dispersadas a larga distancia. Teniendo en cuenta que las tasas promedio de germinación y establecimiento en el área de estudio son de 0.21 y 0.14, respectivamente (ver Capítulo 1 de esta tesis), se esperaría que tres renovales por árbol por año se pudieran establecer a más de 1000 m de cada individuo parental. El 0.8% de los árboles talados durante las acciones de control de *P. halepensis* se encontraban creciendo en áreas por encima de 650 m s.n.m. y con índices de exposición superiores a 0.75, ambas condiciones que propician los eventos de dispersión a larga distancia (Ledgard, 1988). Se trata de 78 ejemplares que podrían haber contribuido con unos 234 individuos por año al avance a larga distancia de la invasión. Asumiendo que la

distribución de los árboles talados es representativa de la distribución de la especie en el área de estudio, puede considerarse esta estimación como factible. Se requiere complementar los resultados aquí expuestos con mediciones a campo de las distancias que recorren las semillas, así como modelar el proceso de dispersión del pino de Aleppo para la región con el fin de mejorar la comprensión de la dinámica de la invasión.

Los resultados de este capítulo de la tesis permiten proponer una serie de lineamientos para aumentar la eficacia de las acciones tendientes a controlar la invasión de *Pinus halepensis* en el área de estudio.

Concentrar las tareas de control de individuos reproductivos antes de los meses de noviembre y diciembre (momento de año en que coinciden fuertes vientos y altas temperaturas), podría colaborar para frenar la velocidad de expansión de la invasión.

Eliminar los núcleos poblacionales reproductivos de *P. halepensis* que se encuentran del lado noroeste de la reserva (es decir, la dirección predominante del viento) podría disminuir la cantidad de semillas que llegan al PPET, bajando así la probabilidad de establecimiento de nuevos focos de invasión. En particular las acciones de remoción deberían enfocarse en los árboles reproductivos establecidos en cumbres o laderas expuestas.

Debido a la visibilidad de las coníferas silvestres y a que sus patrones de propagación son relativamente predecibles, es posible tomar acciones para mitigar el efecto de estas invasiones. Sin embargo, cuando se trata de áreas montañosas o con difícil acceso, estas medidas pueden ser difíciles de aplicar (Ledgard, 2008). La construcción de índices de riesgo de propagación puede resultar útil para el manejo de invasiones en esos ambientes (Ledgard, 2001). Algunos de los elementos que se utilizan en dichos índices son la dirección de propagación (de acuerdo a direcciones predominantes de viento), la edad de producción de semillas, riesgos asociados con los sitios de despegue (cumbres, crestas y pendientes expuestas a vientos), impactos en áreas vulnerables, entre otros (Ledgard, 2008). Generar un índice de riesgo para *P. halepensis* a partir de los resultados presentados en este trabajo podría resultar una herramienta útil para el manejo de la invasión en el área.

En este capítulo de la tesis vimos cómo el viento es un agente idóneo para la dispersión de pinos invasores en las Sierras Australes Bonaerenses, incluso a través

de saltos de dispersión a larga distancia. En el próximo capítulo se desarrolla un modelo poblacional para *P. halepensis*, integrando los resultados obtenidos hasta aquí y se evalúa el comportamiento esperado para la invasión frente a distintos disturbios y escenarios de manejo.

CAPÍTULO 4

Modelo demográfico para *Pinus halepensis* en las Sierras Australes Bonaerenses



Introducción

El manejo de las invasiones biológicas

La erradicación de una especie exótica invasora en la mayoría de casos resulta poco realista e incluso imposible de lograr debido a limitaciones logísticas o de presupuesto. Ya que la contención de la invasión suele ser la alternativa más viable, identificar estrategias óptimas para minimizar la propagación es de vital importancia (Buckley et al., 2005; Kerr et al., 2016). Distintos estudios se han centrado en determinar si el control resulta más eficiente si se concentra en individuos o pequeños núcleos periféricos o sobre el cuerpo principal de la invasión (Hui et al., 2012; Hulme, 2003; Maxwell & Ghera, 1992; Moody & Mack, 1988; entre otros). Las poblaciones periféricas juegan un papel más directo en la expansión de una población, actuando como nuevos focos de dispersión de propágulos, en tanto que las poblaciones centrales suelen contribuir menos a la dispersión espacial, a pesar de su importante contribución al crecimiento de la población (Caplat et al., 2014). Ambas estrategias se podrían aplicar de manera adecuada, incluso una combinación de éstas, dependiendo de las características específicas de la invasión (Buckley et al., 2005; Taylor & Hastings, 2004; Travis & Park, 2004). Además, la extensión espacial en la que se aplicará el manejo estará relacionada con la priorización de diferentes estrategias de control. Esto se debe a que la eficiencia de una estrategia para ralentizar o contener la propagación de una invasión dependerá, entre otras cosas, de la escala espacial y del contexto en el que se implemente. Reducir la propagación de una sola población podría no ser significativo si existen poblaciones adicionales sobre las que no se aplica el manejo. Esto puede resultar particularmente relevante cuando la invasión ocupa regiones que se encuentran bajo distintas administraciones (Caplat et al., 2014).

Comprender la demografía y la dinámica de propagación de una invasión es esencial para determinar el manejo óptimo, porque la dinámica de la invasión y el efecto de los esfuerzos de control sobre esa dinámica, determinan la extensión y los daños, presentes y futuros (Epanchin-Niell & Hastings, 2010). El modelado de invasiones biológicas resulta muy útil para este objetivo. Si bien los modelos matriciales simplifican gran parte de la complejidad inherente a este proceso, ofrecen claridad conceptual y permiten un diagnóstico rápido de la probabilidad de persistencia o de propagación de la invasión (Ezard et al., 2010; Lewis et al., 2016). Debido a su construcción estándar, a los estudios analíticos de perturbación y a las métricas

poblacionales dinámicas e interpretables, es posible realizar con ellos análisis comparativos, lo cual resulta de gran utilidad (Kerr et al., 2016). Estas herramientas permiten testear hipótesis sobre procesos clave o factores abióticos que afectan a la invasión y explorar las consecuencias de diferentes estrategias de manejo antes de realizar pruebas de campo que resultan costosas e insumen mayor tiempo (Buckley et al., 2003). La elección entre modelos requerirá determinar qué características son las más apropiadas para la invasión específica que se considera. Los criterios en general se relacionan con la capacidad de los modelos para representar características relevantes de la invasión, manteniendo la simplicidad (Epanchin-Niell & Hastings, 2010).

Modelos demográficos

Conocer las variaciones en los parámetros poblaciones resulta fundamental para comprender fenómenos ecológicos como la disminución de especies en peligro de extinción, la expansión de organismos invasores o la propagación de patógenos (Gurevitch et al., 2016; Treurnicht et al., 2016). Desarrollar una comprensión cuantitativa de los factores que afectan el crecimiento, la supervivencia y la fecundidad de una determinada población puede ser clave en el desarrollo de estrategias de manejo más eficientes (Buckley et al., 2004, 2003). En particular, el desarrollo de herramientas predictivas que permiten la toma de decisiones basada en información se ha vuelto fundamental para el manejo efectivo de especies invasoras. En las últimas dos décadas los modelos ecológicos han mejorado la comprensión acerca de los impulsores y de los impactos clave de las invasiones, permitiendo simular de manera efectiva condiciones y procesos que podrían ser difíciles o incluso imposibles de entender de otra manera (Buchadas et al., 2017; Neubert & Caswell, 2000).

Una de las herramientas más ampliamente utilizadas para obtener información de datos demográficos son las matrices de proyección poblacional (Ehrlén & van Groenendael, 1998; Sebert-Cuvillier et al., 2007; Shefferson et al., 2021; Van Mantgem & Stephenson, 2005). Los modelos matriciales detallan los procesos demográficos al describir el ciclo de vida completo de los organismos y permiten identificar qué etapas de transición o parámetros subyacentes tienen más probabilidades de impactar sobre el crecimiento de la población (Caplat et al., 2012b). Estas matrices representan poblaciones estructuradas, con pasos de tiempo discretos, en las que los individuos se clasifican en estadios que pueden representar clases de edad o de tamaño, etapas de

desarrollo o ubicaciones espaciales. Se asume que los individuos dentro de un estadio comparten el mismo valor en sus tasas vitales (Caswell, 2006).

El gráfico del ciclo de vida es un primer paso crítico en la construcción del modelo. Se trata de una representación gráfica de los estadios más relevantes en el desarrollo de la especie. Para poder aplicar los teoremas algebraicos a la matriz de transición, y obtener de este modo los estadísticos poblacionales de interés, el gráfico de ciclo vital tiene que describir adecuada y detalladamente la demografía de los organismos de la población analizada (Picó, 2002).

Las matrices poblacionales contienen dos tipos de datos. Por una parte, la probabilidad media de todos los individuos incluidos en una clase determinada de permanecer en la misma clase o de cambiar a otra clase dentro del intervalo de tiempo seleccionado. Por otra, la fecundidad media de todos los individuos de cada clase durante el mismo intervalo de tiempo (Picó, 2002). Los vectores de población se pueden multiplicar por las matrices e iterar en muchos pasos de tiempo para proyectar la dinámica de la población en el futuro (Reynolds et al., 2019). A través de operaciones matriciales se obtienen los vectores y valores propios asociados con la matriz (Caswell, 2001). Uno de los más importantes es la tasa de crecimiento poblacional (λ) que indica si la población aumenta ($\lambda > 1$), disminuye ($\lambda < 1$) o permanece constante ($\lambda = 1$) a lo largo del tiempo (Picó, 2002). *Lambda* es dependiente de las tasas vitales, es decir, de la supervivencia, el crecimiento y la reproducción, específicas de cada edad o estadio (Ehrlén & van Groenendael, 1998). Los análisis de perturbaciones (sensibilidad o elasticidad) permiten explorar el impacto sobre la tasa de crecimiento de la población de pequeños cambios en las tasas vitales subyacentes o transiciones de estado (Kerr et al., 2016). La sensibilidad es una medida directa de cuánto cambia la tasa de crecimiento de la población en respuesta a un pequeño cambio en cada tasa vital. La elasticidad mide cuánto cambia la tasa de crecimiento de la población debido a un cambio proporcional en cada tasa vital. La sensibilidad supone que un cambio pequeño y factible en una tasa vital es igualmente pequeño y factible para todas las demás, lo que puede no ser cierto si algunas tasas vitales se miden en diferentes escalas (Caswell, 2019; Cox et al., 2018). En muchos casos es más apropiado comparar la respuesta de λ a cambios proporcionales que a cambios absolutos (Ehrlén & van Groenendael, 1998). Este tipo de información permite, por ejemplo, identificar estadios críticos en el ciclo de vida de la especie de interés y concentrar allí los esfuerzos (Ehrlén & van Groenendael, 1998) de manera de lograr la

respuesta poblacional deseada con mayor facilidad o menor costo (Hodgson & Townley, 2004).

En las proyecciones determinísticas de los modelos matriciales no se considera la denso-dependencia ni la estocasticidad ambiental; es decir que las tasas vitales y, por lo tanto, los elementos de la matriz no cambian de un paso de tiempo a otro. En estas condiciones cualquier población alcanzará eventualmente una estructura estable de edades, en la cual el número relativo de individuos en cada estadio no cambia, y una tasa de crecimiento geométrico estable igual al autovalor dominante $\lambda_{\text{máx}}$ (Caswell, 2001). Estas dinámicas estables a largo plazo se denominan “dinámicas asintóticas”. Las dinámicas a corto plazo, que ocurren antes de que se alcance este estado estable, se denominan “dinámicas transitorias” (Morris & Doak, 2002) y varían según el vector de población inicial. Si hay una sobrerrepresentación de individuos en etapas con alta supervivencia y/o fertilidad, entonces la población crecerá más rápido que la tasa estable. A esto se le llama “amplificación”. Si hay una sobrerrepresentación de individuos en etapas con baja supervivencia o fertilidad, entonces la población crecerá más lentamente que la tasa estable, lo cual se denomina “atenuación”. Para que sea posible comparar, se utilizan índices estandarizados que permiten estimar el tamaño poblacional en un determinado punto de tiempo. Cada índice describe cuánto más grande o más pequeña es la población no estable en un cierto punto a lo largo de la proyección de la población, en relación con la densidad de una población equivalente iniciada en la estructura de la etapa estable. Los índices transitorios se denominan *reactividad e inercia* (Stott et al., 2012b)

La asunción de que las tasas vitales permanecen fijas durante años o décadas en general no representa lo que ocurre en las poblaciones silvestres. Las tasas vitales pueden cambiar debido a la estocasticidad ambiental, que incluye una variedad de situaciones, como cambios en el clima o eventos climáticos extremos, brotes de enfermedades, variaciones en la disponibilidad de recursos, cambios en la intensidad de la predación o del parasitismo, etc. Si las tasas vitales cambian cada año, entonces la matriz también cambia, y para reflejar esta situación se requieren desarrollar una proyección poblacional estocástica (Fujiwara & Takada, 2017; Pfister & Stevens, 2003).

Componentes clave del ciclo de vida del pino de Aleppo

El pino de Aleppo presenta una marcada adaptación a gran variedad de tipos climáticos y ecológicos. Esta plasticidad, sumada a los cortos períodos juveniles, la

producción anual masiva de semillas y su estrategia de dispersión, que incluye eventos de dispersión anemófila a larga distancia, como se describió en el capítulo anterior de esta tesis, son los rasgos principales que determinan la capacidad invasiva de *P. halepensis* en el hemisferio sur (Higgins & Richardson, 1998; Richardson, 2000). La reproducción de esta especie se puede describir como una estrategia dual, con conos seróticos que se abren en respuesta a los incendios y conos no seróticos que se abren regularmente, en ausencia de fuego. Así, una parte de sus semillas se acumula en el dosel por largos períodos de tiempo, mientras que el resto se libera con regularidad, aún en ausencia de incendios (Goubitz et al., 2004; Nathan et al., 1999; Nathan & Ne'eman, 2004). En situaciones de invasión el balance entre una liberación constante de semillas y una lluvia particularmente intensa luego de incendios podría marcar una diferencia relevante en el éxito de colonización (Cuevas, 2010). El porcentaje de serotinia se relaciona no sólo con factores intrínsecos de los individuos, como la edad o altura del árbol; sino también con factores externos, como la densidad de individuos y la frecuencia de incendios (Goubitz et al., 2004; Nathan et al., 2000; Ne'eman et al., 2004). En la región de estudio el porcentaje de conos seróticos alcanza un 72% en un bosque con árboles de entre 35-40 años en promedio (Cuevas, 2010). 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 (Goubitz et al., 2004). El fuego no solo promueve la liberación masiva de las semillas contenidas en los conos seróticos, sino que, además, con frecuencia 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; Rejmanek & Richardson, 1996). Los conos de *P. halepensis* requieren tres temporadas para madurar. Los conos de los grupos de edad más jóvenes se distinguen por su tamaño, color y posición a lo largo de la rama (Nathan et al., 1999). Los conos nuevos, polinizados durante la temporada en curso, son de color rojizo y se ubican en el extremo de las ramas superiores del dosel. Los conos inmaduros, ya fertilizados pero producidos durante la temporada anterior, son de color verde y se ubican en las ramas por debajo de las anteriores. Los conos maduros, en su tercera temporada desde la polinización, presentan color marrón brillante y se ubican en las ramas por debajo de las que contienen conos verdes. Los conos seróticos suelen presentar color grisáceo (claro si son nuevos, apagado si son viejos; Verkaik & Espelta, 2006). Los conos en su segundo año de maduración resultan fáciles de contabilizar mediante la observación cuidadosa con binoculares (Daskalidou & Thanos, 1996). Ya que la cantidad de conos abortados entre la transición de conos verdes a conos marrones (maduros) es

despreciable (Espelta et al., 2011) se puede obtener una buena estimación de la fertilidad mediante este conteo. La fructificación en esta especie es notoriamente abundante, con una producción media anual de semillas mayor a 15 mil por árbol (Nathan et al., 1999).

Una vez liberadas, la mayor parte de las semillas se deposita cerca del árbol parental (Nathan & Ne'eman, 2000). La duración del banco de semillas del suelo en bosques de *P. halepensis* en su rango nativo de distribución es efímera en comparación con la del banco de semillas del dosel (Daskalidou & Thanos, 1996; Izhaki et al., 2000). En la región de estudio las semillas en el suelo permanecen viables por menos de un año (Cuevas, 2010), aunque en esta tesis se observó una proporción muy baja de semillas que germinaron en su segunda temporada (ver Capítulo 1). No requieren estratificación para germinar ya que presentan un ritmo endógeno que regula la germinación durante el otoño y el comienzo del invierno, tanto en su área nativa de distribución como en la región de estudio (Cuevas, 2010; Izhaki et al., 2000; Skordilis & Thanos, 1997; Thanos & Daskalidou, 2000). La capacidad germinativa en el pino de Aleppo se considera elevada, sin embargo, las condiciones de los primeros veranos suelen causar una alta mortalidad de plántulas (Thanos et al., 1996). Tanto la germinación como el establecimiento se encuentran influidos por la altitud y orientación de la ladera en sistemas montañosos (Brancatelli et al., 2021) y por la herbivoría (de Villalobos et al., 2011). El PPET cuenta con una población de caballos cimarrones cuya densidad fluctúa en el tiempo por diversas razones. En 1995 la densidad estimada era de 23 caballos/ha; en 2002 aumentó a 35 caballos/ha y en 2008 este número descendió a 9 caballos/ha (Scorolli, 2021). Estos herbívoros utilizan la mayor parte de la superficie de la reserva como área de actividad, incluido todo el gradiente de altitud, aunque su actividad se concentra particularmente en los valles de pie de monte (Alberto Scorolli, Universidad Nacional del Sur, com. pers.). Comparando el establecimiento del pino de Aleppo en áreas clausuradas a los grandes herbívoros frente a áreas bajo pastoreo intensivo de caballos cimarrones en el área de estudio, de Villalobos y colaboradores (2011) encontraron mayor porcentaje de emergencia y supervivencia en las áreas pastoreadas, indicando que la competencia con el estrato herbáceo podría condicionar el establecimiento de la especie en la región. La duración del período juvenil es variable. En su región nativa los árboles pueden comenzar a portar conos entre los cinco y los diez años (Ne'eman et al., 2004; Skordilis & Thanos, 1997; Thanos & Daskalidou, 2000), mientras que casi la totalidad de la población alcanza la edad

reproductiva entre los 12 y los 20 años de edad (Thanos & Daskalaku, 2000). La mortalidad de individuos reproductores se supone baja (Troupin et al., 2006), excepto en eventos de fuego. En situaciones de incendios la mortalidad de adultos es muy variable, de acuerdo a la intensidad o severidad del fuego. La proporción de copa dañada, así como la de tronco quemado, suelen ser buenos indicadores fácilmente observables para determinar la mortalidad en estos casos (Rigolot, 2004). Se considera un árbol de vida relativamente corta, ya que rara vez excede los 90 años en la naturaleza (Ne'eman et al., 2011).

Objetivos e hipótesis de este capítulo

En este capítulo de la tesis se integran los resultados de los capítulos anteriores para desarrollar un modelo de matriz poblacional que describe la dinámica de *Pinus halepensis* en el área de estudio. A partir de este modelo se evalúa el comportamiento de la población frente a la herbivoría y a los incendios y en respuesta a diferentes opciones de manejo.

Los objetivos e hipótesis del capítulo son los siguientes:

1. Describir el proceso de invasión de *P. halepensis* mediante un modelo matricial organizado por etapas.

La dinámica poblacional de P. halepensis se representa adecuadamente con una matriz de Lefkovitch construida en base a los parámetros poblacionales estimados en esta tesis y resulta en tasas de crecimiento mayores a 1 en la fase de dinámica asintótica, aún para vectores de estructura inicial por edades de un único individuo, en consonancia con el comportamiento invasor de la especie en el área.

2. Identificar los estadios más sensibles para el manejo de la invasión.

La supervivencia del primer estadio adulto de la población presenta los valores más altos de sensibilidad del modelo debido a que es la primera fase del ciclo de vida con capacidad de producir semillas y se encuentra asociado con altos porcentajes de supervivencia.

3. Evaluar el proceso de invasión de *P. halepensis* a través de proyecciones que contemplen estocasticidad y eventos aleatorios.

La población de P. halepensis muestra una tendencia de incremento, aun considerando variabilidad estocástica en sus parámetros demográficos.

4. Evaluar el comportamiento esperado de la población de *P. halepensis* bajo diferentes condiciones ambientales y ante distintos escenarios de manejo.

4.a. Efecto de la topografía: el crecimiento de la población será mayor en las laderas orientadas al sudoeste a altitud media, de acuerdo a los resultados de esta tesis respecto de las variaciones en la germinación y el establecimiento de individuos en respuesta a esas variables.

*4.b. Efecto del pastoreo: el pastoreo aumenta la tasa de crecimiento poblacional de *P. halepensis* mediante un efecto indirecto al disminuir la competencia por reducción del estrato herbáceo, generando un efecto positivo sobre la germinación y el establecimiento de plántulas (de Villalobos et al., 2011).*

4.c. Efecto de los incendios: fuegos con una frecuencia media igual o mayor a uno cada siete años causan una disminución del crecimiento poblacional por reducir la porción reproductora de la población, mientras que incendios más espaciados incrementan la tasa de crecimiento por estimular la liberación masiva de semillas.

*4.d. Efecto de la remoción de árboles (control poblacional): en función de la alta capacidad de crecimiento poblacional de *P. halepensis* en el área de estudio, el umbral de remoción de individuos que provoca una inversión en la tendencia de crecimiento poblacional está por encima de un 50% de extracción de árboles adultos por año.*

4.e. Efecto combinado de acciones de control poblacional y fuegos naturales: dependiendo de su frecuencia, el fuego modula los efectos de la remoción de pinos adultos sobre la tasa de crecimiento poblacional, aumentando la eficiencia de las intervenciones cuando los incendios ocurren a intervalos menores de tiempo.

4.f. Efecto del control mediante fuegos prescritos: intervalos de quema prescrita menores a siete años causan la erradicación local de la especie por eliminar los ejemplares antes de que desarrollen la capacidad de liberar semillas.

Materiales y Métodos

Análisis demográfico

Para parametrizar el modelo se consideraron datos publicados de pino de Aleppo, así como los resultados de experimentos de campo realizados entre los años 2017 y 2021 como parte de esta tesis.

- (i) La producción anual de semillas se evaluó a través del conteo de conos verdes presentes en árboles ubicados en valles de pie de monte (entre 350 y 450 m s.n.m.). Los individuos se seleccionaron de acuerdo a la medida de su perímetro, a partir de la cual se calculó el diámetro y se adjudicó la edad de acuerdo al modelo construido en el capítulo 2 de esta tesis. Se estudiaron 20 árboles de entre siete y 14 años, 19 árboles de entre 15 y 23 años y 43 árboles de entre 24 y 60 años, sumando un total de 82 individuos. La relación entre el número de conos producidos y la edad de los árboles se analizó usando un modelo lineal generalizado (GLM) con una distribución binomial negativa (función link log) utilizando el logaritmo de la edad como variable predictora. De acuerdo a estudios previos (Cuevas, 2010) los árboles alcanzan una media de 103,9 (ES = 3.8) semillas por cono en el área de estudio. Utilizando esta información se calculó la fertilidad para cada clase.
- (ii) Las semillas retenidas en el dosel son aquellas contenidas en los conos seróticos, es decir la proporción de semillas que se liberan solo bajo condiciones de incendio (1-I). En ausencia de incendios consideramos que este valor es 0.72 (Cuevas, 2010). Tras la ocurrencia de eventos de fuego, el pino de Aleppo libera semillas desde ambos tipos de conos (seróticos y no seróticos) de forma masiva (Ne'eman et al., 2004; Thanos et al., 1996; Verkaik & Espelta, 2006). Por ello se asumió que en estas condiciones sólo el 3% de las semillas permanecían en el banco aéreo.
- (iii) La liberación de semillas (**I**) en cada evento de tiempo, sin ocurrencia de incendios, se calculó de acuerdo con la proporción de conos no seróticos producidos. Luego de un incendio, disminuye abruptamente el stock de semillas en el banco aéreo (Ne'eman et al., 2004; Thanos et al., 1996; Verkaik & Espelta, 2006).
- (iv) La capacidad de germinación (**g**) bajo distintas condiciones de altitud y orientación de la ladera se discutió en el capítulo 1. Se consideraron además las variaciones de acuerdo a la herbivoría (de Villalobos et al., 2011). La

germinación en condiciones posteriores a un incendio se definió de acuerdo a datos bibliográficos (Saracino et al., 1997). El porcentaje de supervivencia desde la emergencia hasta el año de vida (llamado aquí “establecimiento”, e) bajo distintas condiciones de altitud y orientación de la ladera se discutió en el capítulo 1, y también varía con la altitud y orientación de la ladera (Brancatelli et al., 2021). Se consideraron las variaciones en este parámetro de acuerdo a la herbivoría (de Villalobos et al., 2011). El valor de la tasa de establecimiento después de un incendio se obtuvo a partir de bibliografía (Daskalaku & Thanos, 2004).

- (v) La supervivencia de los estadios juveniles (sj_{1-7}) se definió de acuerdo a los resultados obtenidos en el capítulo 2 de esta tesis. Para el modelo demográfico se consideró que todos los individuos menores de siete años mueren en caso de ocurrir un incendio, es decir que la tasa de supervivencia de juveniles en condiciones de fuego es nula.
- (vi) Teniendo en cuenta que la mortalidad de individuos adultos frecuentemente resulta muy baja en los árboles en general, y en el pino de Aleppo en particular (Troupin et al., 2006), se determinó que la supervivencia anual de los adultos en ausencia de incendios (sa) es la misma que la observada en los dos últimos estadios juveniles, e igual para todas las clases de adultos. Se estimó una tasa general de mortalidad en diversas condiciones de fuego en base a datos bibliográficos (Rigolot, 2004).

Reglas de transición

En este modelo se utiliza un paso de tiempo correspondiente a un año, es por ello que para los estadios juveniles la tasa de permanencia es cero y todas las tasas son de crecimiento (supervivencia y transición de un estadio al siguiente). Para aquellos estadios que duran más de un año (adultos y semillas en el dosel) se aplicó una corrección en el cálculo de permanencia y crecimiento a partir de la supervivencia anual propia de cada estadio según lo propuesto por Bruce & Shernock (2002). La supervivencia de individuos dentro de cada estadio (P_i) puede calcularse a partir de la supervivencia anual para esas edades (p_i) y la duración del estadio (d_i) a través de la siguiente corrección:

$$P_i = \frac{1 - p_i^{d_i-1}}{1 - p_i^{d_i}} + p_i$$

Esto se debe a que la probabilidad de supervivencia anual se aplica a todos los individuos de cada año perteneciente al estadio excepto el último dado que serán los individuos que en el tiempo $t + 1$ pasarán a la siguiente categoría. Del mismo modo, la probabilidad de crecimiento o transición de un estadio a otro (G_i) es corregida de la siguiente manera dado que se aplica a los individuos del último año del estadio considerado:

$$G_i = \frac{P_i^{di}(1 - p_i)}{1 - P_i^{di}}$$

Se obtuvieron así las supervivencias completas para los adultos de cada clase y los valores de transición entre una clase y la siguiente.

Desarrollo del modelo

Todos los análisis y gráficos se realizaron utilizando R (R-Core-Team, 2019) y los paquetes: *survival* (Therneau, 2015), *survminer* (Kassambara et al., 2019), *ggplot2* (Wickham, 2016b) y *popdemo* (Stott et al., 2012a).

Proyecciones determinísticas

Asumiendo denso-independencia y un ambiente constante, se proyectó la dinámica poblacional a largo plazo (asintótica). Se realizaron proyecciones a 100 años, una simulando un estado de invasión incipiente a partir de un vector inicial con un solo individuo adulto en la clase 4 (llamado vector de colonización de aquí en adelante) y otra a partir de vectores iniciales con sobreabundancia de cada uno de los estadios.

Se analizó la dinámica transitoria (o dinámica a corto plazo) y se calcularon los índices de reactividad e inercia.

Se realizaron análisis de sensibilidad y elasticidad de la tasa de crecimiento estable en función de los parámetros poblacionales incluidos en el modelo. Se chequearon la primitividad, irreductibilidad y ergodicidad de las matrices.

Proyecciones estocásticas

A fin de considerar la posible variabilidad en los parámetros del modelo se construyeron 100 matrices por cada proyección tomando valores al azar de los parámetros demográficos dentro de su rango de variación y considerando una distribución normal de los datos. En cada paso de tiempo, se selecciona al azar una de

estas matrices. Se realizaron diez proyecciones a 100 años a partir del vector inicial de colonización para observar la tendencia en la dinámica poblacional y se calculó la tasa de crecimiento (λ) promediando las tasas de crecimiento por paso de tiempo sobre la base de 2000 iteraciones (función *stoch* del paquete *popdemo*). Se compararon los valores de λ respecto de los obtenidos en ausencia de estocasticidad.

Efecto de distintas condiciones ambientales sobre la dinámica poblacional

En base al modelo construido, se exploraron diferentes escenarios ambientales y de manejo a fin de poner a prueba las hipótesis planteadas. Para ello se realizaron proyecciones estocásticas a 100 años, con dos tipos de vectores iniciales: el vector de colonización ($n_0 = 0, 0, 0, 0, 0, 0, 0, 0, 0, 0, 0, 0, 1$); y el vector bosque ($n_0 = 6194767, 32, 73, 77, 50, 39, 23, 14, 34, 33, 62, 20$), que representa la estructura por edades observada, presentada en el capítulo 2 de esta tesis.

-Efecto de la topografía

Para evaluar el efecto de las variables topográficas sobre la población se generó una matriz para cada combinación de orientación de ladera y altitud, modificando los valores de germinación y establecimiento según los resultados obtenidos en el capítulo 1 de esta tesis. Esto es: para la orientación NE y altitud baja, germinación= 0.4225 y establecimiento= 0.0059; para la orientación NE y altitud media, germinación= 0.235 y establecimiento= 0.043; para la orientación NE y altitud alta, germinación= 0.1925 y establecimiento= 0; para la orientación SO y altitud baja, germinación= 0.05 y establecimiento= 0; para la orientación SO y altitud media, germinación= 0.1475 y establecimiento= 0.344 y para la orientación SO y altitud alta, germinación= 0.1425 y establecimiento= 0.088. Se utilizó el de colonización como vector inicial. Para cada situación se calculó la tasa de crecimiento y su varianza, la proporción de iteraciones en las que la población se encuentra extinta a los 100 años de la proyección y el número de individuos adultos a 50 años del comienzo de la proyección.

-Efecto del pastoreo

Para evaluar el efecto del pastoreo sobre la población se generaron dos matrices a partir de la matriz promedio (matriz con pastoreo y matriz sin pastoreo), modificando los parámetros de germinación y establecimiento de acuerdo con los resultados de de Villalobos y colaboradores (2011): germinación con pastoreo = 0.29,

germinación sin pastoreo = 0.20, establecimiento con pastorero = 0.50 y establecimiento sin pastoreo = 0.17. El estudio citado se llevó a cabo en dos pastizales de valles de pie de monte (aproximadamente a 350 m s.n.m.), uno de ellos sujeto al pastoreo intenso y continuo de una población de caballos cimarrones con una densidad aproximada de entre 9 y 11 animales/ ha (Scorolli, 2021), y otro clausurado al pastoreo por más de siete años. Se utilizó el vector inicial de colonización. Para cada situación se calculó la tasa de crecimiento y su varianza, la proporción de iteraciones en las que la población se encuentra extinta a los 100 años de la proyección y el número de individuos adultos a los 50 años de la proyección.

-Efecto de incendios

Para evaluar el efecto de las variaciones en la frecuencia de los incendios sobre la población se generó una matriz (matriz fuego) modificando los parámetros que serían afectados por incendios a partir de la matriz original (matriz promedio). Los parámetros que se modifican en situaciones de fuego son: semillas retenidas en dosel ($1-l = 0.03$); liberación de semillas ($l = 0.97$); germinación ($g = 0.65$); establecimiento ($e = 0.62$); supervivencia de juveniles ($sj_{1-7} = 0$); supervivencia de adultos ($sa = 0.31$). Se utilizó el vector bosque (estructura por edades observada) como vector inicial. La elección de la matriz que se usa en cada paso de tiempo se hizo a través de una matriz de Markov, que define las probabilidades de uso de cada matriz en función del estado previo. La ocurrencia de fuegos se incorporó mediante el término pF , que indica la probabilidad de transición entre una matriz promedio y una matriz fuego; y el término qF , que indica la probabilidad de transición entre una matriz fuego y otra matriz fuego. Los valores de pF considerados fueron: 0.3, 0.2, 0.14, 0.11, 0.09, 0.08, 0.07, 0.06 y 0.05 que corresponden a un incendio cada 3, 5, 7, 9, 11, 13, 15, 17 y 19 años en promedio, respectivamente. qF se fijó en 0.01, indicando una baja probabilidad de que haya un incendio en un determinado año si ya ocurrió uno en el año anterior. Para cada situación se calculó la tasa de crecimiento y su varianza (función *stoch* del paquete *popdemo*), la proporción de iteraciones en las que la población se encuentra extinta a los 100 años de la proyección (considerando como "población extinta" cuando la suma de los individuos de todos los estadios es cero) y el número de individuos adultos (es decir la suma de adultos 1, 2, 3 y 4) a los 50 años de la proyección. Se utilizó la mediana del número de adultos, ya que esta medida no resulta afectada por los valores extremos como sí ocurre con la media.

- Efecto combinado de pastoreo e incendios

Para evaluar el efecto del pastoreo junto con incendios a distintos intervalos de tiempo, se utilizó la matriz con los valores de germinación y establecimiento correspondientes a la situación con pastoreo ($g = 0.29$ y $e = 0.50$; de Villalobos et al., 2011) intercalando la matriz de fuego según la probabilidad pF . Se utilizó el vector bosque como inicial y $pF = 0.2, 0.11$ y 0.07 , que corresponden a intervalos de 5, 9 y 15 años en promedio respectivamente. La probabilidad de que ocurra un incendio si ya ocurrió el año anterior (qF) se mantuvo en 0.01. Para cada situación se calculó la tasa de crecimiento y su varianza, la proporción de iteraciones en las que la población se encuentra extinta a los 100 años de la proyección y el número de individuos adultos a los 50 años de la proyección.

- Efecto del control poblacional

Se consideró “control poblacional” a la remoción de individuos adultos de la población, representada por una disminución de la tasa de supervivencia de este estadio. Ya que la tasa de supervivencia de adultos en la matriz promedio es 0.97, para representar una remoción del 20% de árboles por año se consideró $sa = 0.77$; para la remoción del 50% anual de la población adulta, $sa = 0.47$ y para la remoción del 80%, $sa = 0.17$. Se generaron tres matrices en base a la matriz promedio, modificando este parámetro. En este caso se usó el vector inicial de bosque. Para cada situación se calculó la tasa de crecimiento y su varianza, la proporción de iteraciones en las que la población se encuentra extinta a los 100 años de la proyección y el número de individuos adultos a los 50 años de la proyección.

- Efecto combinado de control poblacional e incendios

Para evaluar el efecto del control poblacional junto con incendios a distintas probabilidades de ocurrencia, se utilizó una matriz con el valor de supervivencia de adultos correspondiente a una situación de remoción del 50% de los individuos cada año ($sa = 0.47$) intercalando la matriz de fuego según la probabilidad pF . Se utilizó el vector bosque como inicial y $pF = 0.2, 0.11$ y 0.07 , que corresponden a intervalos de 5, 9 y 15 años en promedio, respectivamente. La probabilidad de que ocurra un incendio si ya ocurrió el año anterior (qF) se mantuvo en 0.01. Para cada situación se calculó la tasa de crecimiento y su varianza, la proporción de iteraciones en las que la población se encuentra extinta a los 100 años de la proyección y el número de individuos adultos a los 50 años de la proyección.

- Efecto combinado de acciones de control poblacional, pastoreo e incendios

Para considerar juntos los efectos de la extracción de árboles adultos, la herbivoría y los incendios a distintos intervalos de tiempo, se generó una matriz con los valores de germinación y establecimiento correspondientes a la situación con pastoreo ($g = 0.29$ y $e = 0.50$; de Villalobos et al., 2011), el valor de supervivencia de adultos correspondiente a una situación de remoción del 50% de los individuos anualmente ($sa = 0.47$) y el resto de los parámetros se mantuvieron igual que en la matriz promedio. Esta matriz se intercaló con la matriz de fuego según la probabilidad pF . Se utilizó el vector bosque como inicial y $pF = 0.2, 0.11$ y 0.07 , que corresponden a intervalos de 5, 9 y 15 años en promedio respectivamente. La probabilidad de que ocurra un incendio si ya ocurrió el año anterior (qF) se mantuvo en 0.01. Para cada situación se calculó la tasa de crecimiento y su varianza, la proporción de iteraciones en las que la población se encuentra extinta a los 100 años de la proyección y el número de individuos adultos a los 50 años de la proyección.

- Efecto del control mediante fuegos prescritos

Para evaluar el efecto de quemas prescritas a distintos intervalos fijos de tiempo sobre la población se utilizaron la matriz promedio y la matriz fuego, ordenadas de acuerdo a una secuencia fija que indica el intervalo entre fuegos. Se analizaron quemas cada tres años, mediante la repetición de una secuencia de dos matrices promedio y una matriz fuego; cada cinco años, con una secuencia de cuatro matrices promedio y una matriz de fuego. Siguiendo la misma lógica, se proyectaron quemas cada 7, 9 y 11 años. En este caso se realizaron proyecciones determinísticas, utilizando el vector bosque como inicial. Para cada intervalo se calculó el número de individuos adultos a los 50 años de la proyección y el tiempo que tarda la población en extinguirse.

Resultados

Producción anual de semillas

El perímetro del tronco de los árboles seleccionados para estimar la producción de semillas varió entre 24 y 425 cm, los diámetros calculados a partir de estos valores se encuentran entre 7.6 y 135.3 cm y la edad adjudicada a cada árbol estuvo entre siete y 60 años. Los conos contabilizados variaron entre 0 y 1240. Los datos ajustaron bien a una distribución binomial negativa, por lo que se generó un GLM con esta distribución para el número de conos observados respecto de la edad (Figura 4.1). En base a este modelo, se calculó el número promedio de conos, su desvío estándar y el rango de variación según las clases de adultos definidas para el modelo. Considerando que el número promedio de semillas por cono es de 103.9 (ES = 3.8) (Cuevas, 2010), se estimó el número promedio de semillas, su desvío estándar y el rango de variación para cada clase (Tabla 4.1).

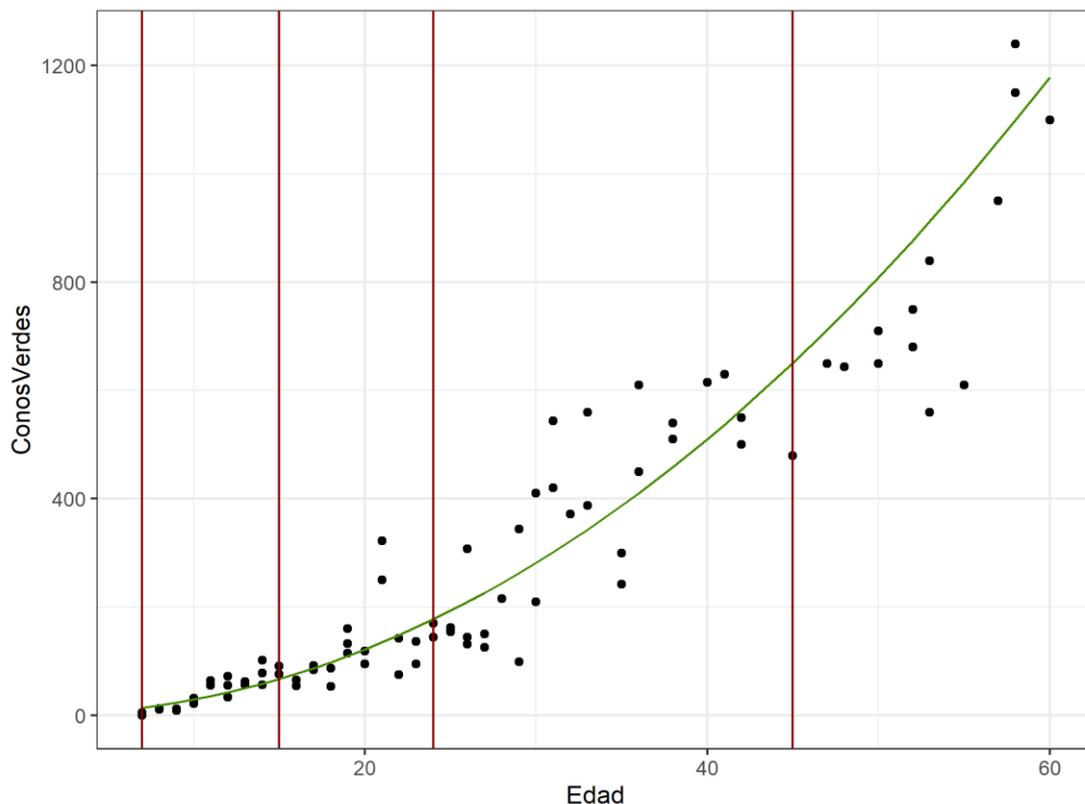


Figura 4.1. Relación entre el número de conos verdes y la edad de árboles de *Pinus halepensis* en valles de pie de monte de las Sierras Australes Bonaerenses. La línea verde indica los valores predichos según el GML con distribución binomial negativa construido. Las líneas rojas verticales indican las transiciones entre las distintas clases de Adultos.

Clase	N° promedio semillas	Desvío estándar	Mínimo	Máximo
Adulto1	3528.73	1624.79	1451.96	6073.04
Adulto2	11639.21	3402.60	7002.66	16923.68
Adulto3	39246.90	14348.54	18477.89	64579.31
Adulto4	162869.06	64466.68	67645.95	282939.99

Tabla 4.1. Número promedio, desvío estándar y número mínimo y máximo de semillas de *Pinus halepensis* estimadas para las clases de individuos adultos definidas para el modelo demográfico.

Gráfico de ciclo de vida y descripción de estadios

El diagrama del ciclo de vida construido para *P. halepensis* incluye doce estadios (Figura 4.2):

Semillas almacenadas en el dosel

Debido al fenómeno de serotinia que presenta la especie, parte de las semillas producidas anualmente por los individuos adultos permanecerán retenidas en el dosel (indicado con una flecha bucle en el diagrama del ciclo de vida, Figura 4.2). Ya que una vez que las semillas se liberan al ambiente, no son viables por más de un año (Cuevas, 2005), las semillas acumuladas en el suelo no se consideran como parte de un verdadero banco de semillas en el modelo.

Juveniles

En la zona de estudio los individuos más precoces comienzan su reproducción a los siete años de edad (Brancatelli et al., 2020). Las edades pre-reproductivas resultan particularmente sensibles a los factores de mortalidad y estas mortalidades varían entre ejemplares de distinta edad (Capítulo 2 de esta tesis), por ello se determinó dividir a los individuos no reproductores en siete estadios anuales. La etapa “Juvenil 1” se define desde la emergencia de la plántula hasta el año de edad. Siguiendo esta lógica, la etapa “Juvenil 7” incluye individuos desde los seis hasta cumplir los siete años de edad.

Adultos

A partir de las estimaciones del número de conos abiertos y cerrados de cada árbol talado como parte de la estrategia de control realizada dentro del Parque Provincial Ernesto Tornquist (Capítulo 2 de esta tesis), se realizó un análisis de fecundidad usando modelos lineales generalizados. Se consideró la probabilidad de tener conos como variable que define la transición entre el último estadio juvenil y el primer estadio reproductor; la probabilidad de tener conos abiertos para la transición entre el adulto reproductor y el adulto liberador de semillas; y la probabilidad de tener más de 50 conos abiertos para la transición hacia un adulto liberador masivo de semillas. A su vez, se decidió dividir esta última etapa en dos partes considerando las variaciones en la cantidad de conos asociadas con el aumento en el volumen de la copa a medida que los árboles crecen. Cada transición fue definida considerando el valor de la variable predictora (edad) en el cual la probabilidad predicha de transición fuese de 0.5.

Así, y de acuerdo con los resultados de este análisis, los individuos adultos fueron divididos en cuatro clases:

Adulto 1: incluye árboles desde los siete años de edad hasta los 14 inclusive. Los individuos en esta categoría pueden presentar conos, pero están cerrados (sólo se abrirían en condiciones de fuego).

Adulto 2: incluye árboles desde los 15 años de edad hasta los 23 inclusive.

Adulto 3: se considera liberador masivo de semillas. Incluye árboles desde los 24 años de edad hasta los 44 inclusive.

Adulto 4: se considera liberador masivo de semillas. Incluye árboles desde los 45 años de edad hasta los 90 años. Ya que el pino de Alepo rara vez vive más allá de este tiempo en la naturaleza (Ne'eman et al., 2011) y dado que se requiere un límite superior de supervivencia para poder realizar los cálculos matriciales, se determinó ésta como edad máxima para la especie de estudio.

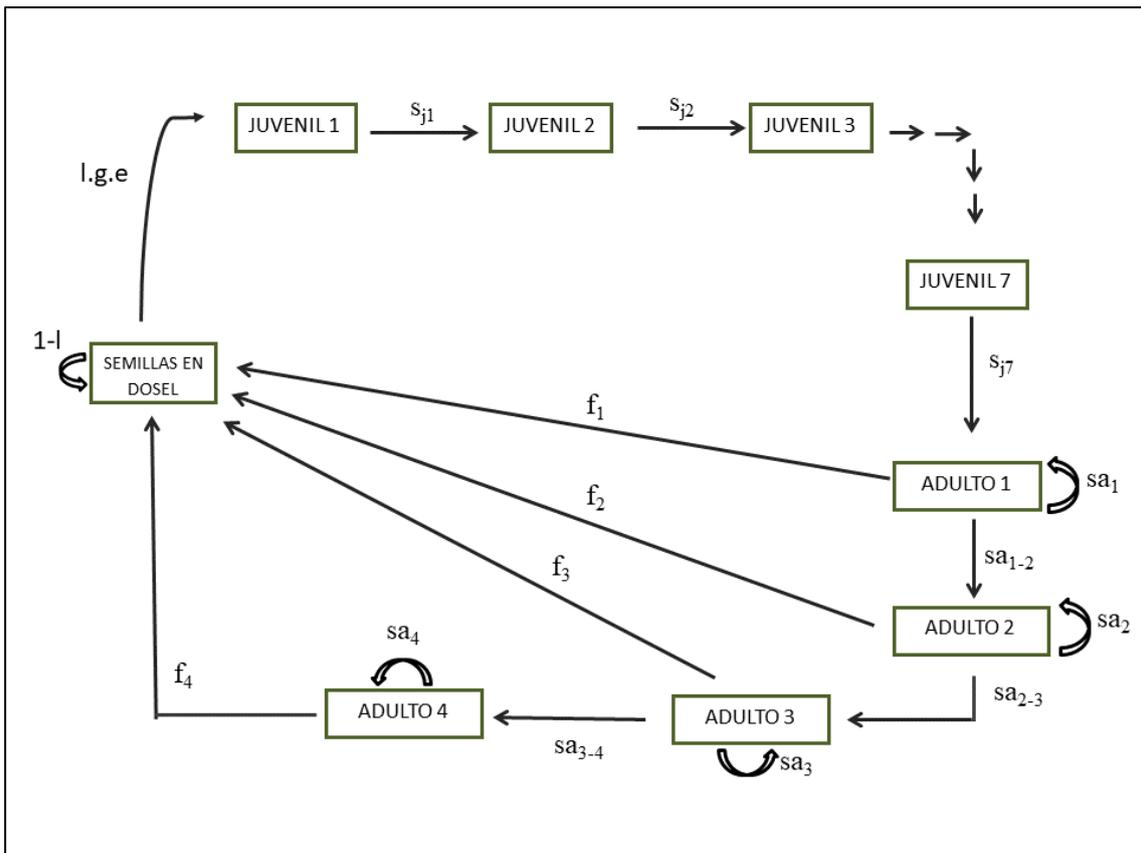


Figura 4.2. Diagrama del ciclo de vida y parámetros de transición para *Pinus halepensis*. Los Juveniles 4,5 y 6 no se muestran. Las transiciones entre esos estadios están dadas por s_{j3} , s_{j4} , s_{j5} y s_{j6} .

Los doce estadios de vida definidos en el diagrama de ciclo de vida de *Pinus halepensis* permitieron construir la siguiente matriz de transición de Leftkovich:

	SD	J1	J2	J3	J4	J5	J6	J7	A1	A2	A3	A4
SD	1- l	0	0	0	0	0	0	0	f_1	f_2	f_3	f_4
J1	$g.e.$ l	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
J2	0	sj_1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
J3	0	0	sj_2	0	0	0	0	0	0	0	0	0
J4	0	0	0	sj_3	0	0	0	0	0	0	0	0
J5	0	0	0	0	sj_4	0	0	0	0	0	0	0
J6	0	0	0	0	0	sj_5	0	0	0	0	0	0
J7	0	0	0	0	0	0	sj_6	0	0	0	0	0
A1	0	0	0	0	0	0	0	sj_7	Sa_1	0	0	0
A2	0	0	0	0	0	0	0	0	Sa_{1-2}	Sa_2	0	0
A3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	Sa_{2-3}	Sa_3	0
A4	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	Sa_{3-4}	Sa_4

Los estadios están nombrados según las siguientes abreviaturas: *SD*, semillas almacenadas en dosel; *J1* a *J7*, juveniles del primero al séptimo año de vida, *A1* a *A4*, adultos 1 a 4. Los parámetros son: l , porcentaje de semillas que se liberan de los conos al ambiente; g , porcentaje de germinación; e , porcentaje de establecimiento; $sj_{1,2,3,4,5,6,7}$, probabilidad de supervivencia de juvenil 1, juvenil 2 hasta juvenil 7; $sa_{1,2,3,4}$, probabilidad permanecer en el mismo estadio adulto; sa_{1-2} , sa_{2-3} , sa_{3-4} , probabilidad de supervivencia de estadios adulto 1, adulto 2 y adulto 3; $f_{1,2,3,4}$, fertilidad de los estadios adulto 1, adulto 2, adulto 3 y adulto 4 expresados en número de semillas producidas por árbol cada año. La Tabla 4.2 incluye los valores asignados a cada uno de los parámetros demográficos.

Parámetro	Descripción	Media	SD	Fuente de información
l	Porcentaje de liberación de semillas	0.28	0.15	Cuevas, 2010
g	Porcentaje de germinación	0.26	0.19	Brancatelli et al, 2021; de Villalobos, 2011
e	Porcentaje de establecimiento	0.14	0.18	Brancatelli et al, 2021; de Villalobos, 2011
s1	Porcentaje de supervivencia de juvenil 1	0.37	0.15	Ensayo propio (Cap. 2)
s2	Porcentaje de supervivencia de juvenil 2	0.47	0.06	Ensayo propio (Cap. 2)
s3	Porcentaje de supervivencia de juvenil 3	0.6	0.1	Ensayo propio (Cap. 2)
s4	Porcentaje de supervivencia de juvenil 4	0.7	0.14	Ensayo propio (Cap. 2)
s5	Porcentaje de supervivencia de juvenil 5	0.83	0.06	Ensayo propio (Cap. 2)
s6	Porcentaje de supervivencia de juvenil 6	0.97	0.06	Ensayo propio (Cap. 2)
s7	Porcentaje de supervivencia de juvenil 7	0.97	0.06	Ensayo propio (Cap. 2)
sa	Probabilidad de supervivencia Adultos	0.86	0.06	Troupin et al, 2006
f1	Fertilidad Adultos 1	3528.73	1624.79	Ensayo propio Fertilidad (Cap. 4)
f2	Fertilidad Adultos 2	11639.21	3402.60	Ensayo propio Fertilidad (Cap. 4)
f3	Fertilidad Adultos 3	39246.90	14348.54	Ensayo propio Fertilidad (Cap. 4)
f4	Fertilidad Adultos 4	162869.06	64466.68	Ensayo propio Fertilidad (Cap. 4)

Tabla 4.2. Valores estimados de los parámetros del modelo demográfico construido para *Pinus halepensis*, desvío estándar de cada estimación y fuente de información de la que provienen.

Proyecciones determinísticas

La matriz construida cumplió con las condiciones de primitividad, irreductibilidad y ergodicidad según las pruebas propuestas por Stott (2012a). El análisis de la dinámica determinística asintótica muestra que la población se asienta en una tasa geométrica estable de crecimiento $\lambda = 1.32$. En la proyección a 100 años a partir del vector inicial de colonización, la población alcanza un crecimiento estable a los 20 años, aproximadamente. Partiendo del vector inicial que representa la estructura estable por edades, se evita este “retraso” y la población crece de manera estable desde el primer paso de tiempo (Figura 4.3 a). A partir de vectores iniciales con sobreabundancia de alguno de los estadios, la población tarda un poco más en alcanzar el crecimiento estable (alrededor de 30 años, Figura 4.3 b).

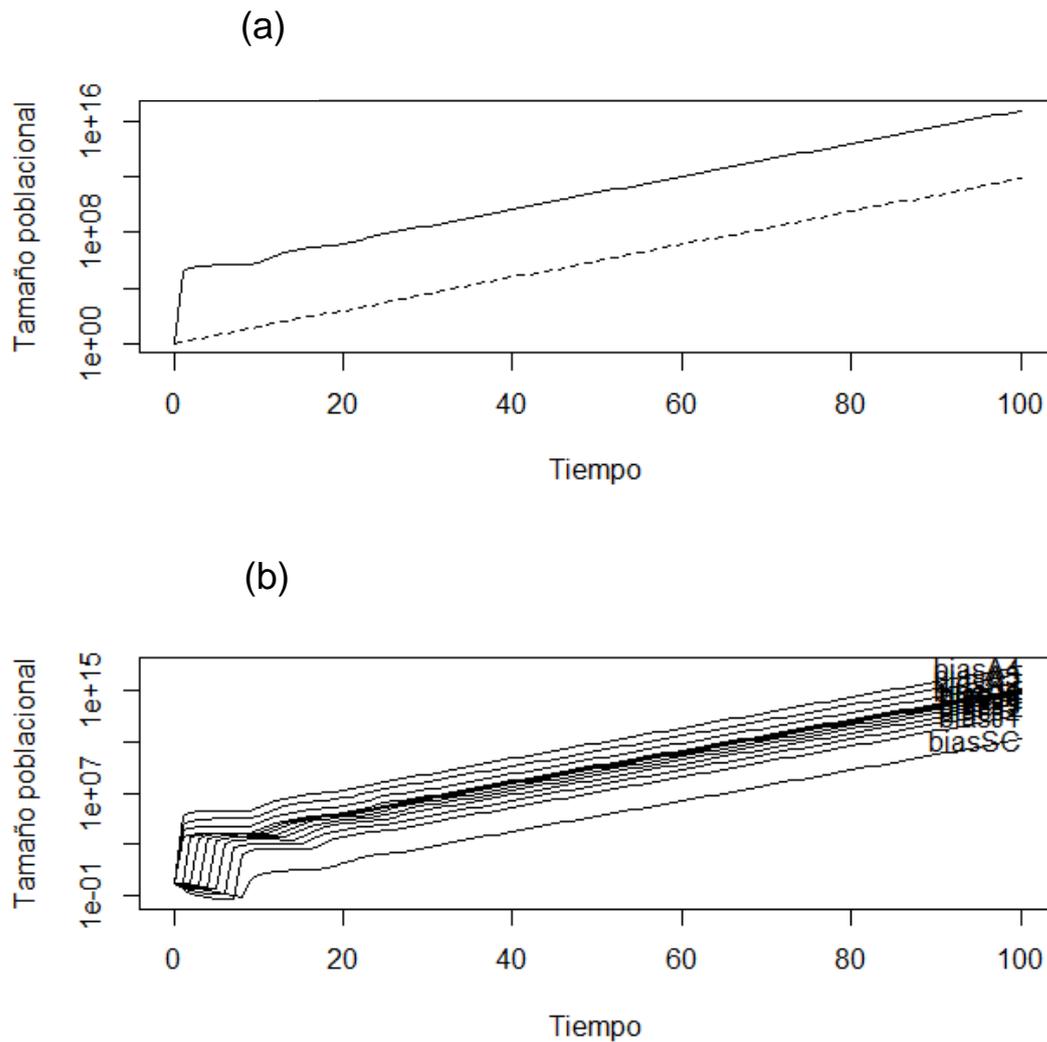


Figura 4.3. Proyecciones determinísticas asintóticas del modelo poblacional generado para *Pinus halepensis* en las Sierras Australes Bonaerenses. (a) Proyección a 100 años, partiendo de un vector inicial con solo un Adulto 4 (45 a 90 años de edad, línea entera) y con un vector inicial igual a la estructura estable por edades (línea punteada). (b) Proyección a 100 años partiendo de distintos vectores iniciales, con sobreabundancia de cada uno de los estadios considerados en el modelo.

Cuando se examinaron las dinámicas transitorias, el tamaño de la población en el primer paso de la proyección (reactividad) resultó $r = 120323.9$, indicando que en el primer año de la proyección la población crece 120 mil veces más rápido, respecto a una población con crecimiento estable. La inercia (relación entre el tamaño de la población a largo plazo y el tamaño de una población con crecimiento estable) para esta población es $i = 73500.6$, lo que indicaría que después del período transitorio, la

población se asienta en un tamaño 73 mil veces mayor que una población que crece a una tasa estable.

El análisis de sensibilidad señala a las *semillas almacenadas en el dosel* como el estadio más sensible. En el análisis de elasticidad en cambio, el mayor valor corresponde al estadio *Adulto 1*.

Proyecciones estocásticas

En las proyecciones que consideran el rango de variabilidad de los parámetros demográficos (Tabla 4.1), utilizando el vector inicial de colonización se puede observar una clara tendencia de crecimiento, independientemente de las variaciones en los parámetros (Figura 4.4). Esta tendencia se mantiene aún si se proyectan por separado los estadios de semillas, juveniles y adultos (Figura 4.5). La tasa de crecimiento calculada para 2000 iteraciones fue $\lambda = 1.43$ (var = 0.4).

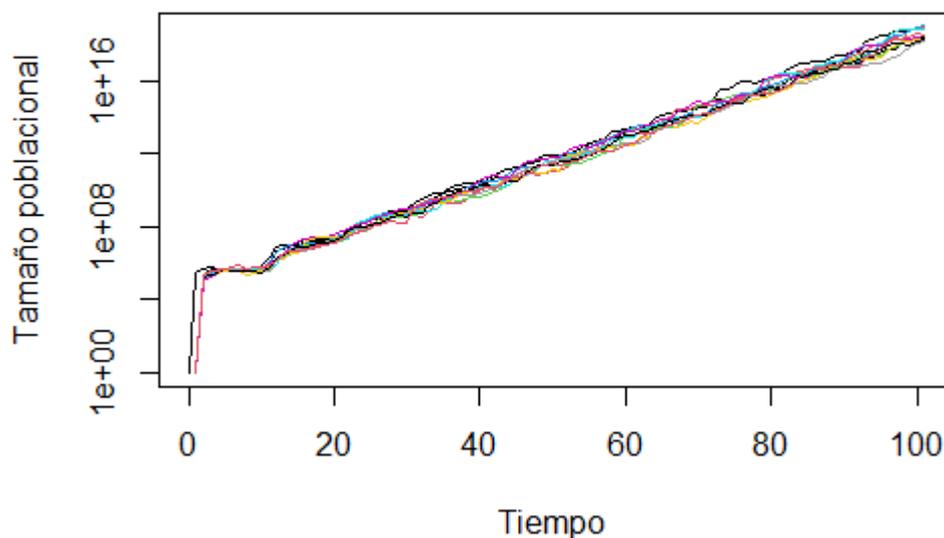


Figura 4.4. Resultado de diez proyecciones estocásticas a 100 años del modelo poblacional generado para *Pinus halepensis* en las Sierras Australes Bonaerenses, partiendo de un vector inicial de colonización compuesto por un solo individuo adulto. El tamaño poblacional se representa en escala logarítmica.

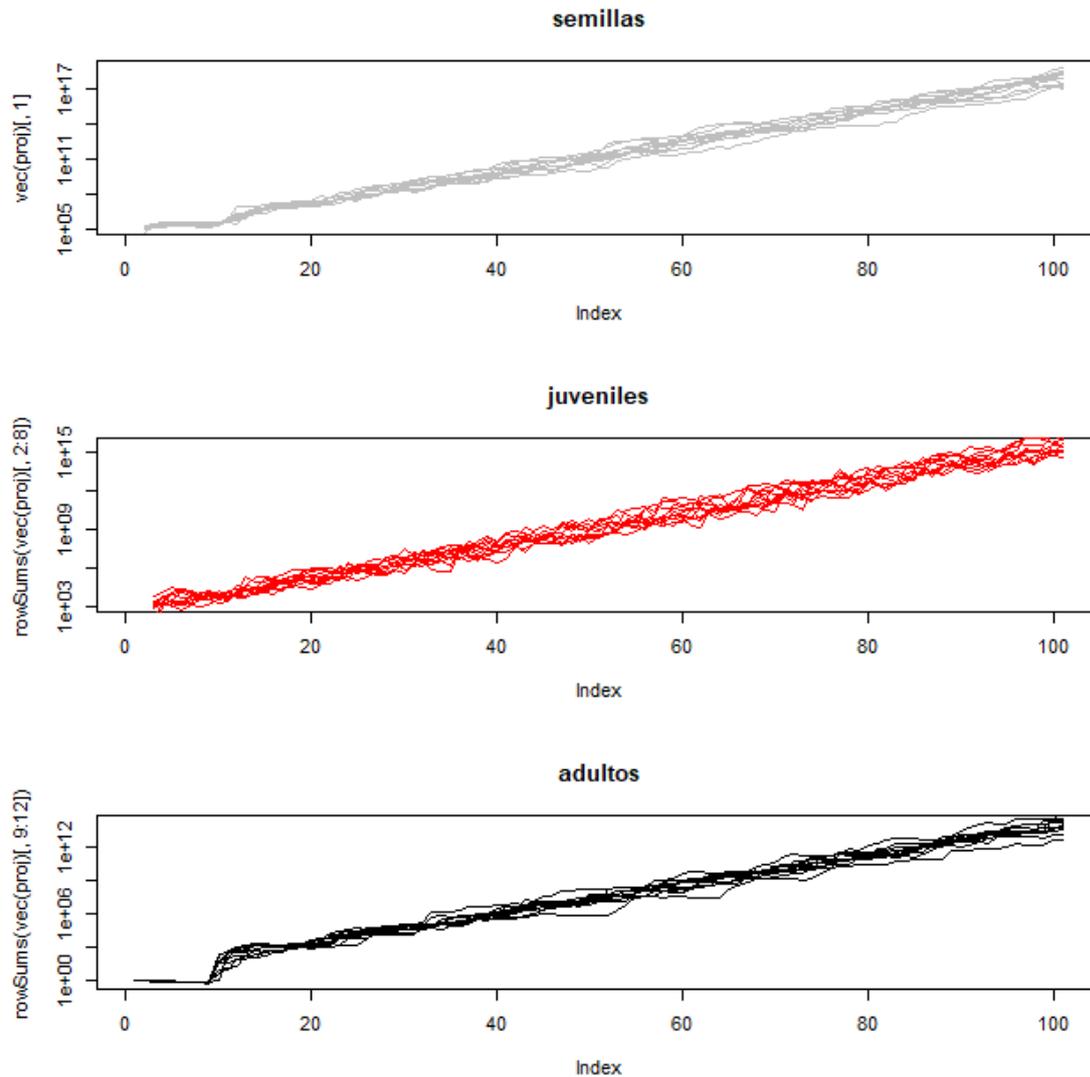


Figura 4.5. Resultado de diez proyecciones estocásticas a 100 años del modelo poblacional generado para *Pinus halepensis* en las Sierras Australes Bonaerenses. Se proyectan por separado los estadios semillas, juveniles y adultos, partiendo de un vector inicial de colonización compuesto por un solo un individuo adulto reproductor.

-Efecto de la topografía sobre la dinámica poblacional

Tanto las laderas que se encuentran orientadas al noreste, a altitud elevada, como las que se encuentran al sudoeste, a baja altitud, presentaron una tasa de crecimiento menor a 1. Sin embargo, en ninguna de ellas la población se encuentra extinta a los 100 años de la simulación. Aunque la mediana del número de adultos a los 50 años de proyección es menor a uno en ambos casos, la mediana del número de individuos de todos los estadios juntos es 16600 para la ladera noreste alta y 22130

para sudoeste baja. Es decir que estas poblaciones a los 50 años de la proyección están compuestas casi exclusivamente por semillas y juveniles.

En el resto de las laderas consideradas la población aumenta con el paso del tiempo, siendo la ladera orientada al sudoeste, y en sectores de altitud media, el ambiente de mayor tasa de crecimiento y mayor número de individuos adultos presentes a los 50 años de la proyección (Tabla 4.3, Figura 4.6).

Condición	Tasa de crecimiento	Varianza	Proporción de iteraciones con extinción a los 100 años	Tamaño poblacional adultos a los 50 años
NE Alta	0.95	0.03	0	0.07
SO Alta	1.30	0.21	0	503022
NE Media	1.32	0.29	0	607977
SO Media	1.48	0.38	0	112600000
NE Baja	1.17	0.09	0	8280
SO Baja	0.95	0.04	0	0.03

Tabla 4.3. Valores obtenidos con el modelo poblacional generado para *Pinus halepensis* en las Sierras Australes Bonaerenses, considerando distintas combinaciones de altitud y orientación de ladera.

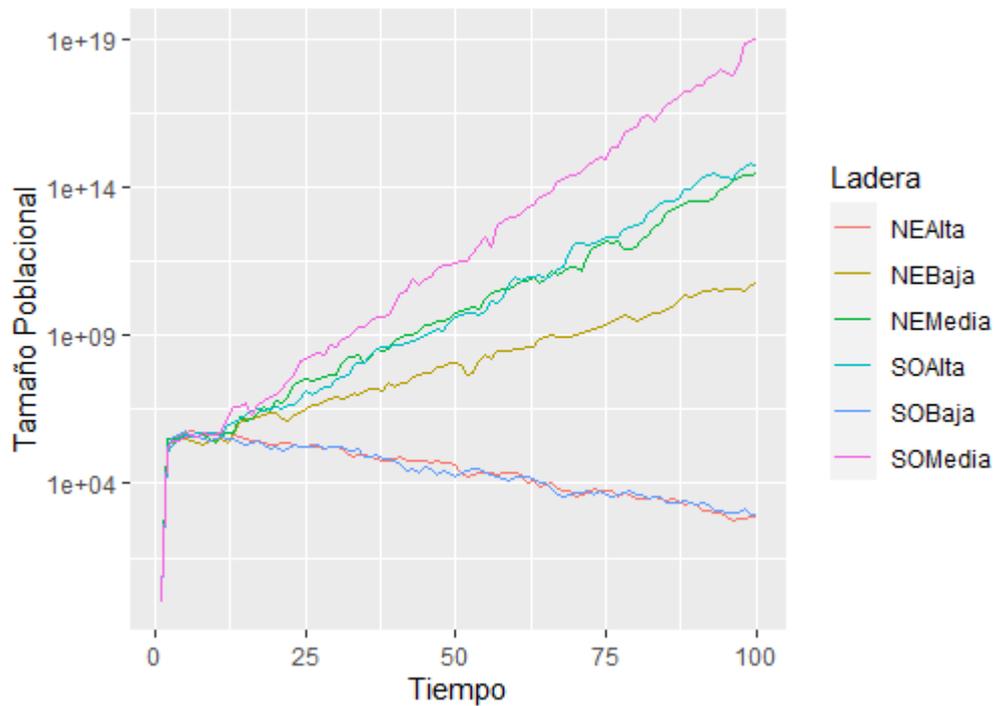


Figura 4.6. Proyecciones estocásticas del modelo poblacional generado para *Pinus halepensis* en las Sierras Australes Bonaerenses, de acuerdo a distintas combinaciones de altitud y orientación de ladera. El tamaño poblacional se representa en escala logarítmica.

-Efecto del pastoreo sobre la dinámica poblacional

La población muestra una marcada tendencia al crecimiento, con lambdas mayores a 1, tanto en presencia como en ausencia de pastoreo en el área invadida. Si bien las curvas de crecimiento lucen similares, existe una importante diferencia en cuanto al número de individuos proyectados bajo cada condición. En las simulaciones con pastoreo habría doce mil setecientos setenta millones más de individuos adultos a los 50 años de la proyección que sin pastoreo (Tabla 4.4, Figura 4.7).

Condición	Tasa de crecimiento	Varianza	Proporción de iteraciones con extinción a los 100 años	Tamaño poblacional adultos a los 50 años
Con Pastoreo	1.86	2.46	0	31770000000
Sin Pastoreo	1.77	2.04	0	19000000000

Tabla 4.4. Valores obtenidos con el modelo poblacional generado para *Pinus halepensis* en las Sierras Australes Bonaerenses bajo condiciones de presencia y ausencia de pastoreo.

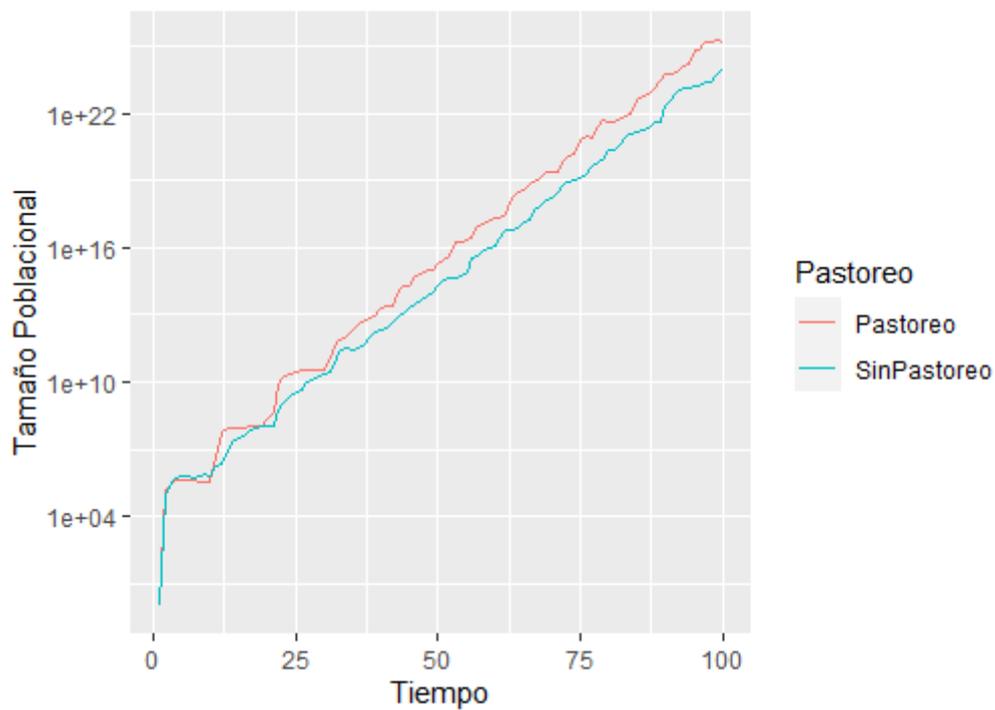
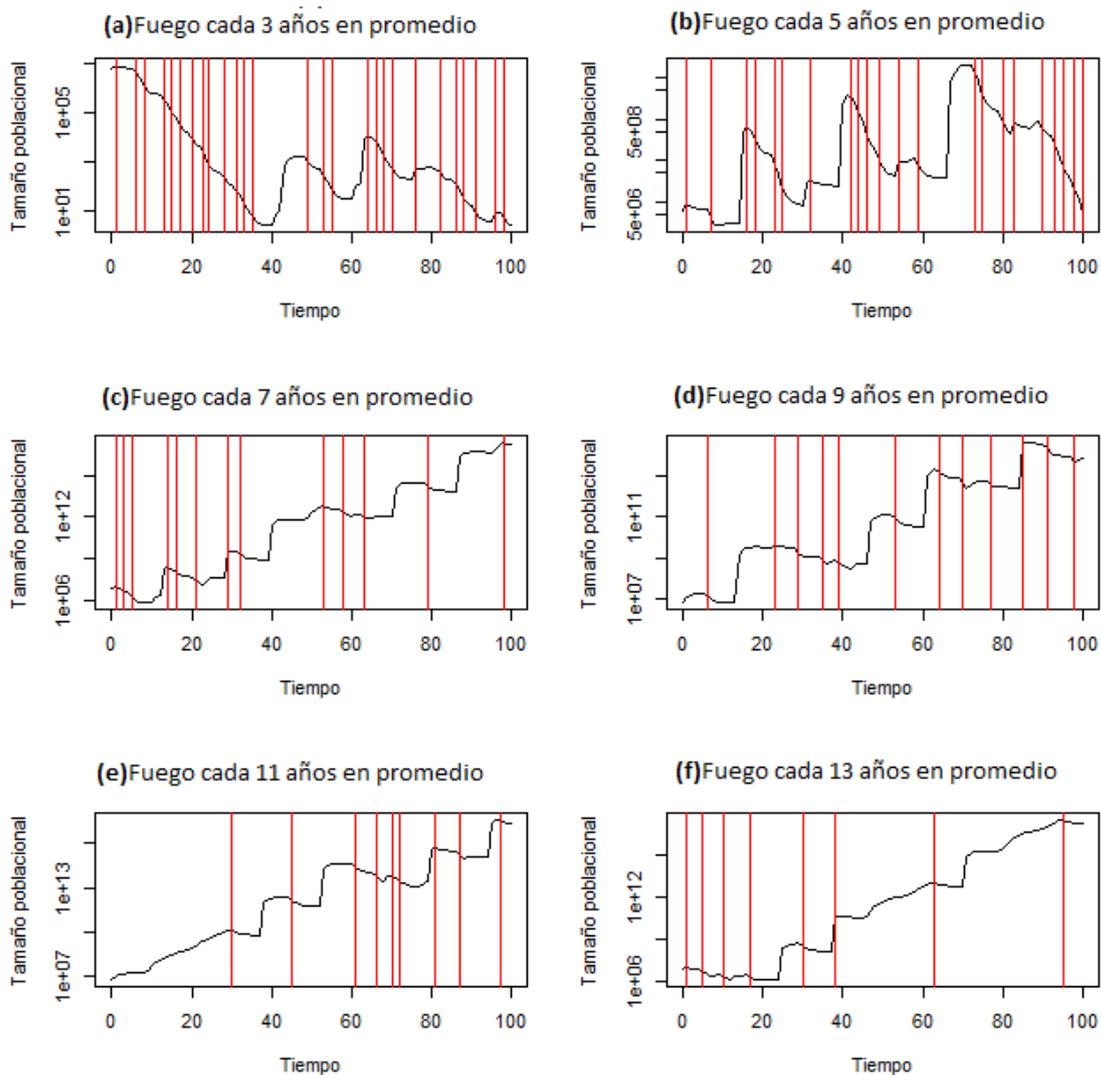


Figura 4.7. Proyecciones estocásticas del modelo poblacional generado para *Pinus halepensis* en las Sierras Australes Bonaerenses, según la ocurrencia o no de pastoreo. El tamaño poblacional se representa en escala logarítmica.

-Efecto de incendios sobre la dinámica poblacional

Cuando la probabilidad de ocurrencia de incendios fue del 30 y del 20% (lo que corresponde con fuegos que en promedio se repiten cada tres y cinco años, respectivamente. Tabla 4.5) se observan iteraciones en las que el tamaño poblacional disminuye con el tiempo (Figura 4.8, (a) y (b)). Sin embargo, las tasas de crecimiento siguen siendo positivas y mayores a 1 en ambos casos, aunque con un amplio rango

de variabilidad. En alrededor de 15 iteraciones de cada 100 la población se encuentra extinta a los 100 años, cuando la probabilidad de fuego es $p = 0.3$. Lo mismo ocurre en 1 cada 1000 iteraciones cuando la probabilidad de fuego es $p = 0.5$ (Tabla 4.5). Con probabilidades de ocurrencia de incendios del 14%, o menores, la población muestra una tendencia de crecimiento en todos los casos (Figura 4.8, (c) a (i). Figura 4.9). Las mayores tasas de crecimiento resultan de intervalos promedio de fuego cada nueve y 11 años ($p = 0.9$ y $p = 0.11$, respectivamente). La mediana del número de individuos adultos presentes a los 50 años de la proyección aumenta al disminuir la probabilidad de ocurrencia de incendios. Este aumento es más marcado entre $p=0.3$ y $p=0.2$, y entre $p=0.2$ y $p=0.14$, cuando la diferencia en el número de adultos llega a ser tres órdenes de magnitud mayor (Tabla 4.5).



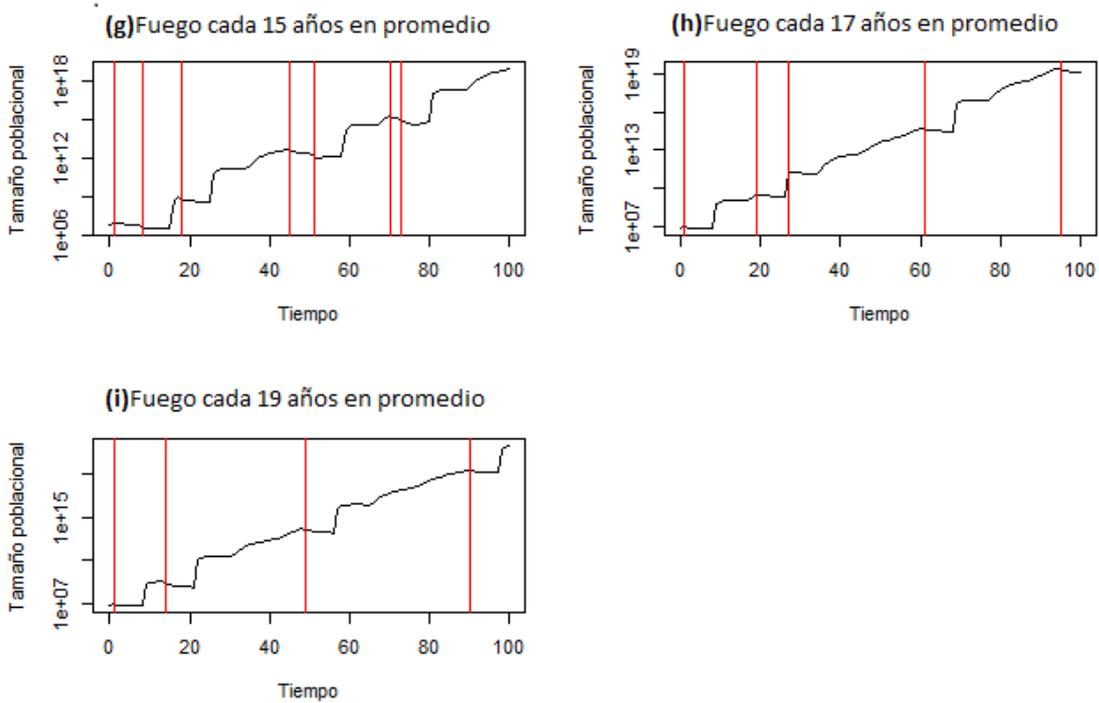


Figura 4.8. Ejemplo de la trayectoria modelada para el logaritmo del tamaño poblacional de *Pinus. halepensis* en las Sierras Australes Bonaerenses, según distintas probabilidades de ocurrencia de incendios. (a) $p = 0.3$; (b) $p = 0.2$; (c) $p = 0.14$; (d) $p = 0.11$; (e) $p = 0.09$; (f) $p = 0.08$; (g) $p = 0.07$; (h) $p = 0.06$; (i) $p = 0.05$. Las líneas rojas indican los momentos en los que ocurren los incendios. El tamaño poblacional se representa en escala logarítmica.

Intervalo promedio entre fuegos (años)	Probabilidad Fuego	Tasa de crecimiento	Varianza	Proporción de iteraciones con extinción a los 100 años	Tamaño poblacional adultos a los 50 años
3	0.30	3.22	336.93	0.15	26
5	0.20	6.14	883.05	0.001	76120
7	0.14	7.97	1343.98	0	13390000
9	0.11	8.45	1466.40	0	73070000
11	0.09	8.02	1357.22	0	232000000
13	0.08	7.48	1115.43	0	514700000
15	0.07	6.78	1011.08	0	633600000
17	0.06	7.62	1288.32	0	901900000
19	0.05	5.72	824.29	0	1289000000

Tabla 4.5. Valores poblacionales obtenidos con el modelo generado para *Pinus halepensis* en las Sierras Australes Bonaerenses en función de cambios en la probabilidad de ocurrencia de incendios.

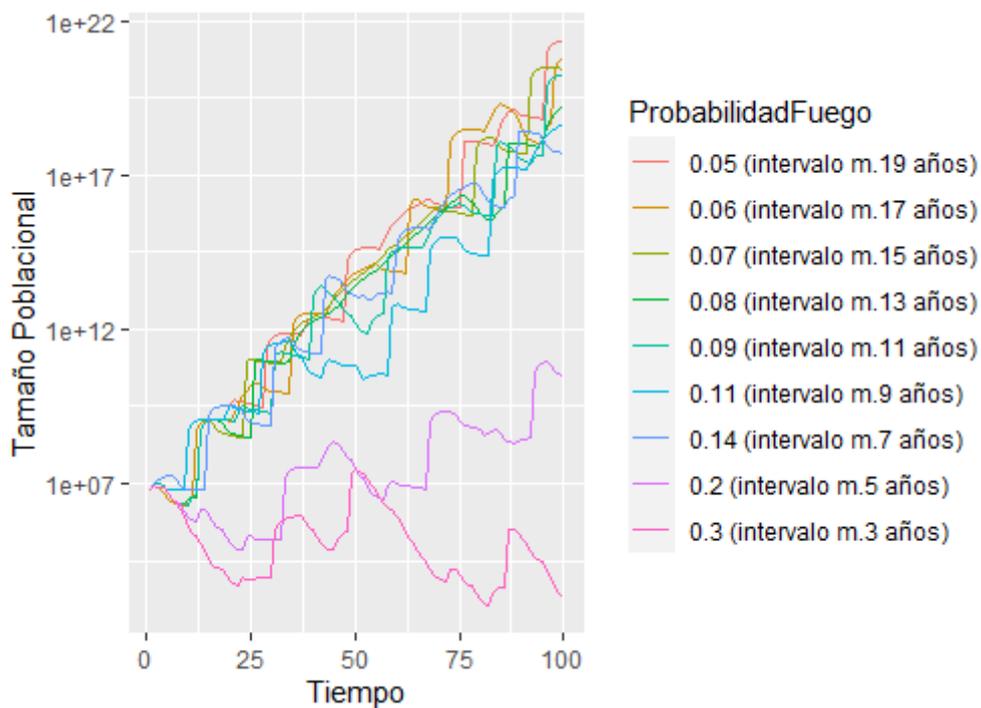


Figura 4.9. Proyecciones estocásticas del modelo poblacional generado para *Pinus halepensis* en las Sierras Australes Bonaerenses, con presencia de fuegos naturales de acuerdo a las probabilidades indicadas. El tamaño poblacional se representa en escala logarítmica.

-Efecto de la acción combinada del pastoreo e incendios

En condiciones constantes de pastoreo, la tasa de crecimiento aumenta al incrementarse el intervalo promedio de años entre incendios, resultando mayor a 1 en todas las situaciones. Sin embargo, para $p = 0.2$ (es decir, incendios cada cinco años en promedio) en dos a tres iteraciones de cada 1000 la población se encuentra extinta a los 100 años de la proyección. La mediana del número de adultos a los 50 años de la proyección también aumenta con λ y por lo tanto con p (Tabla 4.6, Figura 4.10, Figura 4.11).

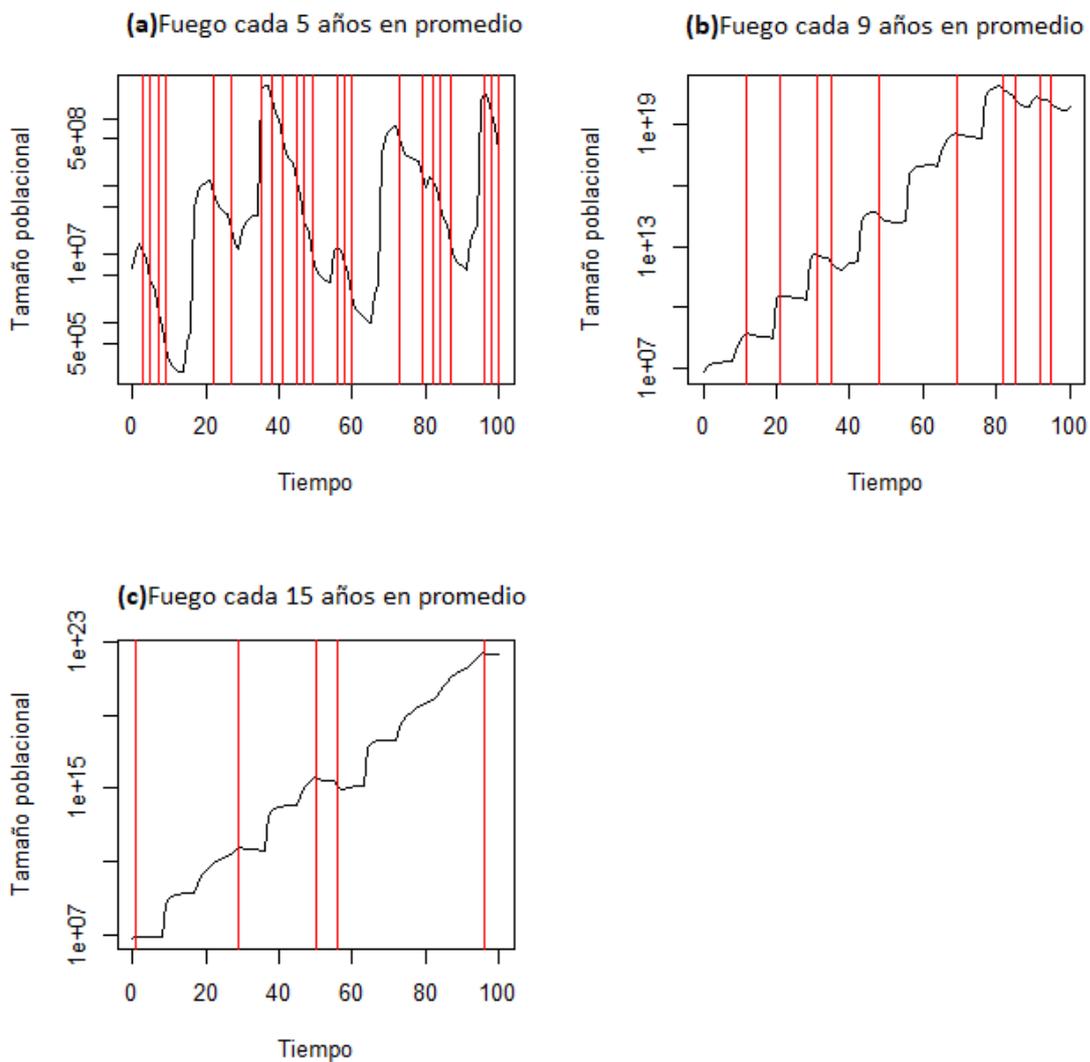


Figura 4.10. Ejemplo de trayectoria para el logaritmo del tamaño poblacional de *Pinus halepensis* en las Sierras Australes Bonaerenses bajo condiciones de pastoreo y según distintas probabilidades de ocurrencia de incendios. (a) $p = 0.2$; (b) $p = 0.11$; (c) $p = 0.07$. Las líneas rojas indican los momentos en los que ocurren incendios.

Intervalo promedio entre fuegos (años)	Probabilidad Fuego	Tasa de crecimiento	Varianza	Proporción de iteraciones con extinción a los 100 años	Tamaño poblacional adultos a los 50 años
5	0.2	5.74	685.97	0.0025	198800
9	0.11	6.65	796.19	0	601000000
15	0.07	7.13	916.34	0	19250000000

Tabla 4.6. Valores obtenidos con el modelo poblacional generado para *Pinus halepensis* en las Sierras Australes Bonaerenses, con pastoreo e incendios de acuerdo a los intervalos indicados.

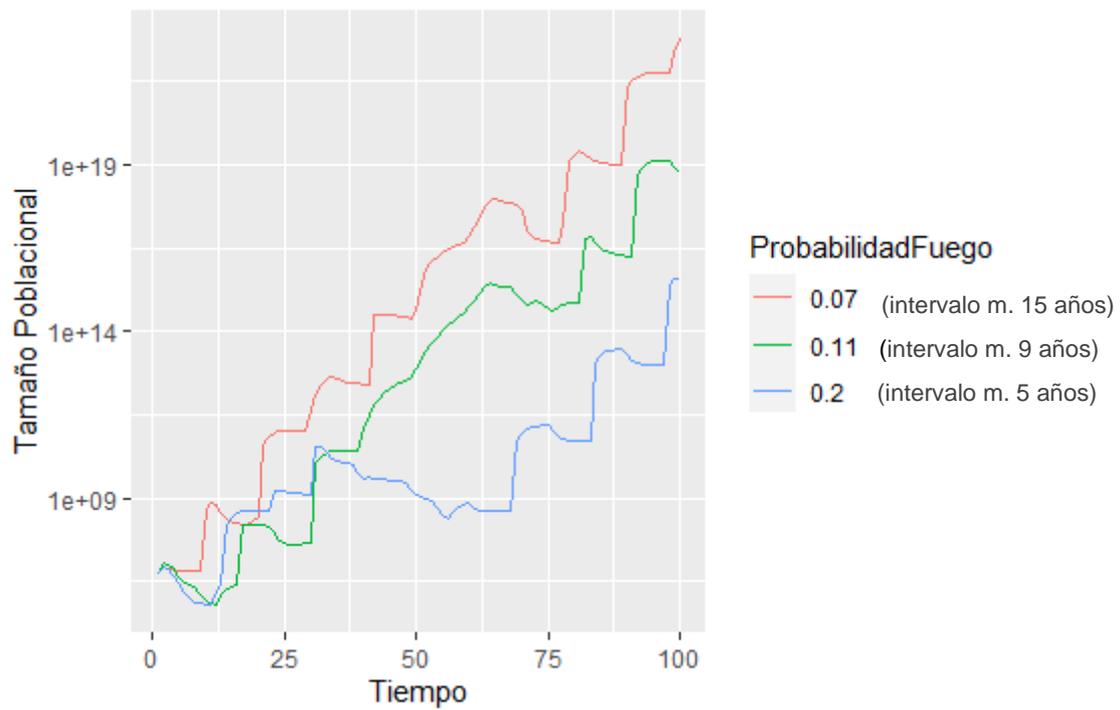


Figura 4.11. Proyecciones estocásticas del modelo poblacional generado para *Pinus halepensis* en las Sierras Australes Bonaerenses bajo condiciones de pastoreo e incendios, de acuerdo a las probabilidades indicadas. El tamaño poblacional se representa en escala logarítmica.

-Efecto de la remoción de árboles (control poblacional)

Para las tres condiciones de control modeladas (remoción del 20, del 50 y del 80% de los ejemplares adultos cada año) la tasa de crecimiento es mayor a 1, pero disminuye al aumentar el porcentaje de árboles removidos. En concordancia, la mediana del número de adultos a los 50 años de la proyección también disminuye al aumentar la intensidad del control, así, por ejemplo, una extracción del 80% anual resulta en unos 96 millones de individuos menos que una del 50% (Tabla 4.7, Figura 4.12).

Condición	Tasa de crecimiento	Varianza	Proporción de iteraciones con extinción a los 100 años	Tamaño poblacional adultos a los 50 años
20% de remoción	1.76	19.91	0	296900000
50% de remoción	1.68	3.86	0	118500000
80% de remoción	1.59	3.04	0	22710000

Tabla 4.7. Valores obtenidos con el modelo poblacional generado para *Pinus halepensis* en las Sierras Australes Bonaerenses, según distintas intensidades de remoción anual de árboles adultos.

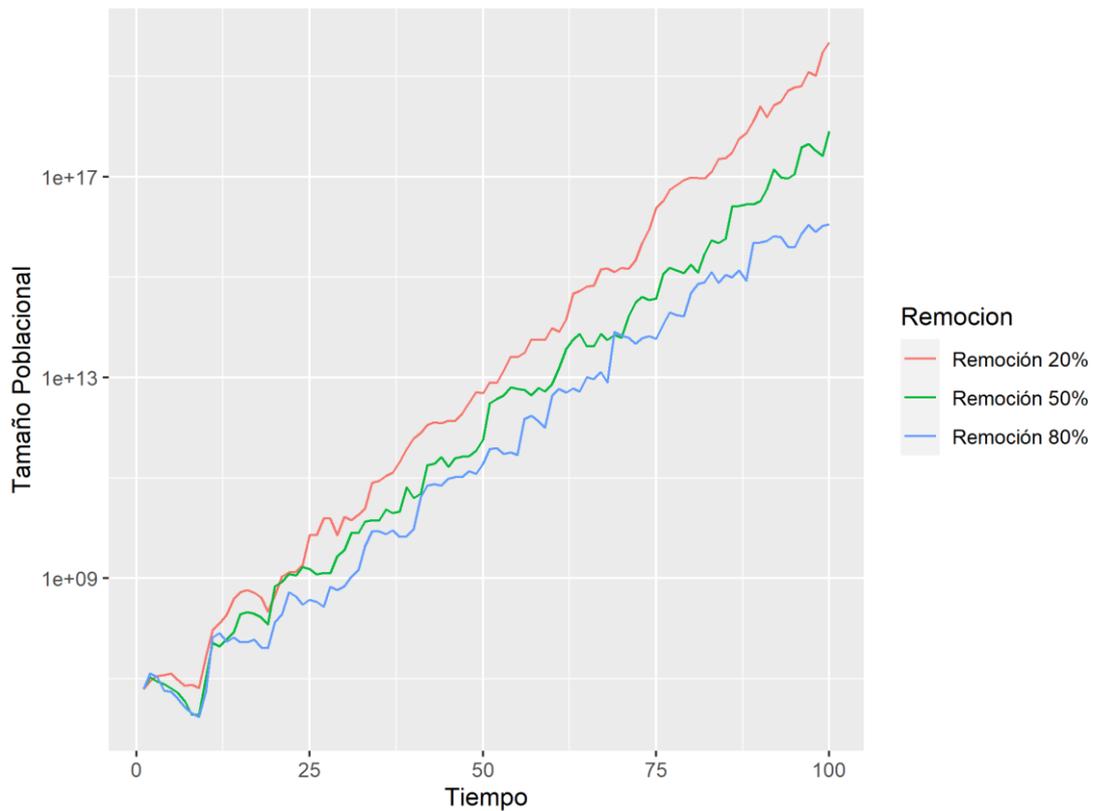


Figura 4.12. Proyecciones estocásticas del modelo poblacional generado para *Pinus halepensis* en las Sierras Australes Bonaerenses, de acuerdo a distintas intensidades de remoción anual de árboles adultos. El tamaño poblacional se representa en escala logarítmica.

-Efecto combinado de acciones de control poblacional e incendios

Aun removiendo anualmente el 50% de la población adulta, la tasa de crecimiento se mantiene mayor a 1 en todos los casos y aumenta al disminuir la probabilidad de incendios. Sólo en el caso de $p = 0.2$, la población se encuentra extinta a los 100 años en seis de cada 100 iteraciones. El número de individuos adultos a los 50 años de la proyección difiere considerablemente de acuerdo al intervalo promedio de fuegos (Tabla 4.8, Figura 4.13, Figura 4.14).

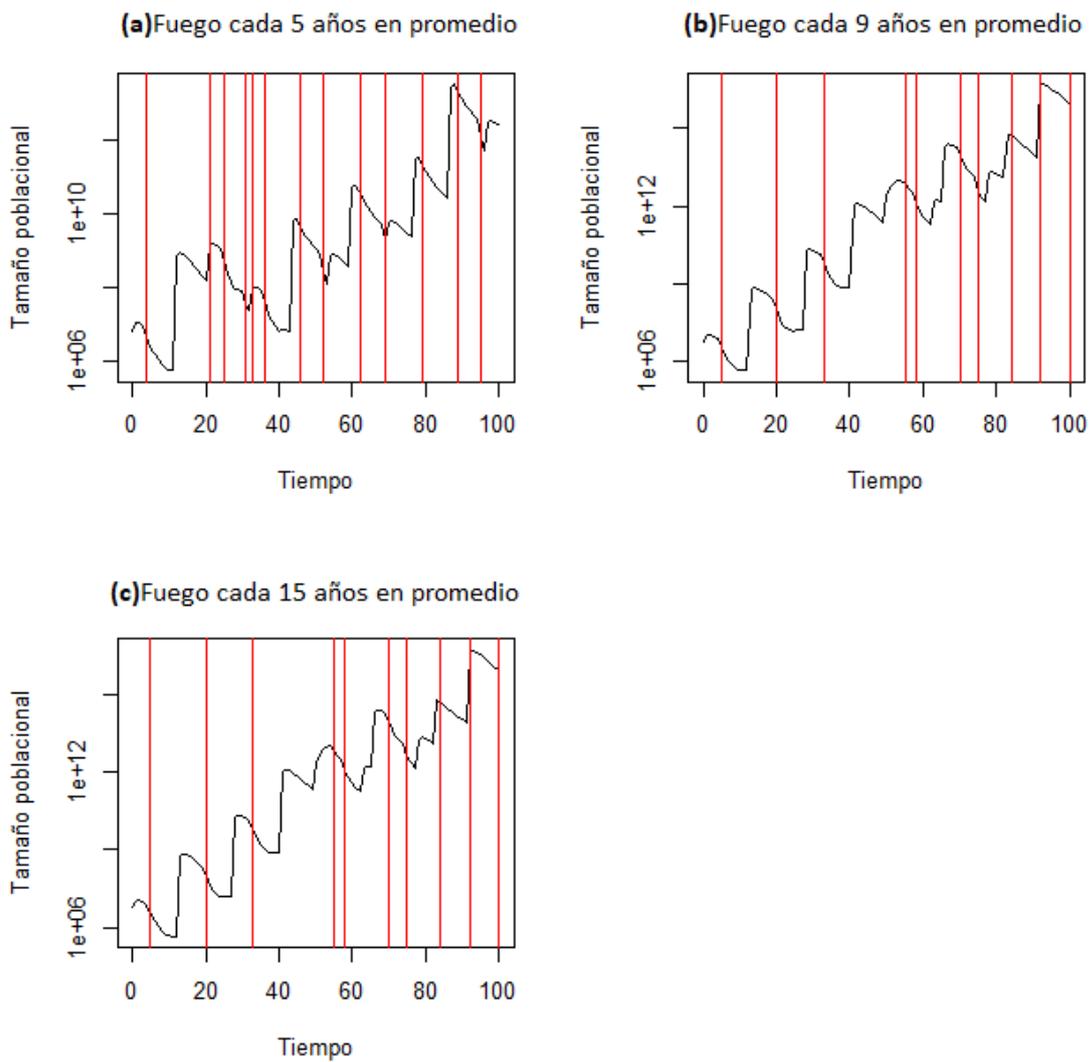


Figura 4.13. Ejemplo de trayectoria para el logaritmo del tamaño poblacional de *Pinus halepensis* en las Sierras Australes Bonaerenses, con intervenciones de manejo que eliminan el 50% de los árboles adultos cada año, y según distintas probabilidades de ocurrencia de incendios. (a) $p = 0.2$; (b) $p = 0.11$; (c) $p = 0.07$. Las líneas rojas indican los momentos en los que ocurren incendios.

Intervalo promedio entre fuegos (años)	Probabilidad Fuego	Tasa de crecimiento	Varianza	Proporción de iteraciones con extinción a los 100 años	Tamaño poblacional adultos a los 50 años
5	0.2	14.49	10277.11	0.06	203
9	0.11	19.65	14812.24	0	520400
15	0.07	24.69	19139.48	0	12760000

Tabla 4.8. Valores obtenidos con el modelo poblacional generado para *Pinus halepensis* en las Sierras Australes Bonaerenses, con intervenciones de manejo que eliminan el 50% de los árboles adultos cada año y con presencia de fuego de acuerdo a los intervalos indicados.

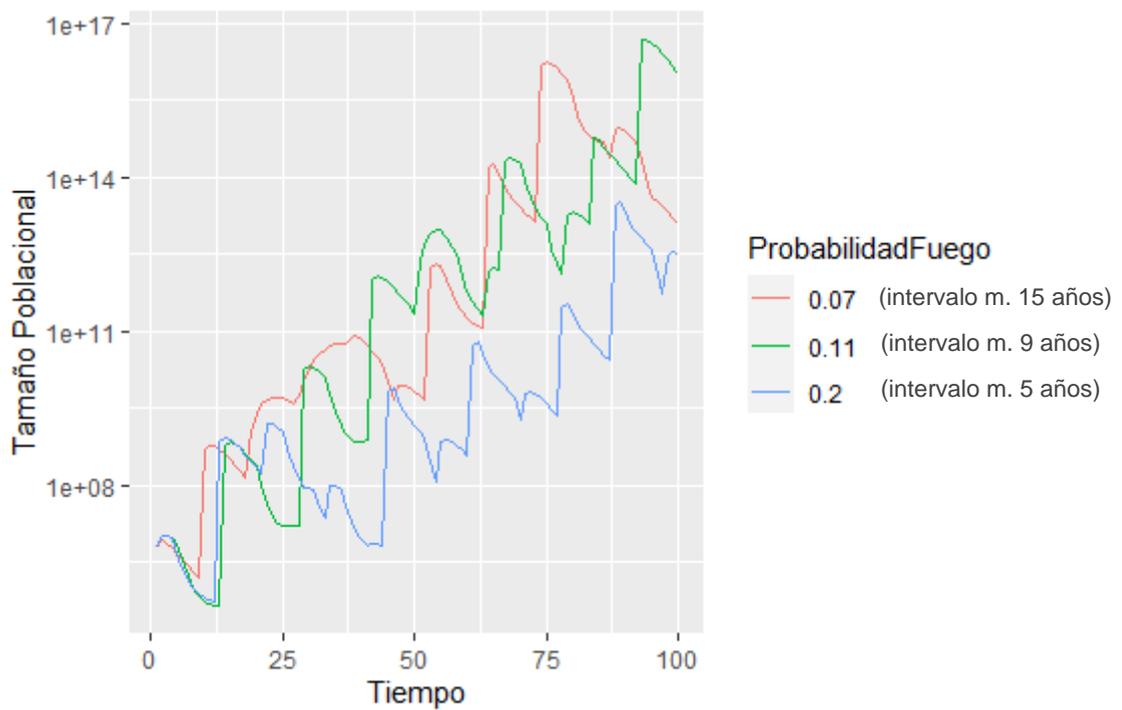


Figura 4.14. Proyecciones estocásticas del modelo poblacional generado para *Pinus halepensis* en las Sierras Australes Bonaerenses, con intervenciones de manejo que eliminan el 50% de los árboles adultos cada año y con presencia de fuego de acuerdo a los intervalos indicados. El tamaño poblacional se representa en escala logarítmica.

-Efecto de la acción combinada del control poblacional, el pastoreo y de fuegos naturales

Removiendo anualmente el 50% de los individuos adultos de la población y con ocurrencia de pastoreo, λ es mayor a 1 para todas las probabilidades de fuego consideradas. Sin embargo, la mayor tasa de crecimiento se registra con una probabilidad de fuego intermedia ($p = 0.11$). Con intervalos de incendios cada cinco años en promedio ($p = 0.2$), la tasa de extinciones a los 100 años de la proyección es cercana al 5% y el número de adultos a los 50 años es relativamente bajo. Para intervalos de nueve y 15 años en promedio, el número de adultos es cuatro y seis órdenes de magnitud más grande, respectivamente (Tabla 4.9, Figura 4.15, Figura 4.16).

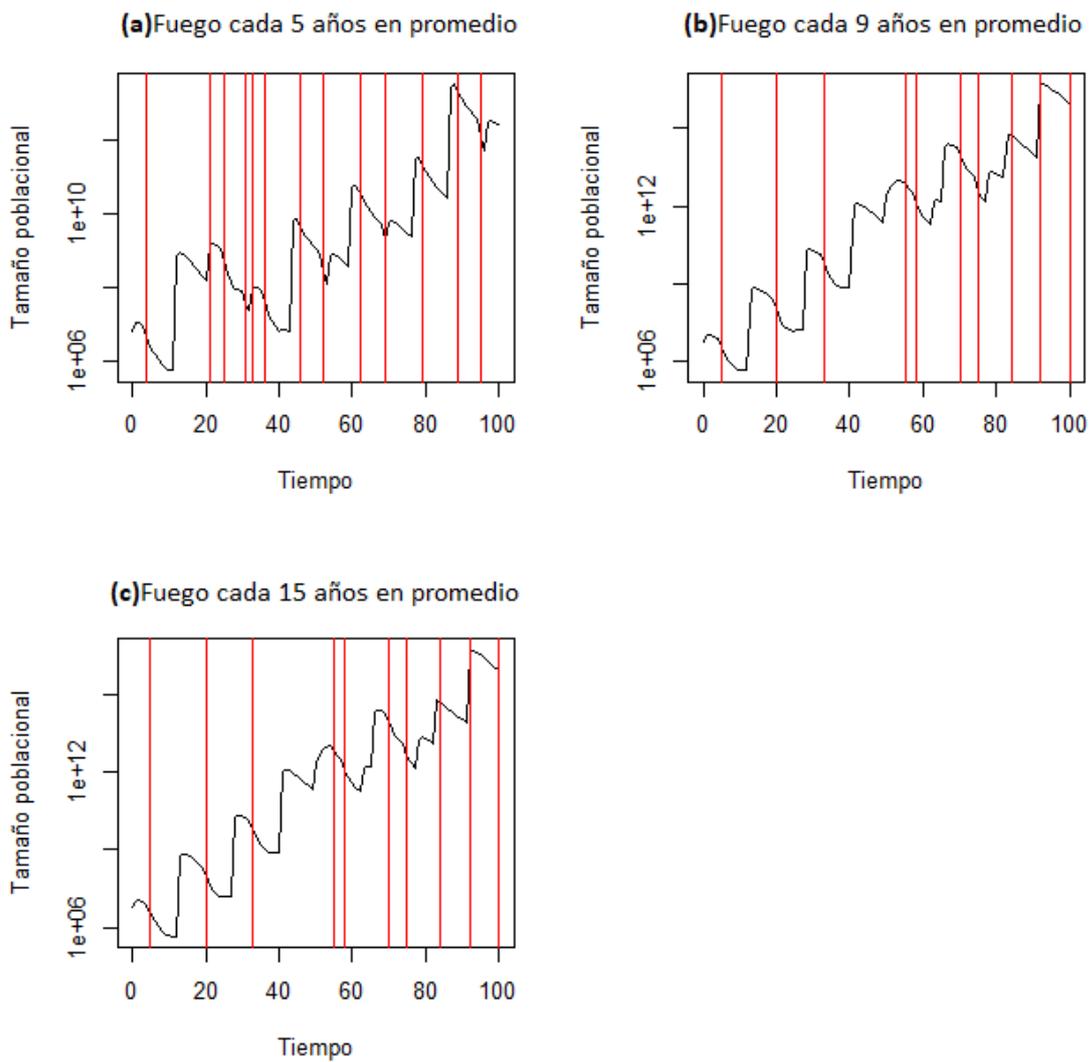


Figura 4.15. Ejemplo de trayectoria para el logaritmo del tamaño poblacional de *Pinus halepensis* en las Sierras Australes Bonaerenses con intervenciones de manejo que eliminan el 50% de los individuos adultos cada año, con pastoreo y según distintas probabilidades de ocurrencia de incendios. (a) $p = 0.2$; (b) $p = 0.11$; (c) $p = 0.07$. Las líneas rojas indican los momentos en los que ocurren incendios.

Intervalo promedio entre fuegos (años)	Probabilidad Fuego	Tasa de crecimiento	Varianza	Proporción de iteraciones con extinción a los 100 años	Tamaño poblacional adultos a los 50 años
5	0.2	10.15	4160.60	0.048	776
9	0.11	18.05	8162.68	0	5335000
15	0.07	14.21	5915.37	0	343400000

Tabla 4.9. Valores obtenidos con el modelo poblacional generado para *Pinus halepensis* en las Sierras Australes Bonaerenses, con intervenciones de manejo que eliminan el 50% de los individuos adultos cada año, con pastoreo y presencia de fuego de acuerdo a los intervalos indicados

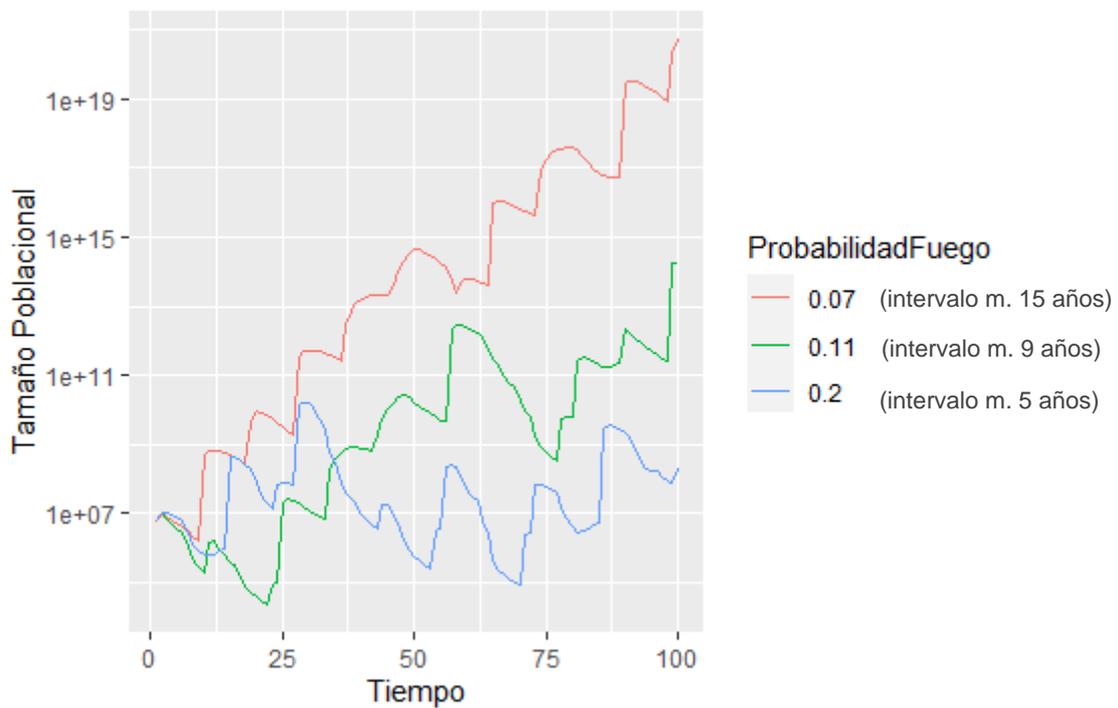


Figura 4.16. Proyecciones estocásticas para *Pinus halepensis* en las Sierras Australes Bonaerenses, con intervenciones de manejo que eliminan el 50% de los individuos adultos cada año, con pastoreo y presencia de fuego de acuerdo a los intervalos indicados. El tamaño poblacional se representa en escala logarítmica.

-Efecto del control mediante fuegos prescriptos

Cuando los fuegos se repiten de manera fija cada tres años, la población se extingue a los 43 años de la proyección. Con una frecuencia de quemas cada cinco años, la extinción tarda bastante más en llegar. Sin embargo, el número de adultos a los 50 años de la proyección es de apenas diez. La situación es similar con fuegos cada siete años, aunque el número de adultos a los 50 años es más del doble del proyectado para quemas a intervalos de cinco años. Cuando los intervalos de fuego son mayores a siete años, no se alcanza la extinción y el número de adultos a los 50 años de la proyección alcanza valores de hasta diez órdenes de magnitud mayores (Tabla 4.10, Figura 4.17).

Intervalo entre fuegos (años)	Tiempo hasta la extinción (años)	Tamaño poblacional adultos a los 50 años
3	43	0
5	253	10.4
7	269	24.8
9	----	35707876902
11	----	3553028627

Tabla 4.10. Valores poblacionales obtenidos con el modelo generado para *Pinus halepensis* en las Sierras Australes Bonaerenses en función de la ocurrencia de fuegos prescriptos de acuerdo a los intervalos indicados.

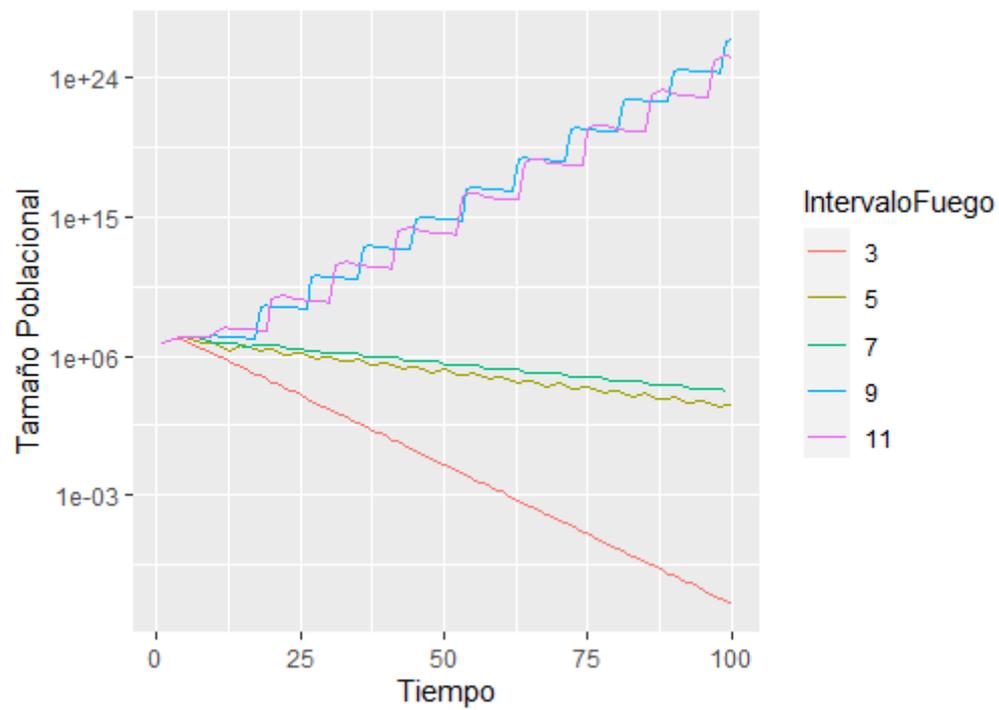


Figura 4.17. Proyecciones determinísticas del modelo poblacional generado para *Pinus halepensis* en las Sierras Australes Bonaerenses, con presencia de fuegos prescritos de acuerdo a los intervalos indicados. El tamaño poblacional se representa en escala logarítmica.

Discusión

En este capítulo se integran los resultados obtenidos en el resto de la tesis mediante el desarrollo de un modelo de matriz poblacional para *P. halepensis* creciendo en el área de estudio. Se trata de una herramienta que puede resultar útil para la priorización de acciones de manejo que permitan contener la propagación de la especie y reducir sus impactos mediante el análisis de los efectos esperados de diferentes alternativas de manejo y ante distintos escenarios ambientales.

Se utilizó un modelo de población estructurado por etapas para describir la dinámica de la especie en el área. Un modelo basado en la población es más apropiado que uno basado en el individuo cuando se trata de organismos abundantes como es el caso de las especies invasoras (Cannas et al., 2003; Guichard, 2004) ya que no requiere seguir la historia de vida de cada individuo en una gran población. El modelo integra la historia de vida completa del pino de Alepo al incluir todas las etapas de la vida en estadios y tiempo discretos, y permite simular la dinámica poblacional general (Caswell, 2001). El análisis determinístico de la dinámica asintótica muestra que la población se asienta en una tasa de crecimiento mayor a uno ($\lambda = 1.32$), indicando un aumento del 32% anual en el tamaño de la población bajo las condiciones dadas y aún partiendo del vector inicial de colonización (un único individuo adulto). Las tasas de crecimiento varían ampliamente entre plantas dependiendo de la forma y esperanza de vida de la especie (Buckley et al., 2010). En un estudio que calcula las tasas de crecimiento de diez especies de hierbas en Kansas (EE.UU.), los valores de lambda variaron entre 0.98 y 2.58 (Dalglish et al., 2010). Burns y colaboradores (2013) analizan parámetros demográficos de 17 plantas, entre las que cuentan hierbas, arbustos y árboles. En este caso, las tasas de crecimiento varían entre 0.44 y 25.03 (Burns et al., 2013). Rámula y colaboradores (2008) compararon la dinámica poblacional de 21 especies de plantas terrestres invasoras y de 179 especies nativas, basados en estudios publicados con matrices poblacionales. Encontraron que, en promedio, las tasas de crecimiento de las especies invasoras son significativamente más altas que las de las nativas (1.47 y 1.05 respectivamente). La ligustrina (*Ligustrum senense*), una especie reconocida por su capacidad de invadir ambientes naturales y seminaturales en todo el mundo, tiene una tasa de crecimiento de 1.48, según un estudio realizado en Luisiana (EE.UU., Klock, 2009). Dentro del género *Pinus*, Buckley y colaboradores (2005) calcularon lambdas de entre 1.3 y 2.8 para la invasión de *P. nigra* en Nueva Zelanda en ambientes de pastizal sin pastoreo,

pastizal con pastoreo intermedio e intenso y arbustal. Nuestros resultados son consistentes con estos valores y con la primera hipótesis planteada, la dinámica poblacional de *P. halepensis* se representa adecuadamente con una matriz de Lefkovitch con λ mayor a 1, y destacan la capacidad invasora de la especie en el área. El análisis de las dinámicas transitorias también apoya la hipótesis número 1 de este capítulo, ya que tanto el índice de reactividad como el de inercia indican que la población crece mucho más rápido que lo correspondiente a una población de crecimiento estable, como es de esperarse para una especie invasora durante la fase de expansión. El pino de Aleppo habría sido plantado por primera vez en la región de estudio entre las décadas de 1940 y 1960 (Zalba, 1994). De acuerdo con esto su presencia en la zona podría considerarse relativamente reciente, ya que los ejemplares más antiguos aún no han alcanzado su esperanza de vida (90 años; Ne'eman et al., 2011). Según Zalba y Villamil (2002) la especie incrementó 24 veces su ocupación en el área de estudio en los últimos 30 años del siglo XX y observaciones propias más recientes reflejan una continuidad en esta dinámica, reforzando la idea de que la invasión aún está en la fase de expansión (Williamson, 1996).

Según el análisis de sensibilidad realizado, el estadio con mayor influencia sobre la tasa de crecimiento poblacional es el de las *Semillas almacenadas en el dosel* (SD). Implementar medidas de manejo que se enfoquen en este estadio puede resultar complejo, excepto si se consideran opciones de controladores biológicos que actúen sobre las semillas, como ha sido sugerido para el control del pino de Aleppo en Sudáfrica (Lennox et al., 2009). Más allá de esta alternativa, las acciones de manejo pueden orientarse hacia la detección temprana del establecimiento de individuos de acuerdo con la ubicación de los adultos reproductores y la dirección predominante de los vientos (Capítulo 3 de la tesis). Considerando que las semillas son seis millones de veces más abundantes que los individuos en cualquier otro estadio, en este caso resulta más apropiado considerar el análisis de elasticidad (Cox et al., 2018). Este análisis estima cuánto cambia la tasa de crecimiento debido a un cambio proporcional en cada parámetro. El análisis de elasticidad señala al estadio *Adulto 1* como el más afectado por modificaciones en sus tasas vitales. Estos acuerdan con la segunda hipótesis propuesta que postulaba que la supervivencia del primer estadio adulto es la más sensible, e indican que las acciones de manejo centradas en individuos de siete a 14 años podrían resultar las más efectivas para frenar la tasa de expansión de la población. Según Hartshorn (1975), el potencial reproductivo máximo de un organismo

ocurre justo cuando entra en la etapa de reproducción y reducir la supervivencia de este estadio del ciclo de vida tendría un fuerte efecto sobre la dinámica poblacional. Esto puede deberse a que, si bien los Adultos 2, 3 y 4 tienen mayores tasas de fertilidad, al dirigir las acciones de manejo al estadio anterior se eliminan los individuos antes de que lleguen a completar su potencial reproductivo, evitando de esta manera que actúen como dispersores de semillas (lo cual ocurriría si el manejo se enfocara en los estadios Adultos 2, 3 o 4).

Cuando se considera la estocasticidad dentro del modelo, se observa que se mantiene la tendencia de crecimiento de la población con una λ incluso mayor que para las proyecciones determinísticas. Este resultado concuerda con la tercera hipótesis planteada: la población de *P. halepensis* muestra una tendencia de incremento, aun considerando una variabilidad estocástica.

En este punto cabe preguntarse por qué esta tendencia de crecimiento poblacional no ha resultado hasta el momento en la ocupación completa del sistema serrano por parte del pino de Aleppo. Al respecto es importante considerar que la tasa de crecimiento poblacional, λ , no permite una predicción explícita del tamaño futuro de una población, sino que proyecta qué tan rápido ésta crecería si las condiciones siguieran siendo las mismas que cuando se midieron los parámetros demográficos (Caswell, 2001; Crone et al., 2011), lo que rara vez ocurre. Las tasas vitales se encuentran influenciadas por múltiples factores (como el clima, la herbivoría o los incendios) y suelen variar tanto en el tiempo como en el espacio (Ramula et al., 2008). Si bien los análisis estocásticos incorporan variabilidad en las tasas vitales, se trata de una variación aleatoria dentro de un determinado rango, además, en el modelo desarrollado para esta tesis se considera que los datos se distribuyen normalmente, lo cual podría no reflejar la realidad. Por otro lado, en muchos ambientes las fluctuaciones se producen de forma no aleatoria durante un período de tiempo largo, lo que provoca una autocorrelación temporal significativa. Así, Buckley y colaboradores (2010) comparan matrices de múltiples poblaciones y múltiples matrices por población para 50 plantas perennes que incluye hierbas, gramíneas, arbustos y árboles. Según este trabajo, la mayoría de las tasas de crecimiento poblacionales disminuyen durante el período de observación y se autocorrelacionaron negativamente entre años; es decir, tasas de crecimiento de la población superiores a la media tendieron a ser seguidas por tasas de crecimiento inferiores a la media. Esto indica que la secuencia de condiciones ambientales es esencial para determinar la tasa de crecimiento en poblaciones de plantas y, por lo tanto, debe incorporarse en las

predicciones de la dinámica de la población. En el modelo desarrollado en esta tesis, el rango de variación de algunos de los parámetros demográficos, como la germinación y el establecimiento, se estimó en base a muestreos realizados durante una corta ventana temporal (uno a dos años), lo que prácticamente excluye la posibilidad de detectar fluctuaciones asociadas con cambios no aleatorios en el ambiente. La dinámica poblacional puede, además, variar sustancialmente entre poblaciones dentro de una misma especie debido a diferencias locales en las condiciones bióticas y abióticas (Sebert-Cuvillier et al., 2008). A escalas espaciales grandes, las diferencias demográficas entre poblaciones no suelen ser despreciables (Jongejans et al., 2010). La distribución espacial de la especie no se incluyó en el modelo matricial generado, lo que limita su capacidad predictiva. Otro aspecto no considerado en este análisis es la densidad-dependencia. La competencia intraespecífica de las plántulas por los recursos locales es una de las causas frecuentes de mortalidad durante la etapa juvenil en árboles (Sebert-Cuvillier et al., 2007). En el caso de *Pinus halepensis*, más del 90% de las semillas liberadas se dispersan a 20 m o menos del árbol parental (Nathan & Ne'eman, 2000). Es decir que la especie destina gran parte de su potencial reproductivo a agrandar bosquecillos ya establecidos donde, por otra parte, las densidades post-reclutamiento necesariamente se reducen en respuesta a la competencia. Más allá de estas limitaciones, el modelo desarrollado resulta una herramienta eficaz para identificar componentes demográficos clave y explorar los posibles efectos de distintos escenarios ambientales y de manejo.

Cuando se analizó el efecto de la topografía sobre la dinámica poblacional de *P. halepensis* se observó que la mayor tasa de crecimiento se asocia con las laderas ubicadas al sudoeste del cordón serrano principal y a altitud media, en concordancia con la cuarta hipótesis planteada (inciso a). De acuerdo con los resultados presentados en el capítulo 1 de esta tesis, los sitios ubicados al sudoeste a altitud media reúnen condiciones favorables para una mayor tasa de germinación y de supervivencia de plántulas. Considerando los resultados del efecto de la topografía sobre la población de pino de Aleppo, priorizar las acciones de manejo del lado sudoeste del cordón serrano sería la estrategia más eficiente.

Las simulaciones que incorporan el efecto del pastoreo por caballos cimarrones muestran que la población de pino de Aleppo aumenta tanto con pastoreo como sin pastoreo, con una tasa de crecimiento levemente inferior para el segundo caso. Aunque la diferencia no es notable en los valores de λ , el tamaño poblacional a los 50 años de la proyección sí es considerablemente más grande en situaciones con

pastoreo. Estos resultados concuerdan con la cuarta hipótesis planteada, inciso (b) y con otros trabajos que exponen que pastizales naturales bien conservados serían más resilientes a la invasión de especies exóticas (de Villalobos & Schwerdt, 2020; Holmgren, 2002; Yannelli et al., 2018).

Las simulaciones que consideran el efecto de la frecuencia de incendios sobre la dinámica poblacional muestran que la tasa de crecimiento es mayor a 1, incluso con fuegos cada tres y cada cinco años en promedio, lo cual iría en contra de la cuarta hipótesis planteada, inciso (c). No obstante, en el 15% de las iteraciones con un fuego en promedio cada 3 años la población se extingue. Además, la mediana de adultos a los 50 años de la proyección es de apenas 26 individuos (a partir de un tamaño inicial de 149 individuos), de manera que con esta frecuencia promedio de incendios la población llega a un estado en el que la erradicación podría ser factible. Las mayores tasas de crecimiento corresponden a incendios cada 9 y 11 años, en promedio. Al aumentar estos intervalos, la tasa toma valores más pequeños. En el pino de Aleppo las condiciones propias de los incendios producen la liberación masiva de semillas (tanto de conos seróticos como no seróticos) y las condiciones post-incendio en general favorecen el establecimiento de nuevas plántulas (Rejmánek, 1999; Rejmanek & Richardson, 1996). Con intervalos intermedios de fuego, este reclutamiento masivo sería el causante del crecimiento poblacional. Cuando el intervalo entre fuegos aumenta también lo hace el intervalo entre liberaciones masivas de semillas y, en consecuencia, la tasa de crecimiento se reduce. Es importante tomar en cuenta que, si bien la tasa de crecimiento es mayor a intervalos intermedios de fuego, no sucede lo mismo con el tamaño poblacional. Éste crece de manera lineal al aumentar λ y resulta máximo cuando los incendios ocurren cada 20 años en promedio.

En las simulaciones en las que se combinan el efecto del pastoreo con el fuego, la tasa de crecimiento es siempre mayor a 1 y aumenta al disminuir la probabilidad de incendios. El tamaño poblacional de los adultos a los 50 años de la proyección resulta superior que los proyectados para los mismos intervalos de fuego sin considerar el pastoreo. Cabe aclarar que en este análisis se omiten los efectos sinérgicos de los factores considerados y que podrían resultar críticos, como por ejemplo el efecto del pastoreo sobre la recuperación de la vegetación luego de un incendio, o, de manera recíproca, el efecto del pastoreo sobre la frecuencia y la intensidad de los incendios por la modulación sobre la biomasa.

Al evaluar el efecto de la remoción de individuos adultos de la población se observó que la tasa de crecimiento disminuye al aumentar la intensidad del manejo (lo que equivale a disminuir la tasa de supervivencia de los adultos), pero se mantiene mayor a 1 para todas las situaciones consideradas. Estos resultados no contradicen la hipótesis 4.d de este capítulo de la tesis. Si bien el tamaño poblacional a los 50 años de la proyección es alto en todos los casos, removiendo anualmente el 80% de los individuos adultos la población disminuye en un orden de magnitud respecto de las demás condiciones de manejo. En términos de impactos sobre el ambiente, esta diferencia podría resultar importante. Cabe destacar el enorme esfuerzo que se requiere para controlar la población si el manejo se basa exclusivamente en la remoción de ejemplares. En este caso es conveniente considerar la erradicación como una alternativa de manejo dado que implica pasar de 80 a 100% en una especie que resulta sencilla de detectar y con ejemplares de fácil remoción (sin rebrote, sin banco de semillas persistente en el suelo). Neutralizar el arribo de nuevos propágulos (de acuerdo con las estrategias planteadas en el capítulo 3 de la tesis) será imprescindible si se persigue este objetivo. Los resultados de estas simulaciones ponen de manifiesto la dificultad de controlar una especie invasora una vez establecida y la importancia de la detección temprana y acción precoz en los sitios donde todavía no alcanzó la invasión (Anderson et al., 2014; Brancatelli & Zalba, 2018; Leung et al., 2002; Wittenberg & Cock, 2001; Ziller et al., 2007, entre otros).

Cuando se analizó el efecto combinado del control poblacional y de los incendios sobre la dinámica poblacional del pino de Aleppo se observó que manteniendo una remoción anual de la mitad los individuos adultos la población crece aún con incendios tan frecuentes como uno cada cinco años. Estos resultados van en contra de la cuarta hipótesis planteada, inciso (e). Sin embargo, es importante considerar que con una probabilidad de fuego de 0.2 la población se encuentra extinta a los 100 años de la simulación en el 6% de los casos. Además, la mediana del tamaño poblacional a los 50 años de la proyección es de 203 individuos, es decir que se trata de una situación deseable para contener el avance de la invasión y mantener la población a bajas densidades. Con la misma probabilidad de fuego, pero sin manejo, se proyecta una población casi 400 veces más grande.

Al analizar en conjunto los efectos del pastoreo, el manejo y los incendios sobre la dinámica poblacional de *P. halepensis* se observa que todas las tasas de crecimiento son mayores a 1 y relativamente grandes, contrario a lo que se plantea en la hipótesis. El mayor valor de lambda se presenta a intervalos de fuego cada nueve

años en promedio, no así el tamaño poblacional que aumenta al disminuir la probabilidad de incendios. Estos resultados coinciden con los obtenidos para las simulaciones que consideran sólo el fuego. Con $pF = 0.2$ (esto es, un incendio cada cinco años en promedio), en cinco iteraciones de cada 100 la población se encuentra extinta a los 100 años de la simulación y la mediana de adultos a los 50 años es menor a 800 individuos. Este tipo de situaciones (es decir con una población adulta menor a 1000 individuos) permitirían una contención efectiva de la invasión, a través de un manejo sostenido a largo plazo.

Cuando se analiza el efecto del manejo de la población mediante fuegos prescritos, se observa que con frecuencias iguales o mayores a siete años es posible lograr una reducción poblacional que permita detener el avance de la invasión, coincidiendo con la hipótesis planteada (4.f) Con fuegos cada tres años se logra la extinción local en un tiempo relativamente corto (43 años). En Sudáfrica el fuego prescrito ha sido utilizado como una herramienta de manejo para el control de pinos invasores mediante acciones de manejo dirigidas a imitar la frecuencia natural de este disturbio de manera de favorecer a la vez la recuperación y la conservación de las comunidades de plantas naturales (Van Wilgen, 2009). Se desconoce cuál sería la frecuencia natural de incendios en los pastizales serranos del sudoeste bonaerense, aunque algunos autores reportan que sería cada cinco o seis años en ambientes cercanos del Caldenal (Peláez, 2014; Peláez et al., 2012). En este caso puede resultar útil plantear una estrategia de manejo adaptativo activo que incluya los resultados del modelo presentado en este capítulo y al mismo tiempo recabe datos acerca de la recuperación del pastizal y la posible reinvasión de pinos. De esta manera se podría obtener información acerca de cuál es la frecuencia óptima de quemas que permita detener el avance de la invasión y sea compatible con la conservación a largo plazo de la biodiversidad del pastizal nativo. La política tradicional de manejo del fuego en las áreas naturales protegidas de la Argentina, y en el PPET en particular, ha sido la de evitar los incendios por todos los medios posibles. Esta política resulta en acumulaciones de biomasa que hacen que los incendios, cuando finalmente se producen, sean particularmente intensos (Rodríguez Souilla, 2020). A la luz de los resultados de esta tesis, la decisión de evitar el fuego puede resultar en la promoción involuntaria de la invasión de pinos. En cualquier caso, una política de fuegos prescritos debería implementarse de manera tal de evitar posibles efectos negativos sobre la conservación de los suelos, sobre todo considerando la vulnerabilidad de las áreas montañosas a la erosión (Cingolani et al. 2013).

P. halepensis presenta mecanismos adaptativos que han evolucionado en respuesta a eventos de fuego, como la serotinia y la regeneración obligada a partir de semillas (Goubitz et al., 2004; Nathan et al., 1999; Nathan & Ne'eman, 2004). En las áreas donde esta especie invade, el fuego presenta un rol primario en el proceso de establecimiento y expansión de sus poblaciones (Richardson & Higgins, 2000), lo que ha sido postulado también para el área de estudio (Zalba et al., 2008). En las simulaciones realizadas que consideran el efecto combinado del fuego y alguna otra situación, se observa en general que el destino de la población está determinado mayormente por la probabilidad de ocurrencia de incendios. Esto pone de manifiesto la importancia de este factor en el desarrollo de la invasión. Queda claro en este capítulo de la tesis que los incendios pueden actuar como promotores de la invasión o como agentes de control dependiendo, básicamente, de la frecuencia con que ocurren.

En el modelo se considera como “población extinta” aquella que llega a abundancia cero (no sobrevive ningún individuo de ninguno de los estadios considerados). Esto implica que, aún la presencia de una única semilla se considera como una población no extinta. Si bien en términos puros no es correcto hablar de erradicación si aún queda algún individuo viable, en términos prácticos se podría estar subestimando las situaciones en las que la población disminuye tanto como para que una intervención de manejo se considere exitosa.

El modelo desarrollado en este capítulo brinda una comprensión más amplia de la dinámica poblacional de la especie en el área de estudio y permite priorizar acciones de manejo eficientes para disminuir el avance de la invasión. Integrar este modelo matricial con un modelo de dispersión de *P. halepensis* en la región, considerando los resultados del capítulo 3 de esta tesis, permitiría generar un modelo espacialmente explícito que incluya la heterogeneidad ambiental en el análisis y posibilite predicciones acerca de la expansión de la especie en el área. Además, el modelo desarrollado puede ser parametrizado y ajustado para otras especies de características análogas, como por ejemplo pinos invasores en otras regiones del país.

Conclusiones y recomendaciones de manejo

Conclusiones y recomendaciones de manejo

El estudio de los parámetros demográficos de *P. halepensis* y de sus variaciones en el área aportan información clave para la comprensión de la dinámica de la invasión. Las diferencias encontradas en el porcentaje de emergencia y establecimiento de la especie de acuerdo con la topografía y las condiciones locales de hábitat, podrían explicar algunas de las variaciones en el comportamiento invasivo del pino de Aleppo. A su vez, tanto el crecimiento como la reproducción muestran variaciones de acuerdo con los mismos parámetros fisiográficos. Estos resultados ponen de manifiesto que el destino de los propágulos de esta especie (y, por consiguiente, de la invasión) está fuertemente ligado con las condiciones de los sitios donde se arriban las semillas, resaltando la importancia del desarrollo de modelos de dispersión que predigan esta dinámica. En ese sentido esta tesis reveló que el análisis de las características del viento, como vector de dispersión, particularmente durante la época de liberación de semillas (noviembre a marzo), y bajo las condiciones ambientales más propicias para la apertura de los conos (temperatura mayor a 20 °C), combinado con la ubicación de los árboles fuente, permiten predecir las zonas de arribo más probables para las semillas. Disponer de esta información facilita la organización de las tareas de control de manera de optimizar los recursos para un manejo más eficiente, particularmente mediante la eliminación prioritaria de árboles fuente que propaguen semillas hacia áreas altamente invasibles y, de manera complementaria, a través del monitoreo y la detección precoz de áreas de arribo en función de semilleros ubicados fuera del alcance de las acciones de control.

Las laderas ubicadas al sudoeste de la divisoria principal de aguas del cordón serrano, a mediana y alta altitud son las que presentan mayores tasas de reclutamiento (emergencia y establecimiento). Es allí, en consecuencia, donde deberían concentrarse las acciones de detección temprana y remoción precoz de ejemplares. Los individuos adultos creciendo en ambientes de altura exhiben una tasa de crecimiento más alta y una liberación más temprana de semillas respecto de los que crecen en los valles. Además, la liberación de semillas ocurre antes en las laderas orientadas al sudoeste que en las orientadas al noreste. Por otro lado, la dirección predominante del viento en la época de liberación de semillas del pino de Aleppo señala al sudeste como la principal dirección de avance de la invasión, y la velocidad resulta compatible con eventos de dispersión a larga distancia. El análisis

conjunto de estos resultados permite recomendar la eliminación prioritaria de los ejemplares adultos ubicados sobre la línea de cumbres, y en los tramos más altos de los cerros, y realizar controles frecuentes (cada no más de ocho años, considerando la edad reproductiva mínima de *P. halepensis* en ese ambiente) de manera de evitar que los ejemplares que pudieran llegar y desarrollarse allí alcancen la edad de liberación de semillas. La remoción de núcleos poblacionales reproductivos creciendo por fuera de la reserva, hacia el noroeste, permitiría disminuir la probabilidad de establecimiento de nuevos focos de invasión. Siguiendo el mismo razonamiento, la progresión del control de la especie debería ser desde el noroeste hacia el sudeste y, en términos temporales, teniendo en cuenta que si las tareas de corte se desarrollan entre los meses de abril y septiembre se evita un nuevo pulso de liberación masiva de semillas.

El modelo poblacional para *P. halepensis* desarrollado en esta tesis fue ideado desde la perspectiva de la identificación de las opciones de manejo más apropiadas para controlar la invasión en el área de estudio.

En primera instancia se pudo identificar la etapa de vida que va de los siete a los 14 años como la de mayor influencia sobre la tasa de crecimiento poblacional. Sin embargo, cuando se modela la dinámica poblacional considerando la remoción a distintas intensidades de ejemplares adultos resulta evidente la dificultad y el esfuerzo que podría implicar disminuir el avance de la invasión exclusivamente mediante el corte de individuos en esta categoría. Tasas de remoción de hasta el 80% de los árboles, lo que representa un esfuerzo de control muy significativo no alcanzan a revertir las tendencias de crecimiento poblacional. Esta situación destaca la importancia de implementar acciones de prevención o de control en condiciones iniciales de baja densidad, y resulta, por el contrario, una mala noticia al momento de enfrentar estadios avanzados, con alta abundancia de árboles. Afortunadamente, las perspectivas de intervención exitosa cambian cuando se modela la relación de la especie con el fuego. Los incendios modulan las poblaciones del pino de Aleppo, tanto en su región nativa como en la de estudio, y los resultados de esta tesis muestran que este disturbio puede funcionar como promotor del proceso de invasión o como un agente controlador, dependiendo de la frecuencia con que ocurra. Los fuegos prescritos, aplicados con una frecuencia igual o mayor a siete años, consiguen, por

sí solos o combinados con la extracción mecánica de ejemplares, desacelerar el crecimiento de la población e incluso llevarla a la extinción local.

Agradecimientos

En primer lugar, quisiera agradecer a la Dra. Verónica Gil, del Departamento de Geografía y Turismo de la Universidad del Sur, quien colaboró con modelos de elevación digital de la región de estudio y nos facilitó información y contactos pertinentes para los datos meteorológicos. También a la Bolsa de Cereales de Bahía Blanca, quienes brindaron los datos meteorológicos utilizados en el capítulo 3.

A lo largo de los años en que se fue forjando esta tesis, me tocó vivir muchas experiencias de aprendizaje y crecimiento no sólo en lo profesional sino también en lo personal. Experiencias que a su vez fueron creando un ecotono entre estos dos aspectos de mí (personal/profesional) en el que me siento particularmente cómoda. Fueron años intensos. A veces la responsabilidad de estar cursando un doctorado me resultó pesada y estresante, pero mi familia y afectos me ayudaron a cargarla. Otras veces las vivencias personales fueron duras y dolorosas, y entonces pude apoyarme en compañeras y compañeros de trabajo y nutrirme de la pasión por lo que hago. No es posible plasmar en palabras todo lo aprendido, tanto crecimiento y tanta gratitud. Se trata de un camino transitado en conjunto, interactuando, compartiendo. Se trata de mucho, muchísimo más que un “objetivo” cumplido.

Quisiera destacar lo importante y fundamental que ha resultado en toda mi formación el hecho de contar con un sistema educativo gratuito y de libre acceso. Agradezco a cada uno de los profesores, profesoras y profesionales en general que colaboraron de una manera u otra en mi educación. Y agradezco especialmente a quienes trabajan activamente por seguir construyendo y mejorando la educación pública. Merece una mención especial Alexandra Elbakyan, quien en mi opinión ha hecho un gran aporte a la ciencia y sin cuyas ideas probablemente resultaría mucho más difícil acceder a la información necesaria para completar una tesis.

Hacia mis Directores mi agradecimiento es enorme. Han aportado a mi formación en lo profesional y personal mucho más de lo que pudiera requerir la función. A Sergio le agradezco porque contagia. Contagia optimismo, alegría, curiosidad, ganas de hacer. Contagia respeto, humildad, empatía y simpatía. Estando cerca de Sergio tengo la sensación de que se puede mejorar el mundo y de que vale la pena intentarlo. Le agradezco por cultivar este vínculo más allá de cualquier etiqueta formal, por estar a disposición y saber comprender. Por promover la horizontalidad en el trabajo y por enseñar con el ejemplo. A Pepi le agradezco un montón por elegir estar, por formar parte de este proyecto y meterle tantas ganas siempre. Gracias por la paciencia, por explicarme y volverme a explicar. Gracias por hablarme con claridad,

pero sobre todo con honestidad. Sus aportes a este trabajo fueron valiosísimos. A Pepi lo considero mi amigo y agradezco por eso también. Ha sido un honor y enorme placer trabajar con ambos. Me han hecho sentir “compañera” a pesar de no estar a la altura de semejantes titanes.

Trabajar en un lugar que se sienta como en casa, es invaluable. Gracias a todos los integrantes de Gekko, que me recibieron como una más de la familia desde el primer día. Les agradezco a cada uno de uds. los almuerzos compartidos, los mates (de “antes de”, cuando sí se compartían), las charlas random... Gracias por ayudarme a mantener un poquito más a raya esta fobia social que he ido desarrollando y por apoyarme cuando lo personal y laboral se mezclaron. A Yanni y Ale que me abrieron su casa para que pueda participar de cursos o clases sin viajar tanto, gracias. Un orgullo formar parte de tremendo equipo.

A mi familia amplia les agradezco la ayuda que de una manera u otra me han sabido brindar a lo largo de mis años de doctorado. Gracias por los momentos compartidos, algunos alegres y otros no tanto. Y gracias por saber comprender las ausencias también. En particular agradezco a mi mamá, Ita. Es por su esfuerzo, dedicación y constancia que yo he tenido la oportunidad de estudiar lo que me apasiona y la voluntad para concretarlo. Las virtudes que puedo llegar a tener como persona, se las debo a ella. Gracias.

A mis compañeros de vida, de aventuras, mis personas favoritas en el mundo: no tengo palabras para describir cuánto les agradezco el apoyo que me han dado a lo largo de esta etapa. Me ayudaron en todas las tareas que pudieron, me acompañaron a los muestreos cada vez que se presentó la oportunidad, me escucharon, me sostuvieron, me animaron a seguir. Se bancaron mi cansancio, mi malhumor, que no pudiera estar en muchas ocasiones. Comprendieron, esperaron, me cuidaron. Maxi: gracias por seguirme eligiendo cada día, por reinventarnos y crecer juntos, por animarte a construir conmigo (en todas las acepciones posibles de la palabra). Tahl: tu apoyo es incondicional y puro. Te agradezco cada palabra, cada abrazo, sonrisa y mirada. Agradezco tu paciencia y tolerancia. Sos mi motor. Y no puedo dejar de nombrar a Tesla, integrante reciente de la familia. Ella trajo, entre otras cosas, esa inyección de alegría que vino tan bien en este final de etapa. Ustedes son parte fundamental de lo que soy, hacen que todo lo demás tenga sentido. No hubiese podido llegar hasta acá sin su presencia. Juntos, creamos sueños y los hacemos realidad. ¡Sigamos así!

El proceso de concepción de una tesis doctoral en general es largo e intenso, en mi caso lo fue. Ver plasmado gran parte de ese trabajo en un documento, me genera mucha satisfacción. Pensar que tal vez en algún momento la información que el documento contiene pudiera interesar o acaso resultar de utilidad a alguien más, me emociona. Sin embargo, hay otra parte del proceso, la más esencial quizá, que no queda representada aquí. Lo inmaterial, lo intangible, lo imponderable de tantas horas en las sierras, del asombro, de lo compartido, de las vivencias... eso se queda en mí. Y lo agradezco.

Bibliografía

- Acosta, R.H., Pacheco, K.P., Jiménez, F.R., & Ochoa, G.V. (2018). Análisis Estadístico Descriptivo e Inferencial de la Velocidad y Dirección del viento en la Costa Caribe Colombiana. *Espacios* 39, 1–11.
- Agee, J.K. (1998). Fire and pine ecosystems in Richardson DM (ed) *Ecology and Biogeography of Pinus*. pp 193–218
- Amiotti, N.M., 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.R., Vázquez, M.B., & Zalba, S.M. (2017). Generalist dispersers promote germination of an alien fleshy-fruited tree invading natural grasslands. *PLoS One* 12, e0172423.
- Andersen, G.L., Krzywinski, K., Gjessing, Ha.K., & Pierce, R.H. (2016). Seed viability and germination success of *Acacia tortilis* along land-use and aridity gradients in the Eastern Sahara. *Ecology and Evolution*. 6, 256–266.
- Anderson, L.G., White, P.C., Stebbing, P.D., Stentiford, G.D., & Dunn, A.M. (2014). Biosecurity and vector behaviour: evaluating the potential threat posed by anglers and canoeists as pathways for the spread of invasive non-native species and pathogens. *PLoS One* 9(4), e92788.
- Ayari, A., & Khouja, M.L. (2014). Ecophysiological variables influencing Aleppo pine seed and cone production: a review. *Tree Physiology* 34, 426–437.
- Ayari, A., Moya, D., Rejeb, M.N., Ben Mansoura, A., Albouchi, A., De Las Heras, J., Fezzani, T., & Henchi, B. (2011). Geographical variation on cone and seed production of natural *Pinus halepensis* Mill. forests in Tunisia. *Journal of Arid Environments*. 75, 403–410.
- Barbéro, M., Loisel, R., Quézel, P., Richardson, D.M., & Romane, F. (1998). Pines of the Mediterranean basin. *Ecology and Biogeography of Pinus*. Cambridge University Press, Cambridge, 153–170.
- Baskin, Y. (2002). *A plague of rats and rubbervines: the growing threat of species invasions*. Washington: Island Press.
- Baskin, C.C., & Baskin, J.M. (2001). *Seeds: Ecology, Biogeography, and Evolution of Dormancy and Germination*. Academic Press Inc., San Diego, USA.

- Becker, T., Dietz, H., Billeter, R., Buschmann, H., & Edwards, P.J. (2005). Altitudinal distribution of alien plant species in the Swiss Alps. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*. 7, 173–183.
- Begon, M., Harper, J.L., & Townsend, C.R. (1986). *Ecology. Individuals, populations and communities*. Blackwell scientific publications.
- Bello-Rodríguez, V., Cubas, J., Fernández, Á.B., Del Arco Aguilar, M.J., & González-Mancebo, J.M. (2020). Expansion dynamics of introduced *Pinus halepensis* Miller plantations in an oceanic island (La Gomera, Canary Islands). *Forest Ecology and Management*. 474, 118374.
- Bertonatti, C., & Corcuera, J. (2000). *Situación ambiental argentina 2000*. Fundación Vida Silvestre Argentina. Buenos Aires, Argentina.
- Beshai, R.A., Truong, D., Henry, A., and Sorte, C. (2021). Biotic resistance or invasional meltdown? Diversity reduces invasibility but not exotic dominance in southern California epibenthic communities. *Research Square*. <https://orcid.org/0000-0001-5319-2235>
- Bilenca, D., & Miñarro, F. (2004). *Identificación de áreas valiosas de pastizal en las pampas y campos de Argentina, Uruguay y sur de Brasil*. Fundación Vida Silvestre Argentina, Buenos Aires, Argentina.
- Bivand, R.S., Pebesma, E.J., Gómez-Rubio, V. & Pebesma, E.J. (2008). *Applied spatial data analysis with R*. Springer, New York.
- Blackburn, T.M., Pyšek, P., Bacher, S., Carlton, J.T., Duncan, R.P., Jarošík, V., Wilson, J.R., & Richardson, D.M. (2011). A proposed unified framework for biological invasions. *Trends in Ecology & Evolution*. 26, 333–339.
- Blair, J., Nippert, J., & Briggs, J. (2014). *Grassland Ecology 14. Ecology and the Environment*. 389.
- del Blanco, L.S. (2014). Ecología evolutiva de la reproducción en dos pinos mediterráneos: *Pinus pinaster* Ait. y *Pinus halepensis* Mill. *Revista Ecosistemas* 23, 112–114.
- Blessig, A. (1995). *Guía completa para entender la Meteorología*. Editorial de Vecchi S.A. Barcelona, España. Colección Artes, Oficios y Profesiones.

- Bohrer, G., & Treep, J. (2020). Putting wind dispersal in context. *Nature Climate Change* 10, 807–808.
- Bóo, R.M., Peláez, D.V., Bunting, S.C., Elfa, O.R., and Mayor, M.D. (1996). Effect of fire on grasses in central semi-arid Argentina. *Journal of Arid Environment* 32, 259–269.
- Boulant, N., Kunstler, G., Rambal, S., & Lepart, J. (2008). Seed supply, drought, & grazing determine spatio-temporal patterns of recruitment for native & introduced invasive pines in grasslands. *Diversity and Distribution* 14, 862–874.
- Boulli, A., Baaziz, M., & M'Hirit, O. (2001). Polymorphism of natural populations of *Pinus halepensis* Mill. in Morocco as revealed by morphological characters. *Euphytica* 119, 309.
- Box, G.E. (1979). Robustness in the strategy of scientific model building. In *Robustness in Statistics*. Elsevier, pp. 201–236.
- Braga, R.R., Ribeiro, V.M., Padial, A.A., Thomaz, S.M., Affonso, I. de P., Wojciechowski, J., dos Santos Ribas, L.G., Cunha, E.R., Tiburcio, V.G., and Vitule, J.R.S. (2020). Invasional meltdown: an experimental test and a framework to distinguish synergistic, additive, and antagonistic effects. *Hydrobiologia*. 847, 1603–1618.
- Brancatelli, G.I., & Zalba, S.M. (2018). Vector analysis: a tool for preventing the introduction of invasive alien species into protected areas. *Nature Conservation*. 24, 43.
- Brancatelli, G.I., Amodeo, M.R., & Zalba, S.M. (2021). Seedling emergence and survival of invasive pines in Argentinian mountain grasslands. *Biological Invasions*. 23, 903–918.
- Brancatelli, G.I.E., Amodeo, M.R., Cuevas, Y.A., & Zalba, S.M. (2020). Invasive pines in Argentinian grasslands: lessons from control operations. *Biological Invasions*. 22, 473–484.
- Broncano, M.J., Riba, M., & Retana, J. (1998). Seed germination and seedling performance of two Mediterranean tree species, holm oak (*Quercus ilex* L.) and Aleppo pine (*Pinus halepensis* Mill.): a multifactor experimental approach. *Plant Ecology*. 138, 17–26.

- Bruce, M., & Shernock, E. (2002). Stage based population projection matrices and their biological applications.
<https://citeseerx.ist.psu.edu/viewdoc/download?doi=10.1.1.7.1990&rep=rep1&type=pdf>. Consultado en abril 2021.
- Buchadas, A., Vaz, A.S., Honrado, J.P., Alagador, D., Bastos, R., Cabral, J.A., Santos, M., & Vicente, J.R. (2017). Dynamic models in research and management of biological invasions. *Journal of Environmental Management*. 196, 594–606.
- Buckley, H.L., & Freckleton, R.P. (2010). Understanding the role of species dynamics in abundance–occupancy relationships. *Journal of Ecology*. 98, 645–658.
- Buckley, Y.M., Briese, D.T., & Rees, M. (2003). Demography and management of the invasive plant species *Hypericum perforatum*. Using multi-level mixed-effects models for characterizing growth, survival and fecundity in a long-term data set. *Journal Applied Ecology*. 40, 481–493.
- Buckley, Y.M., Rees, M., Paynter, Q., & Lonsdale, M. (2004). Modelling integrated weed management of an invasive shrub in tropical Australia. *Journal Applied Ecology*. 41, 547–560.
- Buckley, Y.M., Brockerhoff, E., Langer, L., Ledgard, N., North, H., & Rees, M. (2005). Slowing down a pine invasion despite uncertainty in demography and dispersal. *Journal Applied Ecology*. 42, 1020–1030.
- Buckley, Y.M., Ramula, S., Blomberg, S.P., Burns, J.H., Crone, E.E., Ehrlén, J., Knight, T.M., Pichancourt, J., Quested, H., and Wardle, G.M. (2010). Causes and consequences of variation in plant population growth rate: a synthesis of matrix population models in a phylogenetic context. *Ecology Letters* 13, 1182–1197.
- Bueis, T., Bravo, F., Pando, V., & Turrión, M.-B. (2017). Site factors as predictors for *Pinus halepensis* Mill. productivity in Spanish plantations. *Annals of Forest Science*. 74, 6.
- Bugmann, H. (2001). Global change and mountain regions (No. 363.73874 G562g). A. Becker (Ed.). Stockholm, Sweden: IGBP.
- Bullock, J.M., & Clarke, R.T. (2000). Long distance seed dispersal by wind: measuring and modelling the tail of the curve. *Oecologia* 124, 506–521.

- Bullock, J.M., White, S.M., Prudhomme, C., Tansey, C., Perea, R., & Hooftman, D.A. (2012). Modelling spread of British wind-dispersed plants under future wind speeds in a changing climate. *Journal of Ecology*. 100, 104–115.
- Bullock, J.M., González, L.M., Tamme, R., Götzenberger, L., White, S.M., Pärtel, M., & Hooftman, D.A.P. (2017). A synthesis of empirical plant dispersal kernels. *Journal of Ecology*. 105, 6–19.
- Burgos, J.J. (1971). Clima de la Provincia de Buenos Aires en relación con la vegetación natural y el suelo. En Cabrera, A. (Eds.). *Flora de la provincia de Buenos Aires*. Colección científica INTA, Buenos Aires, Argentina. pp. 33-100.
- Burke, A. (2003). Inselbergs in a changing world — global trends. *Diversity Distributions*. 9, 375–383.
- Burns, J.H., Pardini, E.A., Schutzenhofer, M.R., Chung, Y.A., Seidler, K.J., and Knight, T.M. (2013). Greater sexual reproduction contributes to differences in demography of invasive plants and their noninvasive relatives. *Ecology* 94, 995–1004.
- Cabrera, A. (1976) *Regiones Fitogeográficas Argentinas*. En: Parodi LR (ed.) *Enciclopedia Argentina de agricultura y jardinería*, tomo 2, fascículo 2. Edición ACME. Argentina.
- Campo de Ferreras, A., Capelli de Steffens, A., & Diez, P. (2004). *El clima del suroeste bonaerense*. Departamento de Geografía y Turismo. Universidad Nacional del Sur. Bahía Blanca, Argentina.
- Cannas, S.A., Marco, D.E., & Páez, S.A. (2003). Modelling biological invasions: species traits, species interactions, and habitat heterogeneity. *Mathematical Biosciences* 183, 93–110.
- Caplat, P., Nathan, R., & Buckley, Y.M. (2012a). Seed terminal velocity, wind turbulence, and demography drive the spread of an invasive tree in an analytical model. *Ecology* 93, 368–377.
- Caplat, P., Coutts, S., & Buckley, Y.M. (2012b). Modeling population dynamics, landscape structure, and management decisions for controlling the spread of invasive plants. *Annals of the New York Academy of Sciences*. 1249, 72–83.

- Caplat, P., Hui, C., Maxwell, B.D., & Peltzer, D.A. (2014). Cross-scale management strategies for optimal control of trees invading from source plantations. *Biological Invasions*. 16, 677–690.
- Casado, A.L., Gil, V., and Campo, A.M. (2007). Consecuencias de la variación de la disponibilidad hídrica en la cuenca del arroyo El Belisario. Buenos Aires, Argentina. *Revista Huellas N 11*, 9–26.
- Castro, J., Zamora, R., Hodar, J.A., & Gomez, J.M. (2004). Seedling establishment of a boreal tree species (*Pinus sylvestris*) at its southernmost distribution limit: consequences of being in a marginal Mediterranean habitat. *Journal of Ecology*, 92(2), 266-277.
- Castro, J., Zamora, R., Hodar, J.A., & Gómez, J.M. (2005). Ecology of seed germination of *Pinus sylvestris* L. at its southern, Mediterranean distribution range. *Forest Systems*. 14, 143–152.
- Caswell, H. (2001). Matrix population models: construction, analysis, and interpretation. In *Matrix Population Models: Construction, Analysis and Interpretation*, pp. 722–722.
- Caswell, H. (2006). Matrix population models. *Enycl. Environmetrics* 3.
- Caswell, H. (2019). *Sensitivity analysis: matrix methods in demography and ecology*. Springer Nature.
- Cavaleri, M.A., Ostertag, R., Cordell, S., & Sack, L. (2014). Native trees show conservative water use relative to invasive trees: results from a removal experiment in a Hawaiian wet forest. *Conservation Physiology* 2.
- Chalkowski, K., Lepczyk, C.A., & Zohdy, S. (2018). Parasite Ecology of Invasive Species: Conceptual Framework and New Hypotheses. *Trends in Parasitology*. 34, 655–663.
- Chambel, M.R., Climent, J., Pichot, C., & Ducci, F. (2013). Mediterranean pines (*Pinus halepensis* Mill. and *brutia* Ten.). In *Forest Tree Breeding in Europe*, Springer. pp. 229–265.
- Chaneton, E.J., Perelman, S.B., Omacini, M., & León, R.J. (2002). Grazing, environmental heterogeneity, and alien plant invasions in temperate Pampa grasslands. *Biological Invasions* 4, 7–24.

- Charles, H., & Dukes, J.S. (2008). Impacts of invasive species on ecosystem services. In *Biological Invasions*, Springer. pp. 217–237.
- Chebez, J.C. (2005). *Guía de las Reservas Naturales de la Argentina (Vol.3)*. Editorial Albatros.
- Cingolani, A.M., Vaieretti, M. V., Giorgis, M. A., La Torre, N. & Renison, D. (2013) Can livestock and fires convert the sub-tropical mountain rangelands of central Argentina into a rocky desert? *The Rangeland Journal* 35: 285–297
- Climent, J., Prada, M.A., Calama, R., Chambel, M.R., Ron, D.S. de, & Alía, R. (2008). To grow or to seed: ecotypic variation in reproductive allocation and cone production by young female Aleppo pine (*Pinus halepensis*, Pinaceae). *American Journal of Botany*. 95, 833–842.
- Condés, S., & García-Robredo, F. (2012). An empirical mixed model to quantify climate influence on the growth of *Pinus halepensis* Mill. stands in South-Eastern Spain *Forest Ecology and Management*. 284, 59–68.
- Connell, J.H. (1971). On the role of natural enemies in preventing competitive exclusion in some marine animals and in rain forest trees. *Dynamics of populations*. 298, 312.
- Cox, A.R., Robertson, R.J., Fedy, B.C., Rendell, W.B., & Bonier, F. (2018). Demographic drivers of local population decline in Tree Swallows (*Tachycineta bicolor*) in Ontario, Canada. *The Condor* 120, 842–851.
- Cozzani, N. (2002). Efectos del pastoreo por caballos cimarrones sobre comunidades de aves del pastizal pampeano. Tesina Licenciatura en Biología. Universidad Nacional del Sur. Bahía Blanca, Argentina.
- Crone, E.E., Menges, E.S., Ellis, M.M., Bell, T., Bierzychudek, P., Ehrlén, J., Kaye, T.N., Knight, T.M., Lesica, P. & Morris, W.F. (2011). How do plant ecologists use matrix population models? *Ecology Letters* 14, 1–8
- Cuevas, Y.A. (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, Y.A. (2010). Claves ecológicas para la restauración de un pastizal natural invadido por *Pinus halepensis*. Tesis de Doctorado. Universidad Nacional del Sur, Bahía Blanca, Buenos Aires, Argentina.
- Cuevas, Y.A., & Zalba, S.M. (2010). Recovery of native grasslands after removing invasive pines. *Restoration Ecology*. 18, 711–719.
- Dalgleish, H.J., Koons, D.N. & Adler, P.B. (2010). Can life-history traits predict the response of forb populations to changes in climate variability? *Journal of Ecology* 98, 209–217.
- Daskalidou, E.N., & Thanos, C.A. (1996). Aleppo pine (*Pinus halepensis*) postfire regeneration: the role of canopy and soil seed banks. *Journal of the International Association of Wildland Fire*. 6, 59–66.
- Daskalidou, E.N., & Thanos, C.A. (2004). Postfire regeneration of Aleppo pine – the temporal pattern of seedling recruitment. *Plant Ecology*. 171, 81–89.
- Davies, K.W., & Sheley, R.L. (2007a). Influence of Neighboring Vegetation Height on Seed Dispersal: Implications for Invasive Plant Management. *Weed Science*. 55, 626–630.
- Davies, K.W., & Sheley, R.L. (2007b). A Conceptual Framework for Preventing the Spatial Dispersal of Invasive Plants. *Weed Science*. 55, 178–184.
- Davis, M.A., Grime, J.P., & Thompson, K. (2000). Fluctuating resources in plant communities: a general theory of invasibility. *Journal of Ecology*. 88, 528–534.
- Debain, S., Curt, T., & Lepart, J. (2005). Indirect effects of grazing on the establishment of *Pinus sylvestris* and *Pinus nigra* seedlings in calcareous grasslands in relation to resource level. *Écoscience* 12, 192–201.
- Del Campo, A.D., Cerrillo, R.M.N., Hermoso, J., & Ibáñez, A.J. (2007). Relationships between site and stock quality in *Pinus halepensis* Mill. reforestation on semiarid landscapes in eastern Spain. *Annals of forest science*. 64, 719–731.
- Dezzotti, A., Sbrancia, R., Mortoro, A., & Monte, C. (2009). Invasión biológica de *Pinus ponderosa* y *Pinus contorta*: estudio de caso de una plantación en la Patagonia noroccidental. *Investigación Agraria: Sistemas y Recursos Forestales*. 18, 181–191.

- Di Giacomo, A.S., & Abril, M.S. (2005). Áreas importantes para la conservación de las aves en la Argentina: sitios prioritarios para la conservación de la biodiversidad. *Temas de naturaleza y conservación. Aves Argentinas. Asociación Ornitológica del Plata, Buenos Aires.* 5:1-514.
- Doiny Cabré, P., & Lejarraga, R. (2007). *Aves de Sierra de la Ventana.* Ed. Autor Bahía Blanca.
- Doren, R.F., Volin, J.C., & Richards, J.H. (2009). Invasive exotic plant indicators for ecosystem restoration: An example from the Everglades restoration program. *Ecological Indicators.* 9, S29–S36.
- Duboscq-Carra, V.G., Fernandez, R.D., Haubrock, P.J., Dimarco, R.D., Angulo, E., Ballesteros-Mejia, L., Diagne, C., Courchamp, F., & Nuñez, M.A. (2021). Economic impact of invasive alien species in Argentina: a first national synthesis. *NeoBiota* 67, 329.
- Dullinger, S., Dirnböck, T., & Grabherr, G. (2003). Patterns of Shrub Invasion into High Mountain Grasslands of the Northern Calcareous Alps, Austria. *Arctic, Antarctic, and Alpine Research.* 35, 434–441.
- Ehrlén, J., & van Groenendael, J. (1998). Direct Perturbation Analysis for Better Conservation. *Conservation Biology.* 12, 470–474.
- Elbalola, A.A. (2021). Evidence for increased competitive ability (EICA) in *Prosopis juliflora* (Sw.) Dc (mesquite) under *P. juliflora*-*Portulaca oleracea* L.(purslane) field competition. *African Journal of Ecology.* 59, 1075–1079.
- Epanchin-Niell, R.S., & Hastings, A. (2010a). Controlling established invaders: integrating economics and spread dynamics to determine optimal management. *Ecology Letters.* 13, 528–541.
- Epperson, B. (1992). Spatial structure of genetic variation within populations of forest trees. *Population Genetics of Forest Trees.* 257–278.
- Eriksson, O., & Ehrlén, J. (1992). Seed and microsite limitation of recruitment in plant populations. *Oecologia* 91, 360–364.
- Espelta, J.M., Arnan, X., & Rodrigo, A. (2011). Non-fire induced seed release in a weakly serotinous pine: climatic factors, maintenance costs or both? *Oikos.* 120, 1752–1760.

- Ezard, T.H.G., Bullock, J.M., Dalglish, H.J., Millon, A., Pelletier, F., Ozgul, A., & Koons, D.N. (2010). Matrix models for a changeable world: the importance of transient dynamics in population management. *Journal of Applied Ecology*. 47, 515–523.
- Ferrio, J., Florit, A., Vega, A., Serrano, L., & Voltas, J. (2003). Δ 13 C and tree-ring width reflect different drought responses in *Quercus ilex* and *Pinus halepensis*. *Oecologia*. 137, 512–518.
- Fiori, S., Scorolli, A., & Zalba, S. (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.
- Fonseca, C.R., Guadagnin, D.L., Emer, C., Masciadri, S., Germain, P., & Zalba, S.M. (2013). Invasive alien plants in the Pampas grasslands: a tri-national cooperation challenge. *Biological Invasions*. 15, 1751–1763.
- Fox, J., & Weisberg, S. (2019). An R companion to applied regression. Thousand Oaks, California: Sage Publications, Inc.
- Foxcroft, L.C., Pyšek, P., Richardson, D.M., & Genovesi, P. (2013). Plant invasions in protected areas: patterns, problems and challenges. Springer Science & Business Media.
- Foxcroft, L.C., Pyšek, P., Richardson, D.M., Genovesi, P., & MacFadyen, S. (2017). Plant invasion science in protected areas: progress and priorities. *Biological Invasions*. 19, 1353–1378.
- Frangi & Botinno (1995). Comunidades vegetales de la Sierra de la Ventana, provincia de Buenos Aires, Argentina. *Revista de la Facultad de Agronomía, La Plata*. 71, 93–133.
- Froude, V.A. (2011). Wilding conifers in New Zealand: status report. Report prepared for the Ministry of Agriculture and Forestry. Pacific Eco-Logic, Bay of Islands.
- Fujiwara, M., & Takada, T. (2017). Environmental stochasticity. Els 1–8.
- Gasque, M., & García-Fayos, P. (2004). Interaction between *Stipa tenacissima* and *Pinus halepensis*: consequences for reforestation and the dynamics of grass steppes in semi-arid Mediterranean areas. *Forest Ecology and Management*. 189, 251–261.

- Gentili, J.O., & Gil, V. (2013). Variabilidad temporal de las precipitaciones en vertientes opuestas del Sistema de Ventania, Buenos Aires, Argentina. *Revista Universitaria de Geografía*. 22, 147–166.
- Gil, V. (2011). Variabilidad espacial y temporal de las precipitaciones. Cuenca Alta del río Sauce Grande, Sistema de Ventania. *GAEA Actas Científicas CNG* 72, 127–139.
- Gil, V., & Campo de Ferreras, A. (2006). Procesos de Vertientes en el área del Abra de la Ventana. Partido de Tornquist, provincia de Buenos Aires. *Actas VI Jornada Nacional de Geografía Física, Río Gallegos*. 59–65.
- Girard, F., Vennetier, M., Guibal, F., Corona, C., Ouarmim, S., & Herrero, A. (2012). *Pinus halepensis* Mill. crown development and fruiting declined with repeated drought in Mediterranean France. *European Journal of Forest Research*. 131, 919–931.
- Gorgens, A., & Van Wilgen, B. (2004). Invasive alien plants and water resources in South Africa: current understanding, predictive ability and research challenges: Working for Water. *South African Journal of Science*. 100, 27–33.
- Gornish, E.S., & James, J.J. (2016). Interactions among habitat, management, and demography for an invasive annual grass. *Plant Ecology*. 217, 1247–1258.
- 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.
- Griffith, A.B., Salguero-Gómez, R., Merow, C., & McMahon, S. (2016). Demography beyond the population. *Journal of Ecology*. 104, 271–280.
- Guadagnin, D.L., Zalba, S.M., Costa-Gorriz, B., Fonseca, C.R., Nebbia, A.J., de Villalobos, A., Emer, C., Sanhueza, C., Wendland, E., & Perello, L. (2009). Árvores e arbustos exóticos invasores no Bioma Pampa-questões ecológicas, culturais e socioeconômicas de um desafio crescente. *Campos Sulinos Conserv. E Uso Sustentable Biodiversidade*. 300–316.
- Guichard, F. (2004). Competition landscapes: scaling up local biotic and abiotic processes in heterogeneous environments. *Theoretical Population Biology*. 66, 101–111.

- Gurevitch, J., Fox, G.A., Fowler, N.L., & Graham, C.H. (2016). Landscape demography: Population change and its drivers across spatial scales. *The Quarterly review Biology*. 91, 459–485.
- Hannah L, Carr JL, Lankerani A (1996). Human disturbance and natural habitat: a biome level analysis of a global data set. *Biological Conservation*. 76 (2), 209-209.
- Hartshorn, G.S. (1975). A matrix model of tree population dynamics. In *Tropical Ecological Systems*, Springer. pp. 41–51.
- Helluy, M., Prévosto, B., Cailleret, M., Fernandez, C., & Balandier, P. (2020). Competition and water stress indices as predictors of *Pinus halepensis* Mill. radial growth under drought. *Forest Ecology and Management*. 460, 117877.
- Higgins, S.I., & Richardson, D.M. (1996). A review of models of alien plant spread. *Ecological Modelling*. 87, 249–265.
- Higgins, S.I., & Richardson, D.M. (1998). Pine invasions in the southern hemisphere: modelling interactions between organism, environment and disturbance. *Plant Ecology*. 135, 79–93.
- Higgins, S.I., & Richardson, D.M. (1999). Predicting Plant Migration Rates in a Changing World: The Role of Long-Distance Dispersal. *The American Naturalist* 153, 464–475.
- Higgins, S.I., Richardson, D.M., Cowling, R.M., & Trinder-Smith, T.H. (1999). Predicting the landscape-scale distribution of alien plants and their threat to plant diversity. *Conservation Biology*. 13, 303–313.
- Hijmans, R.J., Van Etten, J., Cheng, J., Mattiuzzi, M., Sumner, M., Greenberg, J.A., Lamigueiro, O.P., Bevan, A., Racine, E.B., & Shortridge, A. (2015). Package ‘raster.’ *R Package* 734.
- Hobbs, R.J., & Mooney, H.A. (2005). Invasive species in a changing world: the interactions between global change and invasives. *Scope-Scientific Committee on Problems of the Environment International Council of Scientific Unions*. 63, 310.
- Hodgins, K.A., Bock, D.G., and Rieseberg, L.H. (2018). Trait evolution in invasive species. *Annual Plant Reviews Online* 459–496.

- Hodgson, D.J., & Townley, S. (2004). Methodological insight: Linking management changes to population dynamic responses: the transfer function of a projection matrix perturbation. *Journal of Applied Ecology*. 41, 1155–1161.
- Holmgren, M. (2002). Exotic Herbivores as Drivers of Plant Invasion and Switch to Ecosystem Alternative States. *Biological Invasions*. 4, 25–33.
- Howe, H.F., & Smallwood, J. (1982). Ecology of seed dispersal. *Annual review of ecology and systematics*. 13, 201–228.
- Huffman, A., Martinuzzi, R.J., & Sezer, D. (2021). An Exploratory Analysis of Wind Patterns of Alberta, Canada. *Environmental Modeling & Assessment*. 1–25.
- Hui, C., Roura-Pascual, N., Brotons, L., Robinson, R.A., & Evans, K.L. (2012). Flexible dispersal strategies in native and non-native ranges: environmental quality and the ‘good–stay, bad–disperse’ rule. *Ecography*. 35, 1024–1032.
- Hulme, P.E. (2003). Biological invasions: winning the science battles but losing the conservation war? *Oryx*. 37, 178–193.
- Hulme, P.E. (2020). Plant invasions in New Zealand: global lessons in prevention, eradication and control. *Biological Invasions*. 22(5), 1539-1562.
- Inderjit, M.W., & Colautti, R.I. (2005). The ecology of biological invasions: past, present and future. *Invasive plants: Ecological and Agricultural Aspects*. pp. 19-43.
- Isaac, L.A. (1930). Seed flight in the Douglas fir region. *Journal of Forestry*. 28, 492–499.
- Ithurrart, L.S. (2015). Efectos de la defoliación luego de la quema de gramíneas perennes nativas, palatables y no palatables, en el sudoeste bonaerense. Tesis de Doctorado. Universidad Nacional del Sur, Bahía Blanca, Buenos Aires, Argentina.
- IUCN (2018). Guidelines for invasive species planning and management on islands. Cambridge, UK and Gland, Switzerland: IUCN. viii + 40 pp.
- Izhaki, I., Henig-Sever, N., & Ne’Eman, G. (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.

- Janzen, D.H. (1970). Herbivores and the number of tree species in tropical forests. *The American Naturalist*. 104, 501–528.
- Jeschke, J.M., Keesing, F., & Ostfeld, R.S. (2013). Novel Organisms: Comparing Invasive Species, GMOs, and Emerging Pathogens. *AMBIO*. 42, 541–548.
- Jobbágy, E.G., & Jackson, R.B. (2003). Patterns and mechanisms of soil acidification in the conversion of grasslands to forests. *Biogeochemistry*. 64, 205–229.
- Jobbágy, E.G., Acosta, A.M., & Noretto, M.D. (2013). Rendimiento hídrico en cuencas primarias bajo pastizales y plantaciones de pino de las sierras de Córdoba (Argentina). *Ecología Austral*. 23, 87–96.
- Jongejans, E., Jorritsma-Wienk, L.D., Becker, U., Dostál, P., Mildén, M., and De Kroon, H. (2010). Region versus site variation in the population dynamics of three short-lived perennials. *Journal of Ecology* 98, 279–289.
- Kaccoliris, F. 2017. *Pristidactylus casuhatiensis*. The IUCN Red List of Threatened Species 2017: e.T203152A2761185. <https://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2017-2.RLTS.T203152A2761185.en>. Downloaded on 05 November 2021
- Kassambara, A., Kosinski, A., Biecek, P., & Fabian, S. (2019a). *Survminer*: drawing survival curves using 'ggplot2'. 2019. R Package Version 04 4.
- Keitt, T.H. (2010). *rgdal*: Bindings for the Geospatial Data Abstraction Library, R package version 0.6-28. [Httpcran R-Proj. Orgpackage Rgdal](http://cran.R-Project.org/package=Rgdal).
- Kerr, N.Z., Baxter, P.W., Salguero-Gómez, R., Wardle, G.M., & Buckley, Y.M. (2016). Prioritizing management actions for invasive populations using cost, efficacy, demography and expert opinion for 14 plant species world-wide. *Journal of applied Ecology*. 53, 305–316.
- Kitikidou, K., Papageorgiou, A., Milios, E., & Stampoulidis, A. (2016). Preliminary individual tree growth model, site index model “mortality” model for Aleppo pine (*Pinus halepensis* MILL.) in Chalkidiki (northern Greece). *Ciência Florestal*. 26, 1247–1257.
- Klock, M. (2009). Using demographic models to manage Chinese privet (*Ligustrum sinense* Lour.). LSU Masters Theses.
- Körner, C. (2003). *Alpine Plant Life: Functional Plant Ecology of High Mountain Ecosystems*. 2nd edition Springer-Verlag Berlin Heidelberg. N. Y. 47–128.

- Körner, C. (2007). The use of 'altitude' in ecological research. *Trends in Ecology & Evolution*. 22, 569–574.
- Kristensen, M.J., & Frangi, J.L. (1995). Mesoclimas de pastizales de la Sierra de la Ventana. *Ecología Austral*. 5, 55–64.
- Kristensen, M.J., & Frangi, J.L. (1996). Mesoclimas de roquedales de la Sierra de la Ventana. *Ecología Austral*. 6, 115–122.
- Lamont, B.B., Le Maitre, D., Cowling, R., & Enright, N. (1991). Canopy seed storage in woody plants. *The Botanical Review*. 57, 277–317.
- Landenberger, R.E., Kota, N.L., & McGraw, J.B. (2007). Seed dispersal of the non-native invasive tree *Ailanthus altissima* into contrasting environments. *Plant Ecology*. 192, 55–70.
- Lara-Romero, C., Robledo-Arnuncio, J.J., García-Fernández, A., & Iriando, J.M. (2014). Assessing intraspecific variation in effective dispersal along an altitudinal gradient: a test in two Mediterranean high-mountain plants. *PLoS One* 9, e87189.
- Lavi, A., Perevolotsky, A., Kigel, J., Noy-Meir, I., & Hermy, M. (2005). Invasion of *Pinus halepensis* from plantations into adjacent natural habitats. *Applied Vegetation Science*. 8, 85–92.
- Le Houerou, H. (1974). Fire and vegetation in the Mediterranean basin. *Proceedings of the Annual Tall Timbers Fire Ecology Conference*. 13:237-277.
- Le Maitre, D.C., van Wilgen, B.W., Gelderblom, C.M., Bailey, C., Chapman, R.A., & Nel, J.A. (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.
- Ledgard, N. (1988). Spread of introduced trees in New Zealand's rangelands--South Island high country experience. Review-Tussock Grassland and Mountain Lands Institute.
- Ledgard, N. (2001). The spread of lodgepole pine (*Pinus contorta*, Dougl.) in New Zealand. *Forest Ecology and Management*. 141, 43–57.
- Ledgard, N. (2008). Assessing risk of the natural regeneration of introduced conifers or wilding spread. *New Zealand Plant Protection*. 61, 91–97.

- Lennox, C.L., Hoffmann, J.H., Coutinho, T.A., & Roques, A. (2009). A threat of exacerbating the spread of pitch canker precludes further consideration of a cone weevil, *Pissodes validirostris*, for biological control of invasive pines in South Africa. *Biological Control*. 50, 179–184.
- Leung, B., Lodge, D.M., Finnoff, D., Shogren, J.F., Lewis, M.A., & Lamberti, G. (2002). An ounce of prevention or a pound of cure: bioeconomic risk analysis of invasive species. *Proceedings of the Royal Society of London*. 269, 2407–2413.
- Leung, B., Roura-Pascual, N., Bacher, S., Heikkilä, J., Brotons, L., Burgman, M.A., Dehnen-Schmutz, K., Essl, F., Hulme, P.E., Richardson, D.M., et al. (2012). TEASing apart alien species risk assessments: a framework for best practices. *Ecology Letters*. 15, 1475–1493.
- Lewis, M.A., Petrovskii, S.V., & Potts, J.R. (2016). Introduction. In *The Mathematics Behind Biological Invasions*, M.A. Lewis, S.V. Petrovskii, & J.R. Potts, eds. Cham: Springer International Publishing, pp. 1–18.
- Lines, E., Zavala, M., Ruiz-Benito, P., & Coomes, D. (2020). Capturing juvenile tree dynamics from count data using Approximate Bayesian Computation. *Ecography*. 43, 406–418.
- Lodge, D.M., Williams, S., Maclsaac, H.J., Hayes, K.R., Leung, B., Reichard, S., Mack, R.N., Moyle, P.B., Smith, M., Andow, D.A., et al. (2006). *Biological Invasions: Recommendations for U.s. Policy and Management*. *Ecological Applications*. 16, 2035–2054.
- Long, M.A. (2018). *Especies comunes y raras en la flora de las sierras australes bonaerenses: causas históricas, ecológicas y ambientales. Parte I. Tesis de Doctorado*. Universidad Nacional del Sur, Bahía Blanca, Buenos Aires, Argentina.
- Long, M., & Grassini, C. (1997). *Actualización del conocimiento florístico del Parque Provincial Ernesto Tornquist. Informe final del convenio de colaboración recíproca Ministerio de asuntos Agrarios Provincia de Buenos Aires y Universidad Nacional del Sur*.
- Long, M.A., Peter, G., & Villamil, C.B. (2004). La familia Asteraceae en el sistema de Ventania (Buenos Aires, Argentina). *Boletín Sociedad Argentina de Botánica*. 39, 159–169.

- Loydi, A., & Distel, R.A. (2010). Diversidad florística bajo diferentes intensidades de pastoreo por grandes herbívoros en pastizales serranos del Sistema de Ventania, Buenos Aires. *Ecología Austral*. 20, 281–291.
- Loydi, A., & Zalba, S.M. (2009). Feral horses dung piles as potential invasion windows for alien plant species in natural grasslands. In *Herbaceous Plant Ecology: Recent Advances in Plant Ecology*, A.G. Van der Valk, ed. Dordrecht: Springer Netherlands, pp. 107–116.
- Luengos Vidal, E.M. (2009). Organización espacial de *Pseudalopex gymnocercus* en los pastizales pampeanos. Tesis Doctoral, Departamento de Biología, Bioquímica y Farmacia, Universidad Nacional del Sur, Bahía Blanca.
- de Luis, M., Novak, K., Raventós, J., Gričar, J., Prislán, P., & Čufar, K. (2011). Cambial activity, wood formation and sapling survival of *Pinus halepensis* exposed to different irrigation regimes. *Forest Ecology and Management*. 262, 1630–1638.
- Mack, R.N., Simberloff, D., Mark Lonsdale, W., Evans, H., Clout, M., & Bazzaz, F.A. (2000). Biotic Invasions: Causes, Epidemiology, Global Consequences, and Control. *Ecological applications*. 10, 689–710.
- Maguire, L.A. (2004). What can decision analysis do for invasive species management? *Risk Analysis: An International Journal*. 24, 859–868.
- Mang, T., Essl, F., Moser, D., Kleinbauer, I., & Dullinger, S. (2018). An integrated, spatio-temporal modelling framework for analysing biological invasions. *Diversity Distributions*. 24, 652–665.
- Manso, R., Fortin, M., Calama, R., & Pardos, M. (2013). Modelling seed germination in forest tree species through survival analysis. The *Pinus pinea* L. case study. *Forest Ecology and Management*. 289, 515–524.
- Marchioro, C.A., & Krechemer, F.S. (2021). Prevention is better than cure: Integrating habitat suitability and invasion threat to assess global biological invasion risk by insect pests under climate change. *Pest Management Science*.
- Mark, A.F., & Dickinson, K.J. (2008). Maximizing water yield with indigenous non-forest vegetation: a New Zealand perspective. *Frontiers in Ecology and the Environment*. 6, 25–34.

- Mast, J.N., Veblen, T.T., & Hodgson, M.E. (1997). Tree invasion within a pine/grassland ecotone: an approach with historic aerial photography and GIS modeling. *Forest Ecology and Management*. 93, 181–194.
- Matthews, S. (2005). *Sudamérica invadida: el creciente peligro de las especies exóticas invasoras*. Programa Mundial sobre Especies Invasoras. (No. Gn2946). Editorial Offset Boliviana
- Matthysen, E. (2012). Multicausality of dispersal: a review. *Dispersal ecology and evolution*. 27, 3–18.
- Maxwell, B.D., & Ghera, C. (1992). The influence of weed seed dispersion versus the effect of competition on crop yield. *Weed Technology*. 6, 196–204.
- Mazza, G., & Tricarico, E. (Eds.) (2018). *Invasive species and human health*. Vol. 10, CABI.
- McConnachie, M.M., van Wilgen, B.W., Richardson, D.M., Ferraro, P.J., & Forsyth, A.T. (2015a). Estimating the effect of plantations on pine invasions in protected areas: a case study from South Africa. *J. Appl. Ecol.* 52, 110–118.
- McConnachie, M.M., van Wilgen, B.W., Richardson, D.M., Ferraro, P.J., & Forsyth, A.T. (2015b). Estimating the effect of plantations on pine invasions in protected areas: a case study from South Africa. *Journal of Applied Ecology*. 52, 110–118.
- McGeoch, M.A., Genovesi, P., Bellingham, P.J., Costello, M.J., McGrannachan, C., & Sheppard, A. (2016). Prioritizing species, pathways, and sites to achieve conservation targets for biological invasion. *Biological Invasions*. 18, 299–314.
- McNair, J.N., Sunkara, A., & Frobish, D. (2012). How to analyse seed germination data using statistical time-to-event analysis: non-parametric and semi-parametric methods. *Seed Science Research*. 22, 77–95.
- Melbourne, B.A., Cornell, H.V., Davies, K.F., Dugaw, C.J., Elmendorf, S., Freestone, A.L., Hall, R.J., Harrison, S., Hastings, A., & Holland, M. (2007). Invasion in a heterogeneous world: resistance, coexistence or hostile takeover? *Ecology Letters*. 10, 77–94.
- Michalijos, M.P. (2018). *Estudio del riesgo de incendio forestal en un sector de la Comarca de la Sierra de la Ventana utilizando geotecnologías*. Tesis de

- Doctorado. Universidad Nacional del Sur, Bahía Blanca, Buenos Aires, Argentina.
- Michalijos, M.P., & Uboldi, J. (2013). Propuesta metodológica para la evaluación de áreas afectadas por incendios mediante el uso de imágenes satelitales (Sierra de la Ventana, Argentina). *Revista de Geografía Norte Grande*. 223–234.
- Moody, M.E., & Mack, R.N. (1988). Controlling the spread of plant invasions: the importance of nascent foci. *Journal of Applied Ecology*. 25, 1009–1021.
- Mooney, H.A., Mack, R., McNeely, J.A., McNeely, J.A., Neville, L.E., Schei, P.J., & Waage, J.K. (2005). *Invasive alien species: a new synthesis* Scientific Committee on Problems of the Environment (SCOPE), Paris, France.
- Morris, W.F., & Doak, D.F. (2002). *Quantitative conservation biology*. Sinauer Sunderland Mass. USA.
- Münzbergová, Z., Hadincová, V., Wild, J., Herben, T., & Marešová, J. (2010). Spatial and temporal variation in dispersal pattern of an invasive pine. *Biological Invasions*. 12, 2471–2486.
- Nabaes D. (2011). Impacto de las hozadas del chancho salvaje (*Sus scrofa*) en el Parque Provincial Ernesto Tornquist. Tesis de licenciatura, Universidad Nacional del Sur, Bahía Blanca.
- Nadal-Sala, D., Sabaté, S., & Gracia, C. (2017). Importancia relativa de la profundidad del suelo para la resiliencia de los bosques de pino carrasco (*Pinus halepensis* Mill.) frente al incremento de aridez debido al cambio climático. *Revista Ecosistemas*. 26, 18-26–26.
- Nathan, R. (2006). Long-distance dispersal of plants. *Science*. 313, 786–788.
- Nathan, R., & Muller-Landau, H.C. (2000). Spatial patterns of seed dispersal, their determinants and consequences for recruitment. *Trends in Ecology & Evolution*. 15, 278–285.
- Nathan, R., & Ne'eman, G. (2004). Spatiotemporal dynamics of recruitment in Aleppo pine (*Pinus halepensis* Miller). *Plant Ecology*. 171, 123–137.
- Nathan, R., Safriel, U., Noy-Meir, I., & Schiller, G. (1996). Samara's aerodynamic properties in *Pinus halepensis* Mill., a colonizing tree species, remain constant despite considerable variation in morphology. *Preservation of our world in the*

- wake of change. Israel Society for Ecology and Environmental Quality Sciences, Jerusalem, Israel, 553-556.
- Nathan, R., Safriel, U.N., 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, U.N., 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., Safriel, U.N., & Noy-Meir, I. (2001). Field Validation and Sensitivity Analysis of a Mechanistic Model for Tree Seed Dispersal by Wind. *Ecology*. 82, 374–388.
- Nathan, R., Schurr, F.M., Spiegel, O., Steinitz, O., Trakhtenbrot, A., & Tsoar, A. (2008). Mechanisms of long-distance seed dispersal. *Trends in Ecology & Evolution*. 23, 638–647.
- Nathan, R., & Ne'eman, G. (2000). Serotiny, seed dispersal and seed predation in *Pinus halepensis*. In: Ne'eman G. and Trabaud L. (eds), *Ecology, Biogeography and Management of Pinus halepensis and P. brutia Ecosystems in the Mediterranean Basin*. Backhuys Publishers, Leiden, pp. 105–118.
- 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.
- Ne'eman, G., Goubitz, S., Werger, M.J.A., & Shmida, A. (2011). Relationships between tree size, crown shape, gender segregation and sex allocation in *Pinus halepensis*, a Mediterranean pine tree. *Annals of Botany*. 108, 197–206.
- Nentwig, W. (2007). Biological Invasions: why it Matters. In *Biological Invasions*, W. Nentwig (ed.) Berlin, Heidelberg: Springer Berlin Heidelberg, pp. 1–6.
- Neubert, M.G., & Caswell, H. (2000). Demography and Dispersal: Calculation and Sensitivity Analysis of Invasion Speed for Structured Populations. *Ecology*. 81, 1613–1628.
- Núñez, M., Pauchard, A., & Ricciardi, A. (2020). Invasion Science and the Global Spread of SARS-CoV-2. *Trends in Ecology & Evolution*, 35(8), 642-645.

- Nuñez, M.A., Chiuffo, M.C., Torres, A., Paul, T., Dimarco, R.D., Raal, P., Policelli, N., Moyano, J., García, R.A., & Van Wilgen, B.W. (2017). Ecology and management of invasive Pinaceae around the world: progress and challenges. *Biological Invasions*. 19, 3099–3120.
- Okubo, A., & Levin, S.A. (1989). A Theoretical Framework for Data Analysis of Wind Dispersal of Seeds and Pollen. *Ecology*. 70, 329–338.
- Olivar, J., Bogino, S., Spiecker, H., & Bravo, F. (2012). Climate impact on growth dynamic and intra-annual density fluctuations in Aleppo pine (*Pinus halepensis*) trees of different crown classes. *Dendrochronologia*. 30, 35–47.
- Olivar, J., Bogino, S., Rathgeber, C., Bonnesoeur, V., & Bravo, F. (2014). Thinning has a positive effect on growth dynamics and growth–climate relationships in Aleppo pine (*Pinus halepensis*) trees of different crown classes. *Annals of Forest Science*. 71, 395–404.
- Omary, A.A. (2011). Effects of aspect and slope position on growth and nutritional status of planted Aleppo pine (*Pinus halepensis* Mill.) in a degraded land semi-arid area of Jordan. *New Forests*. 42, 285–300.
- Ozay, C., & Celiktas, M.S. (2016). Statistical analysis of wind speed using two-parameter Weibull distribution in Alaçatı region. *Energy Conversion and Management*. 121, 49–54.
- Paiaro, V., Mangeaud, A., & Pucheta, E. (2007). Alien seedling recruitment as a response to altitude and soil disturbance in the mountain grasslands of central Argentina. *Plant Ecology*. 193, 279–291.
- Papadopoulos, A., Tolica, K., Pantera, A., & Maheras, P. (2009). Investigation of the annual variability of the Aleppo pine tree-ring width: the relationship with the climatic conditions in the Attica basin. *Global Nest Journal*. 11, 583–592.
- Parodi, L.R. (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.
- Pauchard, A., Kueffer, C., Dietz, H., Daehler, C.C., Alexander, J., Edwards, P.J., Arévalo, J.R., Cavieres, L.A., Guisan, A., Haider, S., et al. (2009). Ain't no mountain high enough: plant invasions reaching new elevations. *Frontiers in Ecology and the Environment*. 7, 479–486.

- Peláez, D.V. (2014). Informe científico de investigador: Peláez, Daniel Valerio (2013-2014).
- Peláez, D.V., Andrioli, R.J., Elia, O.R., Bontti, E.E., Tomas, M.A., Peláez, D.V., Andrioli, R.J., Elia, O.R., Bontti, E.E., and Tomas, M.A. (2012). Response of woody species to different fire frequencies in semiarid rangelands of central Argentina. *The Rangeland Journal* 34, 191–197.
- Peltzer, D.A., & Köchy, M. (2001). Competitive effects of grasses and woody plants in mixed-grass prairie. *Journal of Ecology*. 89, 519–527.
- Pérez, C.A., & Frangi, J.L. (2000). Grassland Biomass Dynamics along an Altitudinal Gradient in the Pampa. *Rangeland Ecology & Management Archives*. 53, 518–528.
- Pesaresi, S., Biondi, E., Vagge, I., Galdenzi, D., & Casavecchia, S. (2017). The *Pinus halepensis* Mill. forests in the central-eastern European Mediterranean basin. *Plant Biosystems-An International Journal Dealing with all Aspects of Plant Biology*, 151(3), 512-529.
- Pfister, C.A., & Stevens, F.R. (2003). Individual Variation and Environmental Stochasticity: Implications for Matrix Model Predictions. *Ecology*. 84, 496–510.
- Picó, F.X. (2002). Desarrollo, análisis e interpretación de los modelos demográficos matriciales para la Biología de la Conservación. *Ecosistemas*. 11.
- Pimentel, D. (2014). *Biological invasions: economic and environmental costs of alien plant, animal, and microbe species*. CRC press.
- Pimentel, D., Zuniga, R., & Morrison, D. (2005). Update on the environmental and economic costs associated with alien-invasive species in the United States. *Ecological Economics*. 52, 273–288.
- Preisler, Y., Tatarinov, F., Grünzweig, J.M., Bert, D., Ogée, J., Wingate, L., Rotenberg, E., Rohatyn, S., Her, N., Moshe, I., et al. (2019). Mortality versus survival in drought-affected Aleppo pine forest depends on the extent of rock cover and soil stoniness. *Functional Ecology*. 33, 901–912.

- Puértolas, J., Gil, L., & Pardos, J.A. (2003). Effects of nutritional status and seedling size on field performance of *Pinus halepensis* planted on former arable land in the Mediterranean basin. *Forestry*. 76, 159–168.
- QGIS Development Team (2018) QGIS Geographic Information System. Open Source Geospatial Foundation Project. <http://qgis.osgeo.org>
- R-Core-Team (2019). R: A language and environment for statistical computing. Software versión 2.15.1. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.
- Ramula, S. (2014). Linking vital rates to invasiveness of a perennial herb. *Oecologia*. 174, 1255–1264.
- Ramula, S., Knight, T.M., Burns, J.H., and Buckley, Y.M. (2008). General guidelines for invasive plant management based on comparative demography of invasive and native plant populations. *Journal of Applied Ecology*. 45, 1124–1133.
- Rathgeber, C.B.K., Misson, L., Nicault, A., & Guiot, J. (2005). Bioclimatic model of tree radial growth: application to the French Mediterranean Aleppo pine forests. *Trees*. 19, 162–176.
- Rejmánek, M. (1999). Invasive plant species and invulnerable ecosystems. *Invasive Species and Biodiversity Management*. 79–102.
- Rejmanek, M., & Richardson, D.M. (1996). What Attributes Make Some Plant Species More Invasive? *Ecology*. 77, 1655–1661.
- Rejmánek, M., & Richardson, D.M. (2013). Trees and shrubs as invasive alien species – 2013 update of the global database. *Diversity and Distributions*. 19, 1093–1094.
- Renison, D., Hensen, I., Suarez, R., & Cingolani, A.M. (2006). Cover and growth habit of *Polylepis* woodlands and shrublands in the mountains of central Argentina: human or environmental influence? *Journal of Biogeography*. 33, 876–887.
- Retana, J., Espelta, J.M., Gracia, M., & Riba, M. (1999). Seedling Recruitment. In *Ecology of Mediterranean Evergreen Oak Forests*, F. Rodà, J. Retana, C.A. Gracia, & J. Bellot, eds. Berlin, Heidelberg: Springer Berlin Heidelberg, pp. 89–103.

- Reynolds, G.J., Gordon, T.R., & McRoberts, N. (2019). Projecting Monterey Pine (*Pinus radiata*) populations over time in the presence of various representations of Pitch Canker Disease, caused by *Fusarium circinatum*. *Forests* 10, 437.
- Richardson, D. (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, 140–144.
- Richardson, D.M. (1998). Forestry trees as invasive aliens. *Conservation Biology*. 12, 18–26.
- Richardson, D.M. (2000). Mediterranean pines as invaders in the Southern Hemisphere. *Ecology, Biogeography and Management*. 131–142.
- Richardson, D., & Rundel, P. (1998). Ecology and biogeography of *Pinus*: an introduction in Richardson DM (ed) *Ecology and Biogeography of Pinus*. pp 3–49
- Richardson, D.M., & Bond, W.J. (1991). Determinants of Plant Distribution: Evidence from Pine Invasions. *The American Naturalist*. 137, 639–668.
- Richardson, D.M., & Higgins, S.I. (2000). Pines as invaders in the southern hemisphere. In *Ecology and Biogeography of Pinus*. Cambridge University Press, pp 450-473
- Richardson, D.M., & Pyšek, P. (2006). Plant invasions: merging the concepts of species invasiveness and community invasibility. *Progress in Physical Geography*. 30, 409–431.
- Richardson, D.M., & Rejmánek, M. (2004). Conifers as invasive aliens: a global survey and predictive framework. *Diversity and Distributions*. 10, 321–331.
- Richardson, D.M., Williams, P.A., & Hobbs, R.J. (1994). Pine Invasions in the Southern Hemisphere: Determinants of Spread and Invadability. *Journal of Biogeography*. 21, 511–527.
- Richardson, D.M., Pyšek, P., Rejmánek, M., Barbour, M.G., Panetta, F.D., & West, C.J. (2000). Naturalization and invasion of alien plants: concepts and definitions. *Diversity and Distributions*. 6, 93–107.
- Richardson, D.M., Wilgen, B.W. van, & Nuñez, M.A. (2008). Alien conifer invasions in South America: short fuse burning? *Biological Invasions*. 10, 573–577.

- Rigolot, E. (2004). Predicting postfire mortality of *Pinus halepensis* Mill. and *Pinus pinea* L. *Plant Ecology*. 171, 139–151.
- del Río, M., Calama, R., & Montero, G. (2008). *Selvicultura de Pinus halepensis* Mill. Compendio de Selvicultura Aplicada en España. INIA y FUCOVASA. Madrid.
- del Río, M., Rodríguez-Alonso, J., Bravo-Oviedo, A., Ruíz-Peinado, R., Cañellas, I., & Gutiérrez, E. (2014a). Aleppo pine vulnerability to climate stress is independent of site productivity of forest stands in southeastern Spain. *Trees*. 28, 1209–1224.
- Rodríguez Souilla, J. (2020). Efecto de los incendios forestales sobre la pérdida de suelo superficial por erosión hídrica en la Cuenca del Arroyo Ventana. Tesis de grado en Ingeniería forestal. Facultad de Ciencias Agrarias y Forestales, Universidad Nacional de La Plata, Argentina.
- Rouget, M., Richardson, D.M., Milton, S.J., & 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.
- Rubira, J.L.P., Bueno, L.O., Lerena, S.D., & Estrada, I.R. (1996). Experiencias sobre control de la competencia herbácea en repoblaciones de terrenos agrícolas abandonados. Resultados de tres años en campo. *Cuadernos de la Sociedad Española de Ciencias Forestales*, (4), 119-126.
- Russell, J.C., & Blackburn, T.M. (2017). Invasive Alien Species: Denialism, Disagreement, Definitions, and Dialogue. *Trends in Ecology & Evolution*. 32, 312–314.
- Sagra, J., Moya, D., Plaza-Álvarez, P., Lucas-Borja, M., González-Romero, J., De las Heras, J., Alfaro-Sánchez, R., & Ferrandis, P. (2019). Prescribed fire effects on early recruitment of Mediterranean pine species depend on fire exposure and seed provenance. *Forest Ecology and Management*. 441, 253–261.
- Sakai, A.K., Allendorf, F.W., Holt, J.S., Lodge, D.M., Molofsky, J., With, K.A., Baughman, S., Cabin, R.J., Cohen, J.E., Ellstrand, N.C., et al. (2001). The Population Biology of Invasive Species. *Annual review of ecology and systematics*. 32, 305–332.

- Sala, O.E., Chapin, F.S., Armesto, J.J., Berlow, E., Bloomfield, J., Dirzo, R., Huber-Sanwald, E., Huenneke, L.F., Jackson, R.B., & Kinzig, A. (2000). Global biodiversity scenarios for the year 2100. *Science*. 287, 1770–1774.
- Sanhueza, C., & Zalba, S. (2014). Banco de semillas, germinación y longevidad de semillas de retama (*Spartium junceum*, Fabaceae): implicancias para su control. *Boletín Sociedad Argentina de Botánica*. 49, 67–76.
- Santamaría, J., Golo, R., Verdura, J., Tomas, F., Ballesteros, E., Alcoverro, T., Arthur, R. & Cebrián, E. (2022). Learning takes time: Biotic resistance by native herbivores increases through the invasion process. *Reserch Square*. <https://doi.org/10.21203/rs.3.rs-1295848/v1>
- Saracino, A., Pacella, R., Leone, V., & Borghetti, M. (1997). Seed dispersal and changing seed characteristics in a *Pinus halepensis* Mill. forest after fire. *Plant Ecology*. 130, 13–19.
- Sarasola, M.M., Rusch, V.E., Schlichter, T.M., & Ghersa, C.M. (2006). Invasión de coníferas forestales en áreas de estepa y bosques de ciprés de la cordillera en la Región Andino Patagónica. *Ecología Austral*. 16, 143–156.
- Sarkar, D. (2008). *Lattice: multivariate data visualization with R*. Springer Science & Business Media.
- Schüttler, E., & Karez, C.S. (2008). *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*. Oficina Regional de Ciencia, UNESCO.
- Scorolli, A. (2007). *Dinámica poblacional y organización social de caballos cimarrones en el Parque Provincial Ernesto Tornquist*. Tesis de Doctorado. Universidad Nacional del Sur, Bahía Blanca, Buenos Aires, Argentina.
- Scorolli, A.L. (2021). Feral Horse Population Model and Body Condition: Useful Management Tools in Tornquist Park, Argentina? *The Journal of Wildlife Management*. 85, 1162–1168.
- Scorolli, A.L., & Cazorla, A.C.L. (2010). Demography of feral horses (*Equus caballus*): a long-term study in Tornquist Park, Argentina. *Wildlife Research*. 37, 207–214.

- Sebert-Cuvillier, E., Paccaut, F., Chabrierie, O., Endels, P., Goubet, O., & Decocq, G. (2007). Local population dynamics of an invasive tree species with a complex life-history cycle: A stochastic matrix model. *Ecological Modelling*. 201, 127–143.
- Sebert-Cuvillier, E., Simonet, M., Simon-Goyheneche, V., Paccaut, F., Goubet, O., & Decocq, G. (2009). PRUNUS: a spatially explicit demographic model to study plant invasions in stochastic, heterogeneous environments. *Biological Invasions*. 12, 1183–1206.
- Sellés-Martínez, J. (2001). Geología de la Ventania (Provincia de Buenos Aires, Argentina). The geology of Ventania (Buenos Aires Province, Argentina). *Journal of Iberian Geology*, 27: 43-69.
- Shea, K., & Chesson, P. (2002). Community ecology theory as a framework for biological invasions. *Trends in Ecology & Evolution*. 17, 170–176.
- Shefferson, R.P., Kurokawa, S., & Ehrlén, J. (2021). *lefko3*: Analysing individual history through size-classified matrix population models. *Methods in Ecology and Evolution*. 12, 378–382.
- Simberloff, D., Nuñez, M.A., Ledgard, N.J., Pauchard, A., Richardson, D.M., Sarasola, M., Van Wilgen, B.W., Zalba, S.M., Zenni, R.D., Bustamante, R., et al. (2010). Spread and impact of introduced conifers in South America: Lessons from other southern hemisphere regions. *Austral Ecology*. 35, 489–504.
- Skarpaas, O., & Shea, K. (2007). Dispersal Patterns, Dispersal Mechanisms, and Invasion Wave Speeds for Invasive Thistles. *The American Naturalist*. 170, 421–430.
- Skordilis, A., & Thanos, C.A. (1995). Seed stratification and germination strategy in the Mediterranean pines *Pinus brutia* and *P. halepensis*. *Seed Science Research*. 5, 151–160.
- Skordilis, A., & Thanos, C.A. (1997). Comparative Ecophysiology of Seed Germination Strategies in the Seven Pine Species Naturally Growing in Greece. In *Basic and Applied Aspects of Seed Biology*, R.H. Ellis, M. Black, A.J. Murdoch, & T.D. Hong, eds. Springer Netherlands, pp. 623–632.
- Soons, M.B., & Bullock, J.M. (2008). Non-random seed abscission, long-distance wind dispersal and plant migration rates. *Journal of Ecology*. 96, 581–590.

- Soons, M.B., Nathan, R., & Katul, G.G. (2004). Human Effects on Long-Distance Wind Dispersal and Colonization by Grassland Plants. *Ecology*. 85, 3069–3079.
- Steinitz, O., Troupin, D., Vendramin, G., & Nathan, R. (2011). Genetic evidence for a Janzen–Connell recruitment pattern in reproductive offspring of *Pinus halepensis* trees. *Molecular Ecology*. 20, 4152–4164.
- Stott, I., Hodgson, D.J., & Townley, S. (2012a). *popdemo*: an R package for population demography using projection matrix analysis. *Methods in Ecology and Evolution*. 3, 797–802.
- Stott, I., Hodgson, D.J., & Townley, S. (2012b). Beyond sensitivity: nonlinear perturbation analysis of transient dynamics. *Methods in Ecology and Evolution*. 3, 673–684.
- Swaffer, B.A., & Holland, K.L. (2015). Comparing ecophysiological traits and evapotranspiration of an invasive exotic, *Pinus halepensis* in native woodland overlying a karst aquifer. *Ecohydrology*. 8, 230–242.
- Tackenberg, O., Poschlod, P., & Bonn, S. (2003). Assessment of Wind Dispersal Potential in Plant Species. *Ecological Monographs*. 73, 191–205.
- Tapias, R., Gil, L., Fuentes-Utrilla, P., & Pardos, J.A. (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*. 629–638.
- Taylor, C.M., & Hastings, A. (2004). Finding optimal control strategies for invasive species: a density-structured model for *Spartina alterniflora*. *Journal of Applied Ecology*. 41, 1049–1057.
- Thanos, C.A., & Daskalakou, E.N. (2000). Reproduction in *Pinus halepensis* and *P. brutia*. *Ecology and Biogeography Management Pinus halepensis and P. brutia forest ecosystems in the Mediterranean Basin*. Backhuys Publishers, Leiden, pp.79–90.
- Thanos, C.A., Daskalakou, E.N., & Nikolaidou, S. (1996). Early post-fire regeneration of a *Pinus halepensis* forest on Mount Párnis, Greece. *Journal of Vegetation Science*. 7, 273–280.

- Theoharides, K.A., & Dukes, J.S. (2007). Plant invasion across space and time: factors affecting nonindigenous species success during four stages of invasion. *New Phytologist*. 176, 256–273.
- Therneau, T. (2015). A Package for Survival Analysis in S. version 2.38.
- Trabaud, L., Michels, C., & Grosman, J. (1985). Recovery of burnt *Pinus halepensis* Mill. forests. II. Pine reconstruction after wildfire. *Forest Ecology and Management*. 13, 167–179.
- Trakhtenbrot, A., Katul, G.G., & Nathan, R. (2014). Mechanistic modeling of seed dispersal by wind over hilly terrain. *Ecological Modelling*. 274, 29–40.
- Traveset, A., & Rodríguez-Pérez, J. (2019). Seed Dispersal. In *Encyclopedia of Ecology*. Second Edition, B. Fath (ed.) Oxford: Elsevier, pp. 592–599.
- Travis, J.M., & Park, K.J. (2004). *Spatial structure and the control of invasive alien species*. Cambridge University Press, pp. 321–330.
- Treurnicht, M., Pagel, J., Esler, K.J., Schutte-Vlok, A., Nottebrock, H., Kraaij, T., Rebelo, A.G., & Schurr, F.M. (2016). Environmental drivers of demographic variation across the global geographical range of 26 plant species. *Journal of Ecology*. 104, 331–342.
- Troupin, D., Nathan, R., & Vendramin, G.G. (2006). Analysis of spatial genetic structure in an expanding *Pinus halepensis* population reveals development of fine-scale genetic clustering over time. *Molecular Ecology*. 15, 3617–3630.
- Turnbull, L.A., Crawley, M.J., & Rees, M. (2000). Are plant populations seed-limited? A review of seed sowing experiments. *Oikos*. 88, 225–238.
- Tye, A. (2018). *Guidelines for invasive species planning and management on islands*. (No. BOOK_B). Union internationale pour la conservation de la nature.
- Van der Pijl, L. (1982). *Principles of dispersal in higher plants*. Berlin: Springer-Verlag.
- Van Mantgem, P.J., & Stephenson, N.L. (2005). The accuracy of matrix population model projections for coniferous trees in the Sierra Nevada, California. *Journal of Ecology*. 93, 737–747.
- Van Wilgen, B.W. (2009). The evolution of fire and invasive alien plant management practices in fynbos. *South African Journal of Science*. 105, 335–342.

- Venables, W.N., & Ripley, B.D. (2002). *Modern Applied Statistics with S*. New York, NY: Springer New York.
- Vennetier, M., Ripert, C., & Rathgeber, C. (2018). Autecology and growth of Aleppo pine (*Pinus halepensis* Mill.): A comprehensive study in France. *Forest Ecology and Management*. 413, 32–47.
- Verkaik, I., & Espelta, J.M. (2006). Post-fire regeneration thinning, cone production, serotiny and regeneration age in *Pinus halepensis*. *Forest Ecology and Management*. 231, 155–163.
- Vicente, E., Vilagrosa, A., Ruiz-Yanetti, S., Manrique-Alba, À., González-Sanchís, M., Moutahir, H., Chirino, E., Del Campo, A., & Bellot, J. (2018). Water Balance of Mediterranean *Quercus ilex* L. and *Pinus halepensis* Mill. *Forests in Semiarid Climates: A Review in A Climate Change Context*. *Forests*. 9, 426.
- Vilà, M., & Hulme, P.E. (2017). *Impact of biological invasions on ecosystem services*. Cham: Springer International Publishing.
- Vilà, M., Valladares, F., Traveset, A., Santamaría, L., & Castro, P. (2008). *Invasiones biológicas*. Madrid: Consejo Superior de Investigaciones Científicas.
- de Villalobos, A., & Zalba, S. (2010). Continuous feral horse grazing and grazing exclusion in mountain pampean grasslands in Argentina. *Acta Oecologica* 36, 514–519
- de Villalobos, A.E., & Schwerdt, L. (2020). Seasonality of feral horse grazing and invasion of *Pinus halepensis* in grasslands of the Austral Pampean Mountains (Argentina): management considerations. *Biological Invasions*. 22, 2941–2955.
- de Villalobos, A.E., Zalba, S.M., & Peláez, D.V. (2011). *Pinus halepensis* invasion in mountain pampean grassland: Effects of feral horses grazing on seedling establishment. *Environmental Research*. 111, 953–959.
- Vitousek, P.M., D'antonio, C.M., Loope, L.L., Rejmanek, M., & Westbrooks, R. (1997). Introduced species: a significant component of human-caused global change. *New Zealand Journal of Ecology*. 1–16.
- Wan, J.-Z., Wang, C.-J., & Yu, F.-H. (2017). Wind effects on habitat distributions of wind-dispersed invasive plants across different biomes on a global scale: Assessment using six species. *Ecological Informatics*. 42, 38–45.

- Wickham, H. (2007). Reshaping data with the reshape package. *J. Stat. Softw.* 21, 1–20.
- Wickham, H. (2011). The split-apply-combine strategy for data analysis. *J. Stat. Softw.* 40, 1–29.
- Wickham, H. (2012). *scales: Scale functions for graphics*. Software versión 0.2.2. Springer, New York.
- Wickham, H. (2016). *ggplot2: elegant graphics for data analysis*. Springer, New York.
- Wilgen, B.W. van, & Richardson, D.M. (2014). Challenges and trade-offs in the management of invasive alien trees. *Biological Invasions*. 16, 721–734.
- Wilgen, B.W. van (2018). The management of invasive alien plants in South Africa: strategy, progress and challenges. *Outlooks on Pest Management*. 29, 13–17.
- Williams, B.K. (2011). Adaptive management of natural resources—framework and issues. *Journal of Environmental Management*. 92, 1346–1353.
- Williamson, M. (1996). *Biological invasions*. Chapman and Hall, London.
- Williamson, M., & Fitter, A. (1996). The characters of successful invaders. *Biological Conservation*. 78(1-2): 163-170.
- Wittenberg, R., & Cock, M.J.W. (2001). *Invasive Alien Species: A Toolkit of Best Prevention and Management Practices*. CABI.
- Wright, S.J., Trakhtenbrot, A., Bohrer, G., Detto, M., Katul, G.G., Horvitz, N., Muller-Landau, H.C., Jones, F.A., & Nathan, R. (2008). Understanding strategies for seed dispersal by wind under contrasting atmospheric conditions. *Proceedings of the National Academy of Sciences*. 105, 19084–19089.
- WWF/ZSL. (2020). The Living Planet Index database. www.livingplanetindex.org
Consultado en noviembre 2021.
- Wyse, S.V., & Hulme, P.E. (2021). Dispersal potential rather than risk assessment scores predict the spread rate of non-native pines across New Zealand. *Journal of Applied Ecology*. 58, 1981–1992.
- Wyse, S.V., Hulme, P.E., & Holland, E.P. (2019). Partitioning intraspecific variation in seed dispersal potential using a low-cost method for rapid estimation of samara terminal velocity. *Methods in Ecology and Evolution*. 10, 1298–1307.

- Yannelli, F.A., Karrer, G., Hall, R., Kollmann, J., & Heger, T. (2018). Seed density is more effective than multi-trait limiting similarity in controlling grassland resistance against plant invasions in mesocosms. *Applied Vegetation Science*. 21, 411–418.
- Yezzi, A.L., Nebbia, A.J., & Zalba, S.M. (2018). Fragmentación de pastizales psamófilos por plantaciones de pinos: efectos sobre la riqueza y la composición vegetal. *Ecología Austral*. 28, 133–144.
- Zalba, S.M. (1994). 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, Argentina.
- Zalba S.M. (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, S.M., & Cozzani, N.C. (2004). The impact of feral horses on grassland bird communities in Argentina. In *Animal Conservation forum*. Vol. 7, No. 1, pp. 35-44. Cambridge University Press.
- Zalba, S.M., & Villamil, C.B. (2002). Woody Plant Invasion in Relictual Grasslands. *Biological Invasions*. 4, 55–72.
- Zalba, S., Barrionuevo, L., Cuevas, Y., & de Villalobos, A. (2002). Restauración de ambientes naturales afectados por especies exóticas en el Parque Provincial Ernesto Tornquist. Secretaria General de Comunicación y Cultura, Universidad Nacional del Sur, editor. *Annals II Jornadas Interdisciplinarias del Sudoeste Bonaerense*, Bahia Blanca, Argentina, 183-194.
- Zalba, S., Cuevas, Y., & de Villalobos, A. (2009). Lecciones aprendidas durante siete años de control de pinos invasores en pastizales naturales. *Ambientes y recursos naturales del sudoeste bonaerense: producción, contaminación y conservación*, 325-340.
- Zalba, S.M., Cuevas, Y.A., & Boó, R.M. (2008). Invasion of *Pinus halepensis* Mill. following a wildfire in an Argentine grassland nature reserve. *Journal of Environmental Management*. 88, 539–546.

- Zhao, Y.-Z., Liu, M.-C., Feng, Y.-L., Wang, D., Feng, W.-W., Clay, K., Durden, L.A., Lu, X.-R., Wang, S., and Wei, X.-L. (2020). Release from below-and aboveground natural enemies contributes to invasion success of a temperate invader. *Plant Soil* 452, 19–28.
- Ziller, S.R., & Zalba, S. (2007). Proposals to prevent and control exotic invasive species. *Natureza & Conservação*. 5, 78–85.
- Ziller, S., Zalba, S., & Zenni, R. (2007). Modelo para el desarrollo de una estrategia nacional para el manejo de especies exóticas invasoras. Programa de Especies Exóticas Invasoras para Sudamérica. The Nature Conservancy. Programa Global de Especies.

Material suplementario

Tabla S1. Régimen de riego aplicado en el sitio de control para la emergencia y supervivencia de plántulas de *Pinus halepensis* en el Parque Provincial Ernesto Tornquist (Buenos Aires).

Fecha	Lluvia (mm)	Lluvia promedio	Riego (mm)
Abril 2018	88.2	88.37	0.17
Mayo 2018	46.5	45.42	0
Junio 2018	34.2	30.93	0
Julio 2018	37.2	65.73	28.53
Agosto 2018	22.2	54.54	32.34
Septiembre 2018	26.8	65.11	38.31
Octubre 2018	96.3	122.04	25.74
Noviembre 2018	156.3	98.19	0
Diciembre 2018	66.2	93.03	26.83
Enero 2019	38.5	98.69	60.19
Febrero 2019	25	105.12	80.12
Marzo 2019	33	109.11	76.11
Abril 2019	14.5	88.37	73.87

Tabla S2. Coeficientes de variación temporal del porcentaje de cobertura vegetal según orientación de ladera y altitud en el Parque Provincial Ernesto Tornquist (Buenos Aires). Se muestran los errores promedio y estándar (entre paréntesis) para cada sitio experimental.

Orientación	Altitud	Coeficiente de variación promedio de arbustos o sufrútices		Coeficiente de variación promedio de gramíneas y herbáceas		Coeficiente de variación promedio de roca y suelo desnudo		n
NE	Baja	0.393	(0.008)	0.196	(0.005)	0.666	(0.040)	10
NE	Media	0.669	(0.021)	0.199	(0.008)	0.618	(0.027)	10
NE	Alta	0.757	(0.031)	0.103	(0.008)	1.388	(0.103)	10
SO	Baja	0.743	(0.033)	0.110	(0.005)	1.948	(0.066)	10
SO	Media	0.402	(0.010)	0.111	(0.004)	0.661	(0.024)	10
SO	Alta	0.650	(0.022)	0.059	(0.003)	0.964	(0.044)	10