

PINÁCEAS INVASORAS EN AMBIENTES ALTOANDINOS DEL NOROESTE PATAGÓNICO.



Mariano Cruz Costa

Director: Dr. Martín Nuñez

Codirector: Dr. Juan Paritsis

Trabajo final para optar al grado de Licenciado en Ciencias Biológicas

San Carlos de Bariloche

Centro Regional Universitario Bariloche

2021



UNCoBA RILOCHE

Resumen:

En diferentes partes del mundo el desarrollo de la industria forestal sucede asociado a la implantación de grandes masas forestales compuestas por un reducido número de especies de manejo silvícola e industrial conocido. En ocasiones estas especies son exóticas al ecosistema receptor pudiendo desencadenar diversas alteraciones ecológicas. Las coníferas utilizadas en producción forestal pueden ocasionar invasiones forestales en muchas regiones del hemisferio sur, al menos 5 especies de pináceas utilizadas en producción forestal en Patagonia pueden desencadenar invasiones. Las invasiones comenzadas en los límites de forestación pueden alcanzar grandes densidades poblacionales y distancias de dispersión, pudiendo así acceder a sitios remotos, en mejor estado de conservación pudiendo aumentar la gravedad del impacto y las perspectivas de manejo y control. Existe evidencia de coníferas invasoras en ecosistemas altoandinos y el fenómeno es observable en montañas de nuestra región. El presente trabajo busca determinar y describir invasiones forestales para sitios de alta montaña del noroeste patagónico a fin de establecer el registro para la región y generar información útil para su uso técnico y científico. El muestreo fue realizado en cuatro sitios altoandinos del noroeste patagónico mediante parcelas de relevamiento, registrándose cantidad de ejemplares de pináceas, tamaños, edades y datos del terreno. En los sitios relevados hubo presencia de *Pinus contorta*, la cual representa una amenaza en términos de invasiones forestales para estos ambientes. Fueron halladas poblaciones jóvenes en términos generales (entre 11 y 25 años). Los datos obtenidos sugieren que el reclutamiento en alta montaña se debe a fuentes de propágulos externas, aunque la producción de semillas de los individuos ya establecidos en todos los sitios les permitan auto perpetuarse y multiplicarse por sí mismos. Este estudio documenta información original sobre la existencia de invasiones forestales en ambientes de alta montaña en el noroeste de la región Andino-Patagónica de Argentina.

Palabras clave: invasiones forestales, límite de crecimiento arbóreo, *Pinus contorta*, ecosistema altoandino

Abstract:

In different parts of the world, the development of the forestry industry occurs associated with the implantation of large forest masses made up of a reduced number of species of known silvicultural and industrial management. Sometimes these species are exotic to the receiving ecosystem and can trigger several ecological alterations. Conifers used in forest productions can cause forest invasions in many regions of the southern hemisphere, and at least 5 species of pine trees used in forest production in Patagonia can trigger invasions. Invasions started at the forestation limits can reach large population densities and dispersal distances, thus being able to access remote sites, in a better state of conservation, increasing the severity of the impact and the prospects for management and control. There is evidence of invasive conifers in high Andean ecosystems and the phenomenon is observable in mountains of our region. The present work seeks to determine and describe forest invasions for high mountain sites in northwestern Patagonia in order to establish the registry for the region and generate useful information for its technical and scientific use. The sampling was carried out in four high Andean sites in northwestern Patagonia using survey plots, registering the number of pines, sizes, ages and terrain data. In the surveyed sites there was presence of *Pinus contorta*, which represents a threat in terms of forest invasions for these environments. We found young populations (between 11 and 25 years old) perpetuate and multiply themselves. This study documents original information of the existence of forest invasions in high mountain environments in the northwest of the Andean-patagonian region of Argentina.

Key words: forestry invasion, treeline, *Pinus contorta*, high Andean ecosystems

Índice

ÍNDICE DE TABLAS.....	D
ÍNDICE DE FIGURAS.....	D
1. INTRODUCCIÓN	1
1.1 INVASIONES BIOLÓGICAS.....	1
1.2 INVASIONES FORESTALES:	2
1.3 SISTEMAS ALTOANDINOS E INVASIONES FORESTALES	4
OBJETIVO GENERAL	6
OBJETIVOS PARTICULARES:.....	6
2. METODOLOGÍA	7
2.1 ÁREA DE ESTUDIO:	7
2.2 SELECCIÓN DE SITIOS:	7
2.3 DISEÑO DEL MUESTREO.....	8
2.4 RELEVAMIENTO DE DATOS:	9
2.5 PROCESAMIENTO DE MUESTRAS:	10
2.6 ANÁLISIS DE DATOS	10
3. RESULTADOS	12
3.1 DESCRIPCIÓN GENERAL DEL ÁREA DE ESTUDIO	12
3.2 ESPECIE HALLADA.....	12
3.3 Densidades poblacionales.....	14
3.4 EDADES.....	14
3.5 ESTADO REPRODUCTIVO.....	17
4. DISCUSIÓN	19
4.1 PINUS CONTORTA COMO ÚNICA ESPECIE HALLADA.....	19
4.2 DENSIDADES POBLACIONALES	20
4.3 EDADES Y REPRODUCCIÓN.....	20
4.4 ESTADO DE INVASIÓN.....	22
4.5 CONSECUENCIAS POTENCIALES E IMPLICANCIAS PARA LA CONSERVACIÓN.....	25
5. CONCLUSIÓN	26
AGRADECIMIENTOS	27
6. ANEXO	28
6.1 ESTIMADORES DE EDAD INDIVIDUAL.....	28
6.2 PARÁMETROS DE CRECIMIENTO.....	30
7. LITERATURA CITADA:	31

Índice de tablas

Tabla 1: Densidades de individuos por área halladas en los sitios bajo estudio	14
Tabla 2: Resultados estadísticos del análisis de regresión contrastando los valores de edad de los ejemplares con las variables de crecimiento diámetro, altura, N° de entrenudos.....	14

Índice de figuras

Figura 1: Mapa general del área de estudio	8
Figura 2: Ejemplar de P. contorta en sitio MET.....	12
Figura 3: Detalle de las zonas muestreadas	13
Figura 4.1: Porcentaje poblacional por grupo de edad, sitio SER.....	16
Figura 4.2: Porcentaje poblacional por grupo de edad, sitio PIL.....	16
Figura 5: Proporción reproductiva por intervalo de edad.....	17
Figura 6: Proporción madura y en 1°rep.....	18
Figura 7: Población registrada en el sitio SER	23
Figura 8: Población registrada en el sitio PIL.....	24

1. Introducción

1.1 Invasiones biológicas

Las invasiones biológicas son una problemática en aumento a nivel mundial, consideradas como una de las mayores amenazas para la conservación de la biodiversidad (IPBES, 2019). Éstas pueden alterar la biota terrestre cambiando los roles de las especies nativas en la comunidad, alterando procesos evolutivos y produciendo cambios radicales en la abundancia de especies, incluyendo la extinción de algunas (Castro-Diez *et al.* 2004; Mack *et al.* 2000). Las alteraciones que pueden generar las invasiones biológicas son muy diversas, según el tipo de especie invasora y las interacciones que se creen con los ecosistemas receptores. Entre los daños ecológicos ocasionados por plantas invasoras, los más comunes son aquellos relacionados con la alteración de los regímenes de fuego, los ciclos de nutrientes, la hidrología y balances de energía en los ecosistemas nativos, e incluso la disminución de la abundancia o sobrevivencia de especies nativas (Mack *et al.* 2000).

Para que una especie, exótica en un ecosistema, llegue a ser considerada como invasora, ésta deberá atravesar distintas etapas desde el momento de su introducción. El proceso de invasión se desarrolla de manera secuencial a través de tres etapas, la *introducción*, el *establecimiento* y la *propagación*. La *introducción* o *arribo* es la etapa inicial en la que una especie es trasladada con éxito de su zona de origen hasta su nuevo asentamiento, mediado principalmente por el traslado antrópico de sus propágulos (e.g. huevos, larvas, semillas, esporas, etc.). El *establecimiento* o *colonización* es la etapa intermedia en el proceso de invasión, donde las poblaciones son típicamente pequeñas y deben lograr aumentar sus tamaños hasta niveles tales que minimicen los riesgos de extinción. La *propagación* o *naturalización*, por último, es la etapa en la que la especie asentada se multiplica y genera nuevas poblaciones, logrando expandirse e incorporarse dentro de la flora residente (Lockwood *et al.* 2005; Castro-Diez *et al.* 2004, Pyšek *et al.* 2004, Richardson *et al.* 2010). Una especie es considerada como invasora cuando ha logrado atravesar las 3 etapas, aumentando su distribución geográfica y abundancia (Simberloff *et al.* 2013).

El éxito o fracaso de una invasión puede depender de numerosos factores que la limiten o favorezcan. A través del estudio de la ecología de invasiones se han planteado numerosas hipótesis para explicar el éxito o fracaso de una invasión (Hierro *et al.* 2005) algunas de las cuáles aún se discuten, como la hipótesis de aceptación biótica (Stohlgren *et al.* 2003, Fridley *et*

al. 2007, Leprieur *et al.* 2008), resistencia biótica (Elton 1958, Davis *et al.* 2000, Maron y Vila 2001, Levine 2004) presión de propágulos (Lockwood *et al.* 2009, Simberloff 2009), divergencia genética después de la introducción (Mayr 1970, Maron *et al.* 2004, Dlugosch y Parker 2008), liberación de enemigos (Keane y Crawley 2002, Colautti 2004), presencia de disturbios que generan nuevos parches de hábitat (Hobbs y Huenneke 1992, Hierro *et al.* 2006) entre las principales.

Una de las hipótesis más aceptadas para explicar fallas en el *establecimiento* es la hipótesis de resistencia biótica (Elton 1958, Simberloff 1986) la cual postula que la fuerte interacción con especies de la comunidad invadida pueden limitar el *establecimiento* y la *propagación* de las especies introducidas (Lockwood *et al.* 2007), por lo tanto, para tener éxito una especie exótica deberá ser superior competitivamente a aquellas residentes con las que comparte su nicho (Elton 1958, Simberloff 1986, Levine *et al.* 2004, Von Holle 2005, Lake y O'Dowd 1991). La hipótesis “presión de propágulos” o “esfuerzo de introducción” toma mayor peso para explicar que una especie ya establecida alcance la etapa de *propagación* o *naturalización* (Colautti y Macisaac 2004; Simberloff 2009). La presión de propágulos indica las probabilidades de éxito de la invasión combinando la cantidad de individuos liberados en cada evento de introducción con la cantidad de eventos ocurridos en una misma zona en un determinado período de tiempo. Un incremento en alguno de los factores aumenta las probabilidades de éxito de la invasión, ya que al aumentar la cantidad de individuos introducidos aumenta la probabilidad de que alguno de ellos se establezca con éxito en el ecosistema receptor, y eventos repetidos de introducción suponen una fuente de migrantes prolongada en el tiempo que facilita el establecimiento a largo plazo. (Lockwood, *et al.* 2005).

1.2 Invasiones forestales:

Las invasiones generadas por coníferas, particularmente por la familia de las Pináceas, ha recibido especial atención en el campo de las invasiones biológicas debido a que numerosas especies pertenecientes a esta familia han sido distribuidas en el mundo para desarrollos forestales, uso de sus productos, control de erosión y desertificación y, en menor medida, usos ornamentales (Nuñez *et al.* 2014) resultando en muchos casos en eventos de invasiones. La familia de las Pináceas agrupa a 9 géneros y unas casi 200 especies en total, de las cuales 105 pertenecen al género *Pinus* (Richardson *et al.* 1991), y 15 de ellas aparecen entre la lista de las 100 especies más invasivas del mundo (Lowe *et al.* 2001). En muchos países del hemisferio sur

los pinos (Gen. *Pinus*, familia Pinaceae) han sido ampliamente introducidos y muchos estudios sugieren que este fenómeno fue escalando rápidamente en las últimas décadas debido al desarrollo de la industria forestal en países como Nueva Zelanda, Sudáfrica, Australia, Brasil, Argentina, Uruguay y Chile. En estos países los pinos se han vuelto importantes invasores, registrándose al menos 16 especies como invasoras (Richardson *et al.* 1994; Simberloff *et al.* 2010).

En la Patagonia Argentina la industria forestal ha ido desarrollándose a lo largo del siglo XX, concentrándose la región Andino-Patagónica, y habiéndose forestado hasta el año 2007 una superficie total de 95.025 hectáreas distribuidas en una franja de 750 kilómetros de largo en dirección Norte-Sur, desde los 37 a los 44 grados de latitud sur, por unos 40 km de ancho en dirección Este-Oeste, desarrolladas entre los 200msnm a los 900msnm de altitud (Van Den Heede *et al.* 2009) principalmente con pino ponderosa (*Pinus ponderosa* Dougl. ex. Loud), pino oregón (*Pseudotsuga menziesii* (Mirb.) Franco), pino radiata (*Pinus radiata* D. Don), pino contorta (*Pinus contorta* Dougl. ex Loud.), y pino yefreyi (*Pinus jeffreyi* A. Murray bis). En la región andina de la provincia de Río Negro se encuentran forestadas alrededor de 11.000 ha de las cuáles se conoce la composición de solo el 28%, donde el 16% corresponde a *P. contorta* y el 12% restante se compone por *P. contorta*, plantaciones mixtas, *P. menziesii*, y en menor medida *P. radiata*, *P. jeffreyi* y especies nativas (Benítez *et al.* 2017).

Las pináceas poseen tres características principales que determinan su éxito como especies invasoras (Richardson y Rejmanek 2004). Las primeras dos variables están relacionadas con la madurez reproductiva. Estas poseen un período juvenil corto y generan grandes producciones de semillas que en conjunto suponen una reproducción consistente. La edad en la que un individuo alcanza la madurez reproductiva marca el período de tiempo mínimo entre la introducción de la especie y el momento en el que esta comienza a producir propágulos. Esta característica puede variar entre las zonas de distribución natural de las especies y las zonas en las que han sido introducidas (Lotan y Critchfield 1990; Andersson y Wennstrom 1988, Ledgrad 2001). El tercer predictor de invasividad es la masa de semilla: a menor masa, mayor capacidad de invasividad. Las semillas de menor masa pueden ser producidas en mayor número, tienen una alta capacidad inicial de germinación, un corto período de estratificación para romper dormancia, y un alto rango de crecimiento relativo de las plántulas (Rejmanek y Richardson 1996).

De las especies implantadas en nuestra región se sabe que al menos *P. menziesii*, *P. ponderosa* y *P. contorta* pueden desencadenar invasiones en zonas de estepa y/o bosque. En zonas de bosque se ha registrado regeneración natural de *P. menziesii* hasta 300m hacia la fuente, presentando mayores densidades en lugares abiertos o de cobertura media de *Austrocedrus* sp. (hasta 3000 ind/ha), mientras que las densidades disminuían a medida que el bosque era más denso (Chauchard *et al.* 1988, Simberloff *et al.* 2002, Sarasola *et al.* 2006). *P. ponderosa* es capaz de reclutar en bosque, con valores menores a *P. menziesii* tanto en distancia de dispersión (70m) como en densidades (hasta 480 ind/ha) así como en estepa, presentando menores valores (50m alcance, hasta 260 ind/ha). Por último, las invasiones de *P. contorta* se han identificado principalmente en zonas de estepa o pastizales, desarrollando mayores densidades que *P. ponderosa*, de hasta 750 ind/ha, y una distancia máxima de reclutamiento de 400m (Sarasola *et al.* 2006, Simberloff *et al.* 2002).

Si bien el reclutamiento disminuye exponencialmente al aumentar la distancia (Sarasola *et al.* 2006) numerosos autores sugieren que, bajo condiciones de vientos fuertes, *P. contorta* puede alcanzar mayores distancias de dispersión, habiéndose registrado ejemplares alejados hasta 4km de la fuente (Richardson *et al.* 1994, Peña *et al.* 2008, Tomiolo *et al.* 2016, Langdon *et al.* 2010). La dispersión a larga distancia que se observa para *P. contorta* puede relacionarse con el tamaño de su semilla, la cual pesa alrededor de 0,45 mg (Langdon *et al.* 2010), siendo considerablemente más ligera que las semillas de *P. ponderosa* (alrededor de 40mg) y *P. menziesii* (alrededor de 10mg) (Pemán García *et al.* 2013, Domínguez Caballeros *et al.* 2014, Quiroz 2003, Aparicio *et al.* 2014). A pesar de que estos eventos se den en una baja frecuencia, la ocurrencia de esta dispersión a larga distancia puede suponer un riesgo para sitios más remotos, alejados a las fuentes y en mejor estado de conservación, como suelen ser los sistemas altoandinos aledaños a las grandes forestaciones.

1.3 Sistemas Altoandinos e invasiones forestales

Los bosques en los sistemas de montaña se desarrollan de manera natural hasta encontrar un límite altitudinal superior a partir del cual no es posible para los árboles de esos bosques el desarrollo de un tronco único, leñoso y masivo, dando paso a ambientes sin árboles, como pastizales, prados de montaña, y semidesiertos de altura. Esta zona de transición, llamada límite de crecimiento arbóreo (LCA) o *treeline* en inglés, supone un cambio abrupto en las formas de vida dominantes y, por lo tanto, en la estructura del ecosistema (Stevens y Fox 1991; Korner

1998). En el noroeste patagónico el LCA se establece entre 1600 y 1800 msnm (Mermoz *et al.* 2000) dando paso a la provincia biogeográfica altoandina (Cabrera & Willink, 1980). Los ambientes altoandinos se caracterizan por presentar suelos escasos en nutrientes, sueltos, con poca retención de agua, expuestos a un clima frío con heladas todo el año, precipitaciones principalmente níveas, vientos fuertes y alta incidencia de radiación UV (Körner 2003, Pauchard *et al.* 2009) factores que, en sus distintas combinaciones, confieren una gran heterogeneidad ambiental a la zona altoandina, determinando la existencia de diferentes condiciones de vida (Ferreira *et al.* 1998, Ferreira *et al.* 2005).

A pesar de ser raros los eventos de invasiones forestales sobre los LCA, este fenómeno ha sido documentado en otras regiones del hemisferio sur, donde frecuentemente se señala a *Pinus contorta* como la especie invasora más exitosa para estos ambientes (Wardle 1985; Peña *et al.* 2008; Cierard *et al.* 2012; Tomiolo *et al.* 2016). *P. contorta* es una especie adaptada a crecer en suelos pobres en nutrientes, de mineral expuesto, gran parte del año cubierto por nieve (Critchfield 1985; Langdon *et al.* 2010; Brockerhoff y Kay, 1998), características que lo vuelve un candidato apto a establecerse en sitios de alta montaña. Si bien el período de establecimiento para la región andino-patagónica es corto para la especie, donde las grandes plantaciones comenzaron a realizarse entre los años 1960/1970 (Simberloff *et al.* 2010), las extensiones plantadas hacen que el potencial de invasión de esta especie se vuelva significativo. Estudios recientes muestran que la habilidad de dispersión es un factor dominante en las etapas tempranas de una invasión de *P. contorta*, en las que la presión de propágulos toma una mayor importancia que las relaciones bióticas y abióticas del sitio para la invasión de esta especie (Pauchard *et al.* 2016).

La evidencia sobre invasiones forestales en alta montaña en distintas regiones del mundo, así como los antecedentes en la región patagónica, son motivo suficiente para pensar que los sistemas de montaña altoandinos no sean ajenos al establecimiento de pináceas potencialmente invasoras, y de ser así, esta problemática podría ser inadvertida. Por estos motivos este trabajo busca determinar si ocurren o no procesos de invasión de pináceas en sistemas de montaña altoandinos, qué especie/s se establecen, cuantificar y describir las poblaciones y el alcance de la invasión, generar un diagnóstico del estado hallado en cada sitio, sentando así un precedente en nuestra región que permita abordar futuras labores técnicas y científicas que generen la información necesaria para la comprensión y manejo de dichas invasiones.

Objetivo general

Este trabajo busca determinar la presencia de Pináceas exóticas potencialmente invasoras en zonas Altoandinas al noroeste de la región Andino Patagónica, generar una descripción de los individuos y poblaciones halladas, y determinar en qué etapa de invasión se encuentra cada sitio bajo estudio.

Objetivos particulares:

- Determinar que especies de Pináceas se han establecido en los sitios seleccionados dentro de la región andina de la provincia de Río Negro.
- Estimar el tamaño de las poblaciones a través de las densidades poblacionales en los sitios bajo estudio.
- Determinar en qué etapa de invasión se encuentra cada sitio (temprana o avanzada) analizando los crecimientos poblacionales y proporciones reproductivas.

Hipótesis de trabajo:

-La presencia de poblaciones de pináceas potencialmente invasoras en zonas cercanas a sitios de alta montaña favorecen el establecimiento de propágulos en sistemas altoandinos.

2. Metodología

2.1 Área de estudio:

Los sitios bajo estudio fueron distribuidos sobre la zona altoandina de los cerros Catedral (CAT), Meta (MET), Serrucho (SER) y Piltriquitrón (PIL) ubicados entre los 41°08' y 41°91' de Latitud Sur y 71°23 y 72°25' de Longitud Oeste, en la región andina del departamento de Bariloche, Provincia de Río Negro, Patagonia argentina (**Figura 1**). Los sitios de estudio fueron ambientes principalmente rocosos con pequeñas plantas herbáceas dispersas en bajas densidades, pudiendo hallarse algunos pastizales de alta montaña. La franja límite para el crecimiento arbóreo (LCA) que marca el comienzo de la zona altoandina se establece entre los 1600 y 1800 msnm en nuestra región y se compone por *Nothofagus pumilio* (Poepp. et Endl) Krasser. creciendo de forma achaparrada (Schlatter 1994) la cual, al descender en altitud, toma su forma arbórea para luego sucederse por bosques de *Nothofagus dombeyi* (Mirb.) Oerst. y *Austrocedrus chilensis* (D.Don.) Pic.Serm. & Bizzarri. mezclados con matorrales mixtos dominados por *Lomatia hirsuta* (Diels ex J.F.Macbr.), *Embothrium coccineum* (J.R.Forst. y G.Forst.), *Schinus patagonicus* (Phil.) I.M. Johnst. ex Cabrera, *Nothofagus antarctica* (G. Forst) Oerst. y *Maytenus boaria* (Molina). Hacia la zona de valle, bajo los sitios de estudio, se observaron pináceas presentes en mayor o menor medida, variando de ejemplares dispersos y pequeñas poblaciones a plantaciones forestales de mayores dimensiones compuestas principalmente por *Pinus ponderosa*, *Pseudotsuga menziesii* y *Pinus contorta*.

2.2 Selección de sitios:

Los sitios de estudio seleccionados se ubicaron sobre zonas de alta montaña en las que existan posibles fuentes de propágulos cercanas a los sitios (**Figura 1**). En este trabajo se comprendió como fuente de propágulos a cualquier fuente posible de semillas de pináceas potencialmente invasoras en la región, establecidas a distancias no mayores a los 4km hacia los sitios bajo estudio, lo que limitaría significativamente la dispersión de semillas a larga distancia (Sarasola *et al.* 2006).

El análisis en profundidad de las posibles fuentes de propágulos escapó a los alcances de este proyecto. En general estas se hallaron en propiedades privadas en las que no se contó con permisos para estudiarlas y debido a esto se optó por darles el carácter de "posibles" fuentes, por ser las más cercanas.

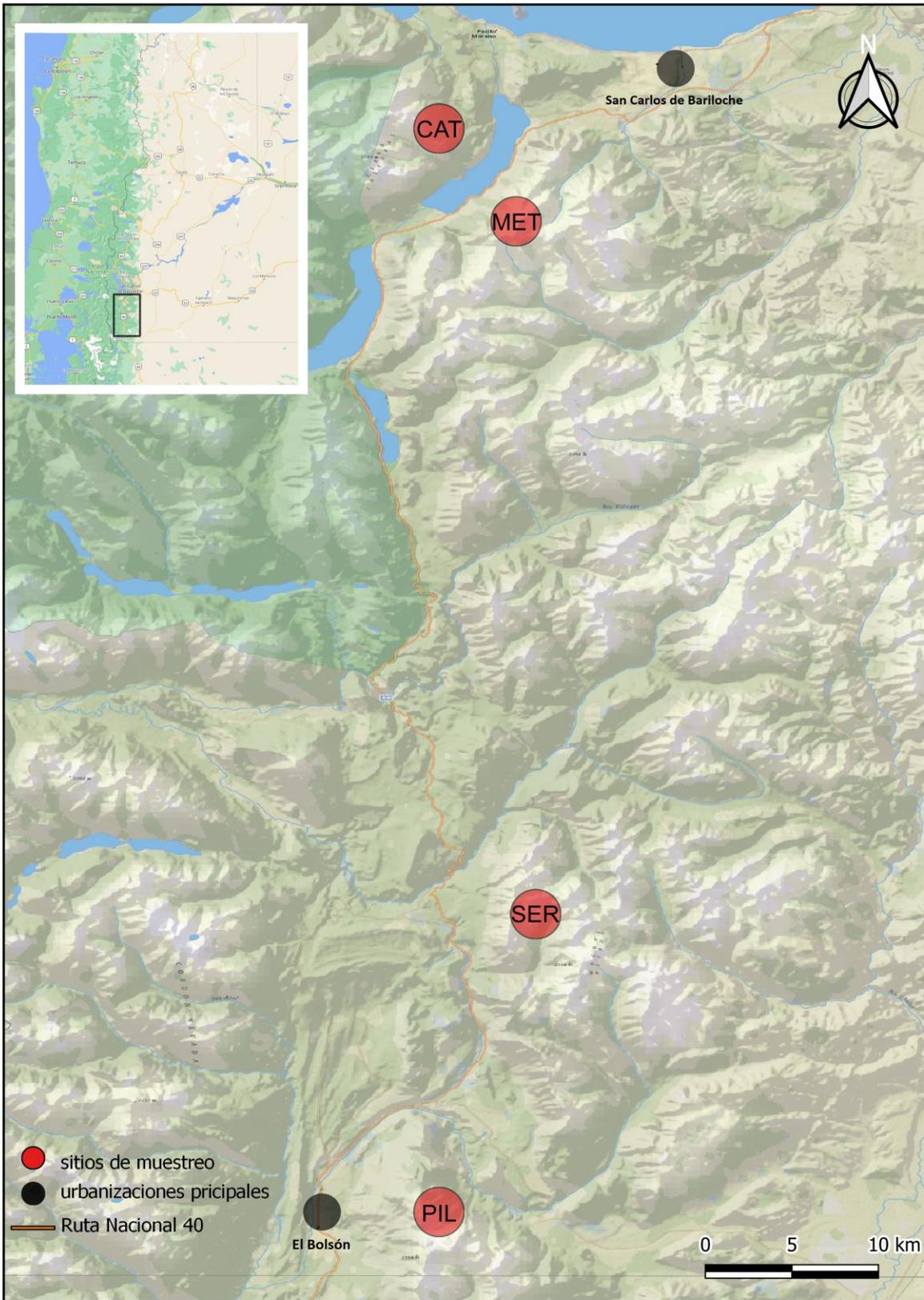


Figura 1: Mapa general del área de estudio. Marcados en rojo se observan los cerros donde se realizaron los muestreos. En orden de Norte a Sur se encuentran los sitios Catedral, Meta, Cordón Serrucho y por último, Piltriquitrón.

2.3 Diseño del muestreo

La colecta de datos se realizó en los meses de enero, febrero y marzo del año 2016. El relevamiento de información se realizó a través de cinco parcelas de 200m x 10m en disposición ascendente, siguiendo el trazado de una transecta, a partir del LCA local, posicionadas cada una de manera aleatoria y separadas entre ellas por una distancia mínima de 50 m. Dentro de cada parcela fueron relevados todos los ejemplares de pinos presentes de estatura superior a los 20 cm, valor que correspondería presumiblemente a una temporada de crecimiento completa del individuo.

Cuando la cantidad de ejemplares dentro de una parcela resultó escasa o nula se tomaron datos de ejemplares en la periferia de cada parcela para poder completar el grupo de datos. Los ejemplares fueron rotulados como individuos “fuera de parcela”, los cuales contribuyeron a los datos de especie, edad y reproducción pero no a los datos de densidad poblacional.

2.4 relevamiento de datos:

Las variables consideradas para analizar la invasión fueron:

- Especie: la especie a la que perteneció cada individuo fue determinada en campo basándose en observaciones de los conos y acículas de los pinos encontrados.
- Densidad poblacional: La densidad poblacional fue calculada en base a la cantidad de individuos hallados dentro de cada parcela sobre la superficie de la misma (2000 m²), expresada como número de individuos/hectárea.
- Etapas de invasión: Considerando completa la etapa de introducción de la especie, debido a la existencia de fuentes de propágulos, la etapa de invasión fue definida como avanzada en casos que se observen indicios de propagación, y como temprana en caso de que no se observe propagación, considerando esta situación como etapa de establecimiento o colonización. Para analizar si existe o no evidencia de propagación se estudiaron valores de edad y de reproducción de las poblaciones.
- Edades: A través de la edad se pretende conocer las fechas de establecimiento, la estructura de edades y el crecimiento poblacional en las poblaciones. Éstas serán calificadas en base a su edad como incipiente (hasta los 10 años), joven (de 11 a 25 años)

y madura (mayor a 26 años), siguiendo la terminología empleada en Inventario Nacional de Plantaciones Forestales, Región Patagónica 2017.

Las edades de los individuos fueron obtenidas mediante mediciones cuantitativas y cualitativas, por conteo de anillos de rodajas extraídas a la altura del cuello (zona de la planta donde se junta el tallo con la raíz) y por medición de variables de desarrollo vegetativo como el diámetro basal (D), altura (A) y el número de entre nudos ((EN) Parte del tallo comprendida entre dos grupos de ramas).

La cantidad de muestras de rodaja se limitó a un máximo de 40 por sitio debido al peso y costo de transporte de las mismas, por lo que se buscó cuál de las variables D, A y EN presentaba una correlación más ajustada con la edad, para aquellos datos que posean las 4 mediciones, y fue empleada como estimadora de edad para las muestras sin rodaja.

- Reproducción: Se buscó conocer las proporciones reproductivas y, junto a información de edades, a qué edad comienza la producción de conos en las poblaciones. El estado reproductivo de cada individuo fue determinado en base a la presencia o ausencia de conos o cicatrices de estos sobre las ramas, diferenciando entre individuos maduros e inmaduros. En el caso de que se presente únicamente conos nuevos se diferenció como maduro en su primer evento reproductivo (1°Rep.).

2.5 Procesamiento de muestras para determinación de edad:

Las rodajas extraídas en alta montaña fueron archivadas en el Herbario del CRUB para luego ser procesadas en el laboratorio. El procesamiento de estas consistió en el pulido de las mismas hasta un grano de lija 200, continuando con la lectura y conteo de anillos bajo lupa. Debido a que las muestras procedieron de individuos vivos, el último anillo de crecimiento (el más externo) corresponde al año del inicio de la temporada de crecimiento en la que se extrajo la muestra.

2.6 Análisis de datos

Para evaluar las densidades poblacionales los datos fueron analizados a nivel de parcela comparando estas unidades muestrales dentro de cada sitio. Para analizar la información relativa a la edad fue necesario agrupar los datos por sitio para alcanzar un mayor número de muestras y lograr un análisis más preciso, resultando cada sitio en una unidad muestral.

Los valores de A, D y EN medidos en campo se contrastaron con los valores de anillos de crecimiento (para el grupo de muestras que presentaba los cuatro valores) mediante análisis de varianza (ANOVA) y de regresión lineal para buscar diferencias significativas y así decidir cuál de las tres variables medidas funciona con mayor precisión como indicador de edad en esta ocasión (ver Anexo).

A partir de la variable para la estimación de edad seleccionada se extrapóla la edad para los ejemplares sin datos de rodaja y se agruparon todos los datos en intervalos de edad de 4 años.

Los análisis de varianza (ANOVA) y de regresión lineal fueron realizados utilizando el software Microsoft EXCEL office (2010). Los valores altitudinales, de superficie de parcelas así como las mediciones respectivas a las posibles fuentes de propágulos fueron extraídos a través de GPS y mapas altitudinales georreferenciados mediante el uso del software Qgis 3.4.

3. Resultados

3.1 Descripción general del área de estudio

Los sitios de muestreo fueron ambientes principalmente rocosos con escasa cobertura de vegetación herbácea y presencia de pináceas en mayores o menores cantidades. La altitud en cada sitio fue de 1701 a 1805 msnm para CAT, 1801 a 1840 msnm para MET, 1568 a 1670 msnm para SER, y 1670 a 1740 msnm para PIL. Bajo el sitio CAT se identificaron pequeños rodales de *P. contorta* y *P. ponderosa* así como ejemplares dispersos de *P. ponderosa*, *P. contorta* y *P. menziesii*. Para el sitio MET se observaron individuos dispersos de *P. ponderosa* y *P. contorta* y una pequeña plantación de *P. menziesii*. En la zona baja del sitio SER existe mayor actividad forestal, allí pudimos observar plantaciones de *P. ponderosa* aunque no se pudo determinar en detalle la composición de las forestaciones. Por último, en los alrededores del sitio PIL se observaron plantaciones forestales de *P. ponderosa* y una pequeña población de *P. contorta* dispersa sobre una zona de pedrero a una distancia de 1 km de la zona muestreada (**Figura 3**).

3.2 Especie hallada

La única especie registrada en los 4 sitios de estudio fue *Pinus contorta* (**Figura 2**). Ésta presenta hojas en fascículos de 2, de 3-8 cm de largo, a menudo retorcidas, rígidas y agudas, con los bordes finamente aserrados, vainas persistentes, oscuras, de unos 3 mm. Los conos son ovoide-cónicos, algo asimétricos, persistentes, agrupados y sésiles, de 4-5,5 cm, con escamas de 15-18 mm de largo x 7 mm de ancho, apófisis cuadrangular, carenada, con umbo prominente terminado en un aguijón persistente de 2-3 mm, dirigido hacia la base del cono (Gartland y Bohren, 2008). Fueron relevados un total de 193 ejemplares distribuidos entre los 4 sitios, distribuidos de manera escasa para los sitios MET y CAT a mayores densidades en SER y PIL (**Tabla 1**).



Figura 2: ejemplar de *P. contorta* presente en MET

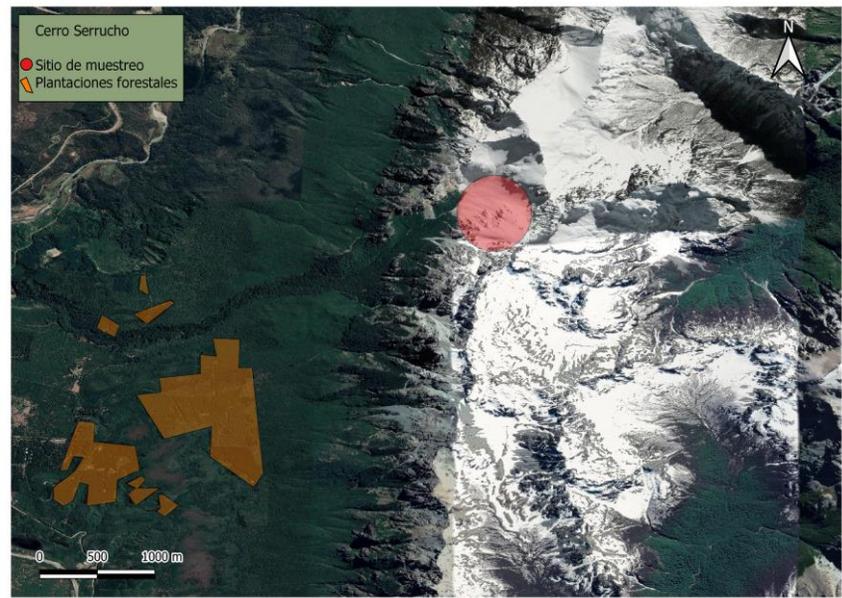
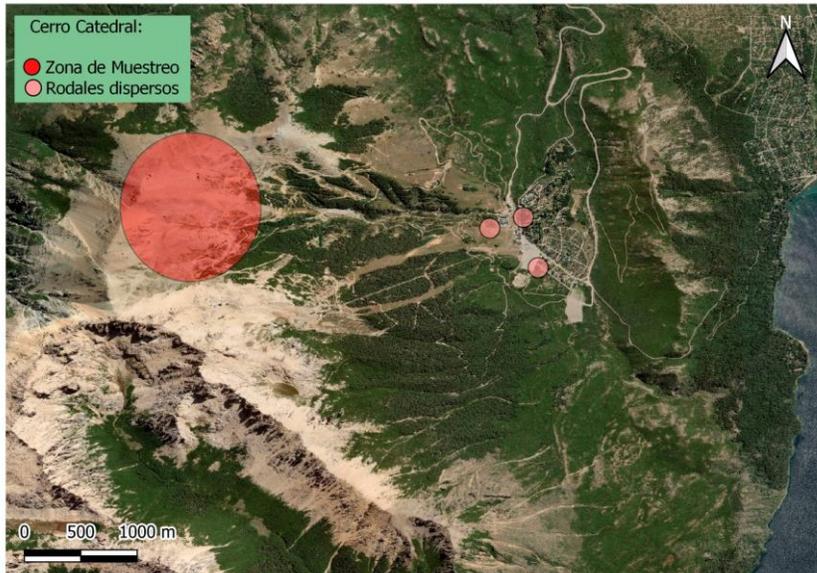


Figura 3: Detalle de las zonas muestreadas. De derecha a izquierda, desde arriba hacia abajo se observan los sitios Catedral (CAT), Meta (MET), Piltriquitrón (PIL) y Serrucho (SER). El círculo en rojo corresponde a los sitios de muestreo, en naranja se observan las plantaciones forestales mas cercanas a cada sitio y en rosa los rodales, pinos dispersos e invasiones mas cercanas observadas.

3.3 Densidades poblacionales:

Las densidades poblacionales mostraron valores diferentes para cada sitio, las poblaciones menos numerosas fueron observadas en CAT y MET donde los pinos se hallaron dispersos con densidades de 3 y 4 indiv/ha, en cambio SER (44 indiv/ha) a PIL (99,7 indiv/ha) se hallaron de manera más numerosa y agrupada (**Tabla 1**).

Tabla 1: Densidades poblacionales halladas en los sitios bajo estudio

	Densidad total sitio (indiv/ha)	D. Máxima en parcela (indiv/ha)	D. Min en parcela (indiv/ha)	Ejemplares relevados
Piltriquitron	99,72	180	49,08	133
Serrucho	44	120	0	47
Catedral	3	15	0	6
Meta	4	10	0	5

3.4 Edades

3.4.1 Estimador de edades individuales.

Luego de evaluar el grado de correlación entre las variables D, A y EN se seleccionó a la variable EN como estimadora de edad, debido a que ésta presentó una relación más ajustada con la edad que las variables D y A (**Tabla 2**). Los análisis de varianza y regresión lineal fueron realizados para los sitios SER y PIL donde la cantidad de ejemplares registrados fue superior al número de muestras de rodajas obtenidas.

Tabla2: Resultados estadísticos del análisis de regresión contrastando los valores de edad de los ejemplares con las variables D, A, EN.

	Sitio	Coefficiente de correlación	R ²	R ² ajustado	Error estándar
Edad vs D	PIL	0,481	0,231	0,207	4,55
	SE	0,599	0,359	0,332	2,62
Edad vs A	PIL	0,671	0,451	0,434	3,84
	SE	0,452	0,204	0,171	2,93
Edad vs N°EN	PIL	0,814	0,663	0,653	3,013
	SE	0,673	0,452	0,43	2,9

Los coeficientes de correlación entre edad y EN fueron de 0.67 para SER y 0.81 para PIL, con valores de R^2 de 0.45 y 0.66, lo que representa una relación moderada y alta entre variables. Utilizando el número de EN como estimador de edad se logró ampliar el grupo de datos de 65 muestras con datos de rodaja a un total de 180 muestras totales entre los sitios SER (n=47) y PIL (n=133). Debido a la escasa cantidad de individuos presentes en CAT (6) y MET (5) el estudio de la estructura de edades y proporciones reproductivas se centró en los sitios SER y PIL, poblaciones más numerosas con mayor cantidad de datos registrados. Las edades fueron clasificadas por intervalos de edad de cada 4 años, abarcando desde el año 1 hasta el 36.

3.4.2 Fechas de establecimiento de las poblaciones.

Las poblaciones resultaron jóvenes en términos de invasión ya que ningún valor de edad registrado superó los 35 años de edad. El ejemplar de mayor edad en MET fue de 28 años el cuál habría emergido en 1987, en CAT fue de 23 años (1992), en SE de 17 años (1998) y en PIL de 35 años (1980).

3.4.3 Estructura de edades.

Al observar la estructura de edades en SER (**Figura: 4.1**) se ve que el intervalo de mayor edad, el cual abarca desde los 17-20 años, representa solo el 4% de la población. La gran mayoría de los datos (63% del total) se acumula entre los siguientes intervalos, de 13-16 años (29%) y 9-12 años (34 %). Hacia los grupos más jóvenes la proporción de ejemplares disminuye aproximadamente a un 32% repartido entre los 5-8 años (13%) y 1-4 años (19%).

En PIL (**Figura: 4.2**) la acumulación de edades se da de forma más ordenada observándose un aumento en la proporción de individuos desde los grupos más viejos hacia los más jóvenes. El mayor intervalo de edad, correspondiente a 33-36 años, acumula solo un 0,75% y no hay registro de ejemplares entre los 33-36 años y los 17-20 años. Por debajo de los 17-20 años la población tiende a acumularse gradualmente hacia los grupos más jóvenes, desde un 7,6% ubicado entre los 17-20 años, un 14 % entre los 13-16 años, 18 % entre los 9-12, 28% entre los 5-8 y por último, un 31% entre los 1-4 años. Los resultados para el grupo más joven (1 a 4 años) podrían estar subestimados debido a que sólo se tomaron valores de plantas mayores a 20 cm de altura, dejando fuera del muestreo a toda plántula menor a esa talla.

Distribución de edades en la población. Sitio SER

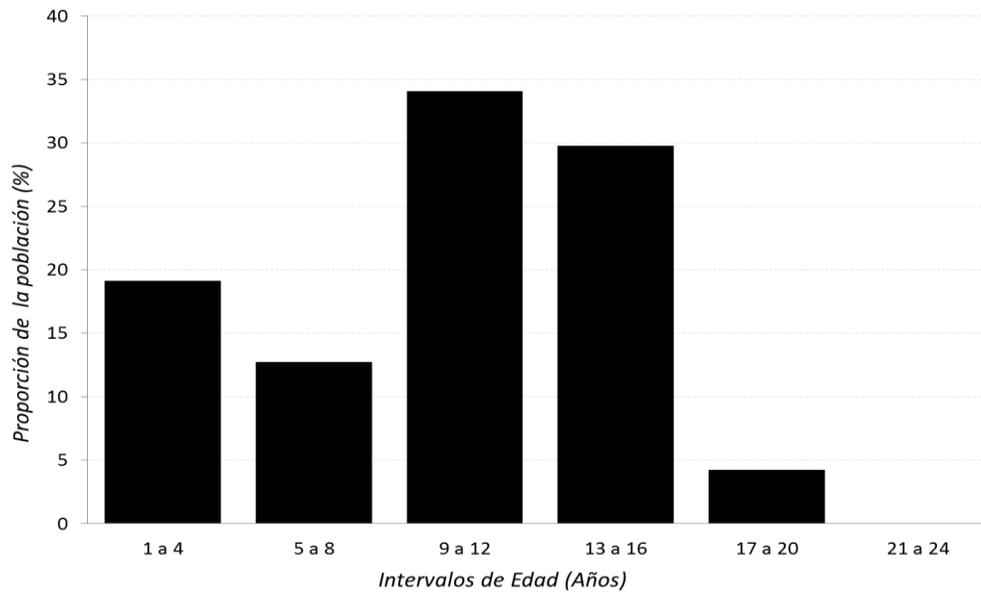


Figura 4.1: Porcentaje de la población en cada intervalo de edad en Serrucho.

Distribución de edades en la población PIL

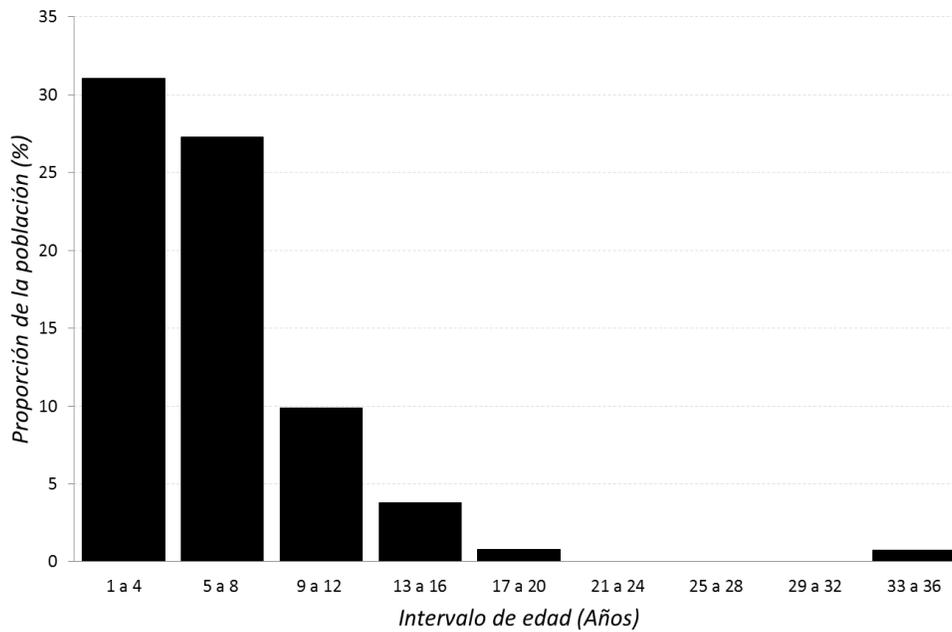


Figura 4.2: Porcentaje de la población en cada intervalo de edad en Piltriquitrón

3.5 Estado reproductivo

El 28 % de los ejemplares relevados en los 4 sitios fueron maduros, de los cuáles un 10 % se halló en 1° Rep. En CAT dos de los seis ejemplares hallados fueron maduros y ninguno en 1° Rep., en MET tres de los cinco ejemplares fueron maduros de los cuales uno en 1°Rep., en SER hubo un 25% de maduros y un 17% en 1° Rep. y en PIL un 27% de maduros sobre el total y un 10% en 1° Rep. La edad promedio general para todos los sitios en la que desarrollan los primeros cuerpos reproductivos fue de 13 a 16 años, con un mínimo registrado de 8 años.

En la población SER (**Figura 5 a**) la madurez aparece a partir de los 9 a 12 años (25% de su clase) aumentando la proporción hacia los 13 a 16 años (55% de su clase). En el intervalo de mayor edad (17-20 años) no se observaron ejemplares maduros, no obstante la frecuencia de los ejemplares mayores a los 17 años de edad fue muy baja (4%). En PIL (**Figura 5 b**) la madurez aparece de manera atípica entre los 5-8 años de edad (0,76%), y se presenta en mayor proporción a partir de los 9-12 años de edad (45% de su clase) y continúa aumentando en proporción en los intervalos de 13-16 (70% de su clase), y 17-20 años (90% de su clase).

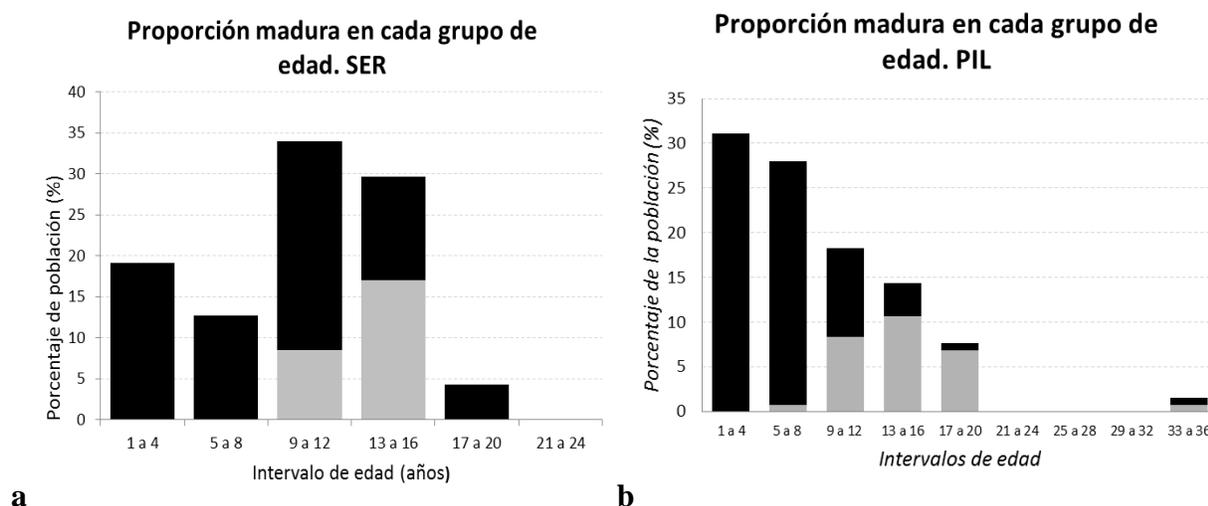


Figura 5: En los gráficos de barras se representa en negro el porcentaje inmaduro de la población y en gris se representa el porcentaje maduro de la población por intervalo de edad, en los sitios SER (a.) y PIL (b.).

El porcentaje de las poblaciones que presentó evidencia de 1°Rep. fue de 12% en SER y 10% en PIL, los cuales se presentaron entre las edades de 9-12 a 13-16 años (SER) y 5-8 a 17-20 años (PIL). En la población SER (**Figura 6 a**) los ejemplares más jóvenes en 1°Rep. (9-12 años) representaron el 2% de la población y alrededor de un cuarto de los ejemplares maduros en su

mismo intervalo de edad. En los 13-16 años la proporción en 1°Rep. aumenta llegando a un 10% de la población, lo cual representa el 60% de los maduros en su mismo intervalo de edad.

En la población PIL (**Figura 6 b**) el menor valor de edad para la 1°Rep. fue de 5-8 años, aunque este representó alrededor del 1% de la población, luego desde los 9-12 años la proporción aumenta a un 4% de la población y representa el 45% en su mismo intervalo de edad. En los 13-16 años la proporción respecto a la población continúa siendo un 4% pero en este caso representa el 35% de los maduros de la misma edad. El mayor valor de edad en el que aparece la 1°Rep se presenta entre los 17-20 años de edad disminuyendo en proporción a menos del 2% de la población y el 20% de los maduros de su misma edad.

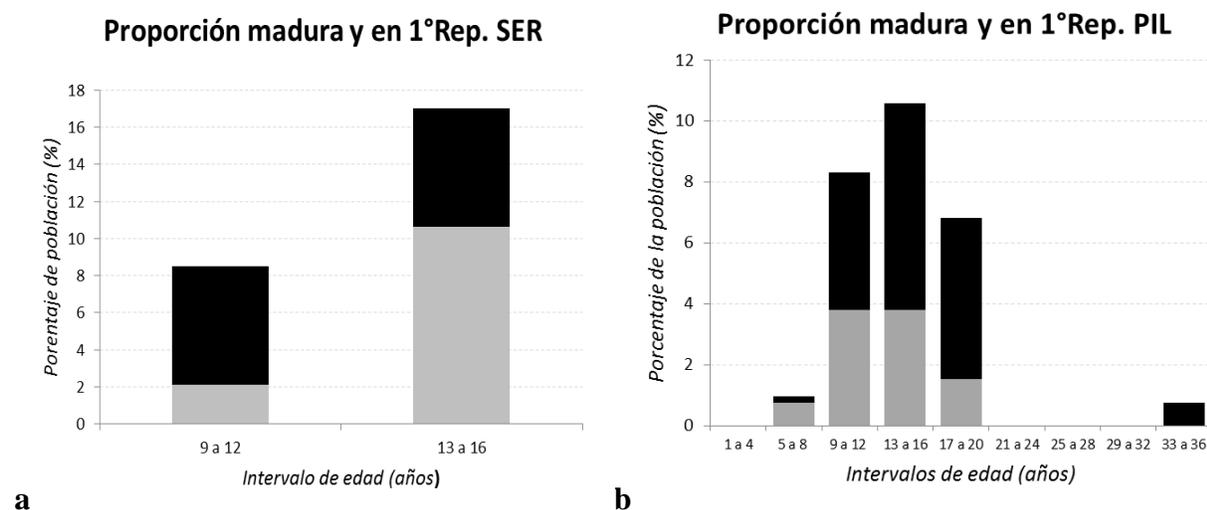


Figura 6: En negro se representa el porcentaje de ejemplares maduros respecto de la población y en gris la proporción de 1°Rep respecto del total para las poblaciones a. Serrucho y b. Piltriquitrón.

El primer evento reproductivo comienza en mayor medida entre los 9 a 16 años de edad, pudiendo aparecer en menor proporción en etapas más tempranas o más tardías. En el intervalo de los 9 a los 12 años existe una proporción de maduros en 1°Rep que aumenta hacia el intervalo de 13-16 años, donde se concentró el mayor porcentaje de ejemplares en 1°Rep para ambas poblaciones. A partir de los 13 a 16 la proporción en 1°Rep disminuye la mayor parte de los ejemplares maduros se encontraron reproduciéndose de manera activa.

4. Discusión

Este estudio documenta información original sobre la existencia de invasiones forestales en ambientes de alta montaña en el noroeste de la región andino-patagónica de Argentina. Los cuatro sitios bajo estudio presentaron pinos, la única especie presente fue *Pinus contorta* la cual representa una amenaza en términos de invasiones forestales para los ambientes de alta montaña en la Patagonia andina. Fueron halladas poblaciones jóvenes (menores a los 26 años) fruto de dispersión a larga distancia, con densidades poblacionales que variaron desde 3 a 100 ind/ha. Los datos obtenidos sugieren que el reclutamiento en alta montaña se debe mayoritariamente a fuentes externas, aunque en algunos sitios las proporciones reproductivas indiquen que las poblaciones puedan comenzar a expandirse por sí mismas.

4.1 *Pinus contorta* como única especie hallada

En las zonas cercadas a los sitios de estudio se observaron tres especies de pináceas presentes (*P. contorta*, *P. ponderosa*, *P. menziesii*), sin embargo *P. contorta* resultó la única especie hallada en los sitios, lo que podría indicarnos que *P. ponderosa* y *P. menziesii* tienen un bajo potencial de invasión en zona altoandina, por lo menos en las condiciones actuales.

Pinus contorta es una especie originaria de América del Norte donde se distribuye al Oeste desde el Norte de México hasta Canadá, la cuál ha sido introducida en distintos países del mundo por propósitos forestales en general (Gundale *et al.* 2013). En su distribución natural esta especie muestra una gran amplitud ecológica, desarrollándose desde el nivel del mar hasta los 3500 msnm (Critchfield 1957). Los ambientes altoandinos estudiados parecerían ser ambientes propicios para el establecimiento de *P. contorta* desde el aspecto de los requerimientos de sitio, ya que *P. contorta* es una especie colonizadora, intolerante a la sombra y adaptada a crecer en suelos pobres en nutrientes (Critchfield 1985). El establecimiento y éxito de esta especie decrece al incrementar la cobertura del suelo, y su reclutamiento es mayor donde el suelo mineral se halla expuesto, por lo cual suele desarrollarse en sitios que resultan marginales para otras especies arbóreas o sitios disturbados donde disminuye el nivel de competencia con otras especies (Despain 2000; Ledgard 2001; Langdon *et al.* 2010).

4.2 Densidades poblacionales

Los sitios estudiados presentaron bajas densidades poblacionales, teniendo en cuenta los valores que se presentan para invasiones de la misma especie en zonas de estepa y pastizales de la Patagonia. Estas pueden alcanzar los 13200 ind/ha en las proximidades de la fuente y alrededor de 1100 ind/ha a los 150 m desde la fuente (Sarasola *et al.* 2006), en cuanto a que los sitios CAT y MET presentaron una densidad promedio de 4 y 3 ind/ha, en SER de 44 ind/ha y en PIL de 100 ind/ha.

La distancia hacia la fuente, así como las dimensiones de la misma, son factores que limitarían la lluvia de propágulos (Sarasola *et al.* 2006, Peña *et al.* 2008, Langdon *et al.* 2010) y esto nos podría brindar posibles explicaciones de las densidades halladas. En los sitios MET y CAT las distancias hacia las posibles fuentes de propágulos más cercanas fueron de 3,4 y 3,7 km y estas fueron pequeñas en general (pequeños rodales e individuos dispersos). En el sitio SER la distancia fue de 3 km, similar a los anteriores, pero en este caso las dimensiones de las posibles fuentes fueron considerablemente mayores debido a que en las zonas bajas del SER existe una actividad forestal más desarrollada, la cual puede representar una mayor presión de propágulos. En PIL las plantaciones forestales más cercanas al sitio de estudio se hallaron a 3 km, aunque a 1 km del sitio de muestreo se observó una pequeña población de *P. contorta*.

En estos últimos casos las distancias así como las dimensiones y edades de las fuentes de propágulos son factores que podrían explicar las mayores dimensiones de las poblaciones datadas, sin embargo desconocemos el año de establecimiento de las fuentes, por lo tanto cuanto tiempo llevan establecidas. El análisis en profundidad de las fuentes parentales es un factor que estuvo fuera del alcance de este proyecto, aunque sin duda el estudio de las mismas podría complementar en buena medida la comprensión de la problemática analizada.

4.3 Edades y Reproducción

4.3.1 Fechas de establecimiento y estructura de edades

Las mayores edades en cada sitio fueron de 28 años en CAT, 23 años en MET, 17 años en SER y 35 años en PIL. Si bien en los sitios CAT y PIL existieron ejemplares mayores a los 26 años (un ejemplar en cada sitio) el resto de la población fue menor a los 23 años en ambos casos, tratándose entonces de poblaciones jóvenes (entre los 11 a 25 años). Debido al escaso número de

muestras de los sitios CAT y MET las inferencias sobre estructuras de edades se concentraron en los sitios SER y PIL donde se presentaron poblaciones más numerosas

En SER y PIL los individuos más longevos se encontraron entre los 17-20 años (a excepción de un ejemplar en PIL), intervalo de edad en el que se concentró menos del 8% de las poblaciones. En SER la proporción aumentaba en los intervalos próximos, concentrando más del 60% de la población entre los 13-16 años (30%) y los 9-12 años (34%). Hacia los grupos más jóvenes la población disminuye a % entre los 5-8 y % entre los 1-4 años de modo que no se observa evidencia de crecimiento de la población.

La población PIL presentó una estructura de edades más ordenada en la que se puede ver un crecimiento poblacional. El mayor grupo de edad (17-20 años) concentró al 8% de la población, y la proporción fue aumentando gradualmente hacia edades más jóvenes concentrándose el 60% en los intervalos de edad entre 1 y 8 años. El aumento gradual que se presenta desde el mayor grupo de edad hacia los más jóvenes podría sugerir que la población se halla en crecimiento.

4.3.2 Estado reproductivo

La presencia de conos en SER y PIL se observó en mayor medida a partir de los 9-12 años, entre 25% y 45% del grupo de edad, aumentando en proporción hacia los 13-16 años de edad donde más del 60% de la población de la misma edad presentó conos. En PIL existió un bajo porcentaje reproductivo entre los 5-8 años, lo que parecería ser un evento poco frecuente (menor al 1% del grupo de edad), y a partir de los 17-20 años la mayor parte de la población ha madurado sexualmente. En SER la población mayor a los 17 años no presentó cuerpos reproductivos reflejando que la madurez sexual podría ser un evento muy variable respecto a la edad.

4.3.3 Edad en la que comienza la madurez sexual

La madurez reproductiva en estos casos comenzó entre los 9 a 12 años de edad, aumentando la proporción entre los 13 a 16 años. De manera atípica fue hallado un individuo en 1°Rep. a los 8 años de edad, siendo el ejemplar más joven reproductivo, y dos ejemplares en 1°Rep. a los 17 años de edad como los reproductores más tardíos. En América del Norte *P. contorta* puede producir semillas viables a partir de los 5 a 10 años (Lotan y Critchfield, 1990) aunque en Nueva Zelanda, donde existen invasiones establecidas de *P. contorta*, varios autores sugieren que la

producción de semillas viables puede ocurrir de manera mas temprana, comenzando entre los 4 a 5 años, hallando mayores producciones hacia los 7 a 8 años de edad (Lotan y Critchfield 1990; Ledgard 2001). Peña y colaboradores (2008) hallaron resultados similares a estos en el sur de Chile, donde sugiere que la madurez reproductiva se alcanza entre los 6 a 8 años. Teniendo en cuenta las edades en que esta especie alcanza la madurez reproductiva en otros sitios del mundo, podemos ver que aquí ocurre de manera ligeramente más tardía ya que la gran mayoría de los individuos comienzan a producir semilla entre los 9 a 16 años de edad.

Ledgard (2001) sugiere que los regímenes de precipitación así como la altitud en el sitio donde se desarrollan las coníferas puede influenciar la edad en la que comienzan a producir conos, de modo que al aumentar alguna de estas variables puede esperarse que la edad en la que producen semillas viables sea más avanzada. Observando detalladamente las altitudes donde se registran estos datos vemos que se trata de poblaciones establecidas a menores altitudes que las aquí estudiadas. Las poblaciones analizadas en el sur de Chile se desarrollaron a los 1420 msnm (Peña *et al.* 2008; Langdon *et al.* 2010) y en el caso de Nueva Zelanda estas fueron halladas a partir de los 1350 msnm y hasta los 1623msnm. En este caso los autores observan que los ejemplares establecidos por encima de los 1601 msnm presentaron estructuras reproductivas a partir de los 12 años de edad (Tomiole *et al.* 2016). Las poblaciones más numerosas de los sitios estudiados en este trabajo se establecen entre los 1570 a 1740 msnm aunque, en ambos casos, han sido observados ejemplares a mayores altitudes aunque de manera atípica. Las altitudes a las que se establecen estas poblaciones pueden representar una explicación viable sobre las edades en las que se alcanza la madurez reproductiva, y esto significaría que el tiempo necesario entre generaciones sea mayor que en poblaciones establecidas a menores altitudes.

4.4 Estado de invasión

- Sitios CAT y MET: Etapa de establecimiento. Temprana

Teniendo en cuenta la escasez de ejemplares, las distancias entre ellos y las diferencias de edades en los sitios CAT y MET podemos pensar que el proceso de invasión en estos casos se halla en una etapa temprana de establecimiento, donde la llegada de los ejemplares corresponde a eventos aleatorios poco frecuentes relativos a una dispersión a larga distancia, dependiente en su totalidad de una fuente de propágulos externa.

- Sitio SER: Establecimiento, colonización. Temprana

La población hallada en SER fue joven, menor a los 20 años de edad, presentándose de manera agrupada aunque en bajas densidades poblacionales (**Figura 7**). El 25% de la población presentó cuerpos reproductivos al momento del estudio y se observó que la madurez reproductiva ocurre entre los 9 a 16 años. La disminución de la población hacia los grupos más jóvenes nos lleva a pensar que los ejemplares maduros no estarían reclutando de forma activa como para causar un crecimiento poblacional, sin embargo, como la población madura fue relativamente joven podemos pensar que la lluvia de semillas por parte de la misma población es un evento relativamente nuevo en el sitio, por lo que una multiplicación de la población sería un evento probable en el corto o mediano plazo. Presumiblemente esta población se hallaría en una etapa temprana de establecimiento o colonización al momento del estudio, donde se ha cumplido exitosamente con el transporte y establecimiento de al menos 47 individuos desde la fuente de propágulos, pero que aún esta no muestra evidencia de crecimiento independiente a una fuente externa.



Figura 7: Población registrada en el sitio SER.

- Sitio PIL: Propagación, multiplicación. Avanzada

La población en PIL presentó las mayores proporciones de los sitios estudiados (**Figura 8**). Si bien también se trató de una población joven, esta se presentó en mayores densidades y de manera creciente hacia los grupos más jóvenes. La proporción madura fue de 27%, similar a lo

observado en SER aunque aquí el crecimiento poblacional podría indicar que los ejemplares más longevos podrían estar comenzando a reclutar hacia el grupo más joven de entre 1 a 4 años. Por otro lado también se observó en PIL una población de *P. contorta* invadiendo sobre zonas de pedreros a una distancia aproximada de 1km al sitio de estudio, la fuente más cercana hallada entre los cuatro sitios. Podríamos pensar que el crecimiento poblacional pronunciado en este sitio también puede estar influenciado por la cercanía con esta fuente de propágulos y no únicamente un reclutamiento propio de la población. Independientemente de cuál sea el causante del aumento poblacional observado para el sitio, es claro que se existe una población en crecimiento con una proporción madura capaz de reclutar en alta montaña.



Figura 8: Población registrada en el sitio PIL

4.5 Consecuencias potenciales e implicancias para la conservación

Los ambientes alto andinos presentan una gran riqueza específica en su composición. En estos ambientes los endemismos son frecuentes así como la incorporación de elementos de las regiones áridas aledañas, existiendo un total de 251 especies de plantas vasculares registradas para el PNNH situado en la región, las cuales representan entre el 25 y 29% del total de especies vegetales en el área protegida (Ferreira *et al.* 2005). Todos estos factores, confieren a estos ambientes un alto valor de. La presencia de *P. contorta* supone una amenaza para la biodiversidad altoandina en términos de competencia por los recursos ya que una especie leñosa precisa de mayores cantidades de nutrientes del suelo y agua para su desarrollo que las plantas herbáceas presentes en estos ambientes, así como la cobertura del suelo por acículas y la generación de sombra que pueda disminuir la incidencia de luz aprovechable por otras especies. La dispersión hacia sitios cada vez más inaccesibles llevaría a una situación más compleja de manejar, y al aumentar la cantidad de individuos los efectos detrimentales hacia la biodiversidad altoandina serían cada vez más severos.

El retroceso de las nieves eternas, producto del cambio climático, genera espacios nuevos y vírgenes a mayores altitudes en el que las especies pueden establecerse, aunque se sabe que este retroceso y liberación de ambientes ocurre a mayores tasas respecto a las que la flora altoandina puede colonizar (Ferreira *et al.* 2005). Basándonos en lo observado en este estudio, *P. contorta* es una especie que podría establecerse en estos sitios, ya que la misma en su zona de origen es citada como colonizadora de frentes glaciares (Critchfield 1985), ambientes de similares condiciones. Esto no solo implica un riesgo para la biodiversidad altoandina, si no que podría afectar la hidrología de la región siendo la única especie forestal establecida en el primer eslabón en el camino del agua de deshielo hacia las cuencas de la región.

La expansión del LCA hacia mayores altitudes dado por la dispersión de plantas leñosas podría disminuir el efecto de cortafuegos que generan los sistemas de alta montaña a través de la incorporación de biomasa combustible en ambientes desprovistos de algo similar. Este escenario es quizás uno de los más alarmantes debido a que en caso de existir un incendio forestal, este podría atravesar sitios que normalmente representaban una barrera para el mismo.

5. Conclusión

Los resultados obtenidos dentro de los sitios evaluados muestran que a pesar de no estar ante la presencia de una invasión a gran escala, es probable que en el largo plazo esto ocurra, al menos para algunos de los sitios muestreados. Entre los sitios estudiados encontramos situaciones de preocupación menor donde apenas unos escasos ejemplares se establecen y sobreviven de manera aislada, y situaciones de mayor preocupación donde la población es numerosa y la proporción de ejemplares reproductivos es creciente. El caso observado en Piltriquitrón representa esta situación, donde se observa que la población podría ingresar o estar ingresando en una etapa de propagación, existiendo en esta una gran cantidad de ejemplares reproductivos capaces de reclutar propágulos en alta montaña, perdiendo gradualmente la dependencia de fuentes de propágulos externas para su crecimiento poblacional.

Esta situación representa un punto crítico desde la perspectiva del manejo y control de la invasión debido a que la población logra conformarse como una nueva fuente de propágulos, quizás más adaptada a estos ecosistemas, pudiendo dispersar nuevos individuos hacia sitios aún más remotos. No obstante se sabe que las poblaciones jóvenes como las aquí registradas al momento del estudio (densidades menores a los 100 indiv/ha, y alturas menores a los 5m) resultan relativamente fáciles de manejar a través de una estrategia de control mecánico, la cuál sería el método más óptimo en estos casos.

El desarrollo de la industria forestal en nuestra región nos brinda una situación relativamente ventajosa si tenemos en cuenta los antecedentes de invasiones forestales en otras regiones del hemisferio sur donde el tiempo de establecidas las plantaciones forestales, así como la superficie implantada es notablemente mayor que en la Patagonia (Simberloff et al 2010). Aquí el tiempo de establecimiento de las plantaciones y la superficie implantada es notablemente menor, y sumado a esto, *P. contorta* es una de las especies de menor superficie forestada en nuestra región. En la Patagonia comenzamos a vislumbrar las problemáticas ecológicas y económicas que implican las invasiones forestales, y el expediente para *P. contorta* es de los más desalentadores entre las especies implantadas en la región, sobre todo en zonas de estepa, sitios disturbados y zonas escasamente vegetadas. Considero que los datos presentados en este trabajo deberían ser considerados como una alarma temprana para un problema que puede ser mayúsculo en el mediano plazo para numerosas montañas de la cordillera patagónica, tanto argentina como chilena.

Agradecimientos

Quisiera agradecer en principio a todas aquellas personas que conforman y mantienen un sistema educativo universitario público, gratuito y de calidad, formando profesionales competentes en todas las áreas. Al Centro Regional Universitario Bariloche, Universidad Nacional del Comahue por mi formación académica y científica.

A mis directores Martín y Juan por darme la oportunidad de trabajar con ellos en un tema que siempre me fue de gran interés, por su asistencia y sus sabias correcciones.

A todos aquellos que me brindaron su ayuda en el desarrollo de este trabajo. A Sergio, Pablo, Nico, Tomás y Jaime por su asistencia en campo, a Lau y Anita en su asistencia en los análisis de datos, a Santiago quien me acompañó en el procesamiento de las muestras y a Nahuel, Gustavo, Anita, Mica, Aimé y Lucas por sus vitales asistencias en la redacción de este trabajo.

Agradezco a aquellos amigos y amigas que me acompañaron durante el transcurso de la carrera y que con su apoyo he logrado alcanzar el final de la misma, Laura M., Nayan, Trinidad, Agustina, Fernanda, Juancito, Micaela, Aimé, Amaya, Matías y tantos otros que podría nombrar.

A Dany que con su apoyo y compañía durante largo tiempo logré culminar mi trabajo final.

A mis padres, quienes me enseñaron que con esfuerzo y dedicación es posible pensar en un mundo mejor.

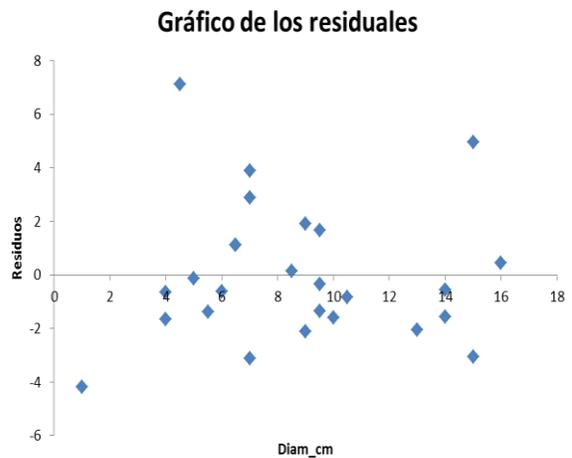
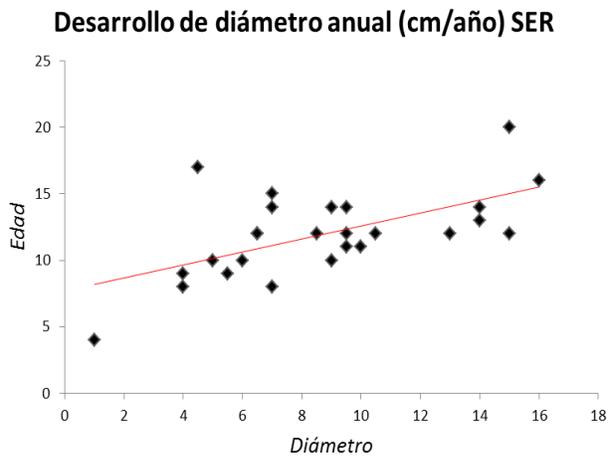
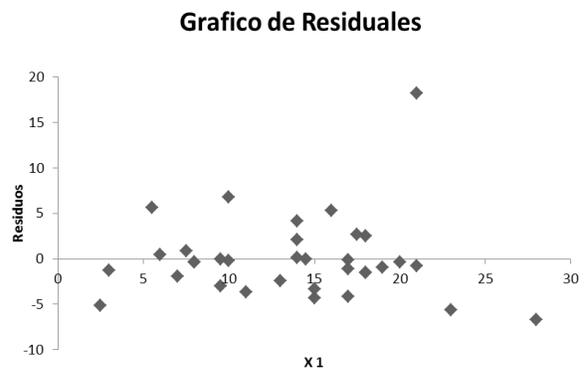
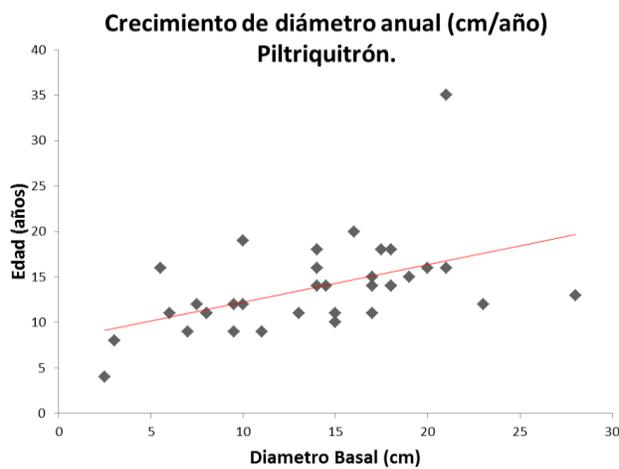
6.Anexo

6.1 Estimadores de edad individual

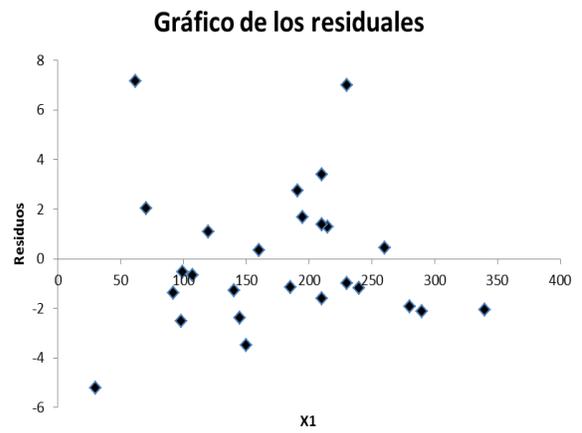
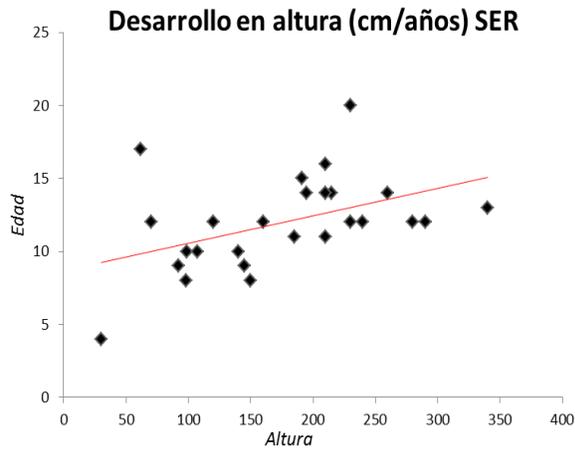
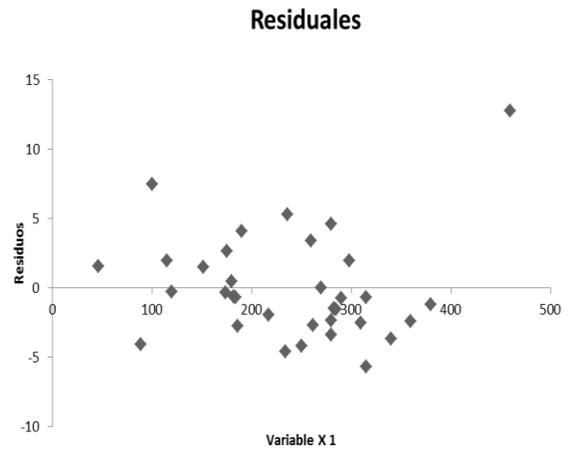
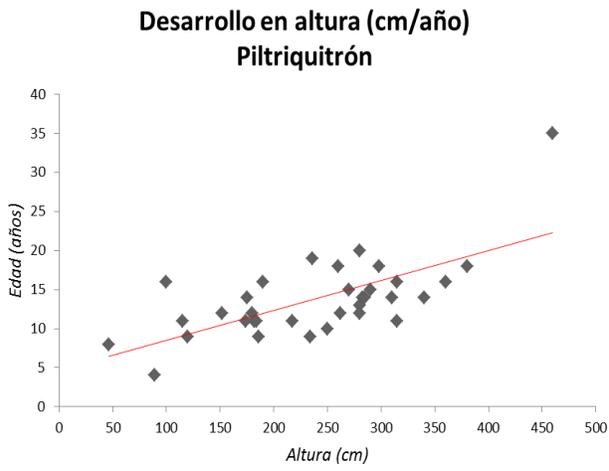
El análisis de las variables para estimación de edad individual fue realizado mediante la comparación de las variables D, A y EN contrastadas con el número de anillos de rodaja, buscando cuál de ellas representaba el grado de correlación más ajustada con la edad y así poder ampliar el grupo de datos de edad a partir de una variable no invasiva medible en campo.

Los gráficos de dispersión obtenidos junto con los gráficos de residuales se presentan a continuación:

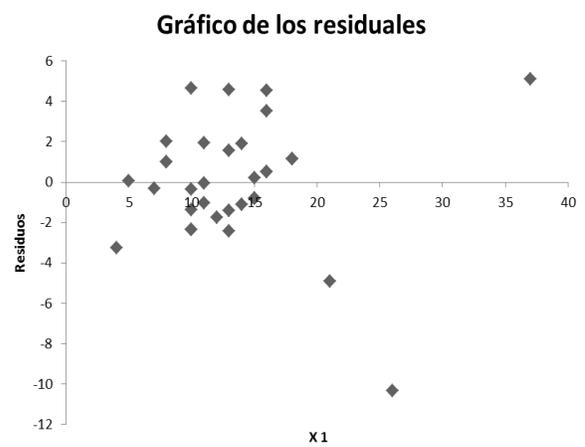
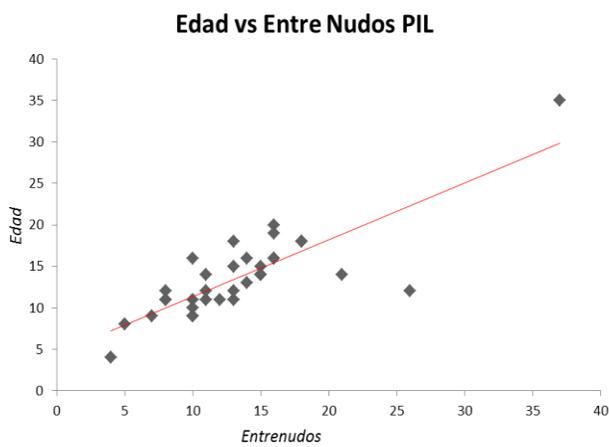
- *Edad vs diámetro basal.*

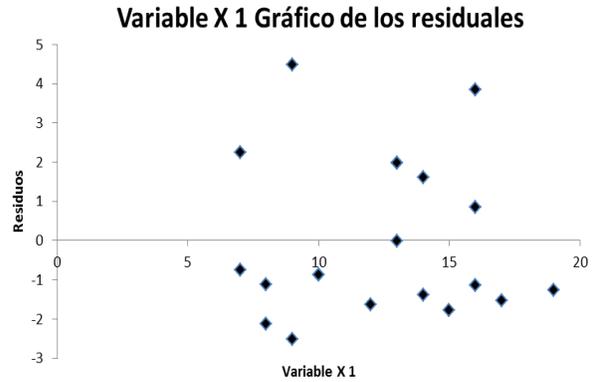
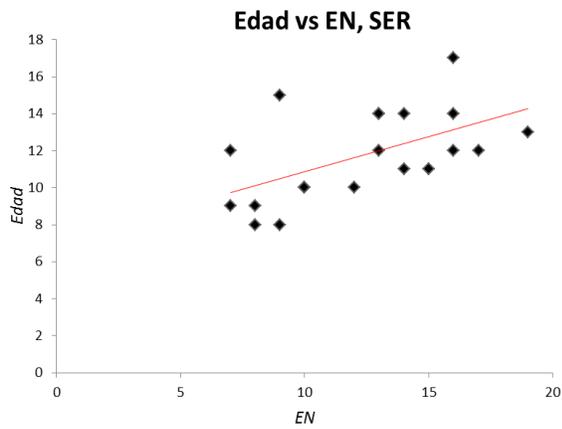


- *Edad vs altura:*



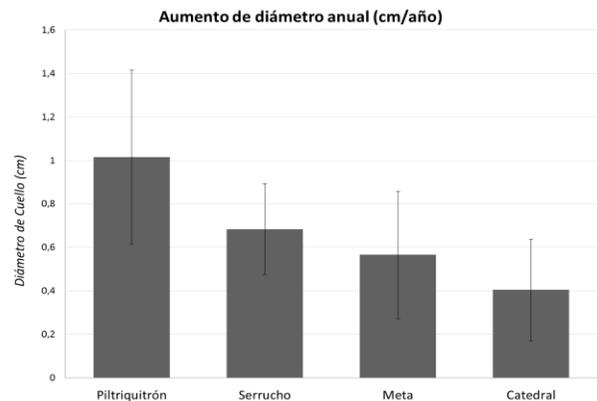
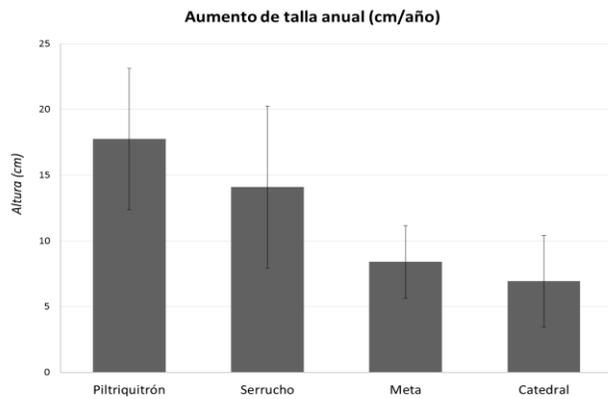
- *Edad vs entrenudos*





6.2 Parámetros de crecimiento

Los análisis correspondientes a los parámetros de crecimiento diámetro basal (D) altura (A) mostraron diferencias de valores entre cada sitio aunque expresaron una gran variación dentro de cada grupo de datos haciendo poco significativo el contraste entre los valores obtenidos entre sitios. Si bien se observa que las poblaciones correspondientes a los sitios PIL y SE los A y D tuvieron mayores valores promedio comparados los sitios MET y CET, el error estándar para todos los sitios fue amplio por lo que las diferencias entre los sitios no resultan significativas.



Comparación de los valores de aumento de talla anual (izquierda) y desarrollo de diámetro basal (derecha) promedio con su respectivo error estándar entre los sitios muestreados.

7. Literatura citada:

- Andersson, G., Wennstrom, U., 1988. Cone and seed corps from Swedish seed orchards. *Forest Tree Breeding Information* 4, 24.
- Aparicio, A., Martínez-Meier, A., Mondino, V., Basil, G., Schinelli Casares, T. 2014. Programa de Mejoramiento Genético de Pino Ponderosa, avances y perspectivas. *Presencia* 61: 5-9.
- Benítez, R., Gaute, M., Poch, J., Dorio, M., Clemente, N., Tripodi, N., Acposta, N., ... & Retamal, A. Inventario Nacional de Plantaciones Forestales. Inventario de Plantaciones Forestales en secano, Región Patagonia. Ministerio de Agroindustria. Presidencia de la Nación. Argentina, Mayo 2017.
- Brockerhoff, E.G., Kay, M., 1998. Prospects and risks of biological control of wilding *Pinus contorta* in New Zealand. En: Proceedings of the 51st Plant Protection Conference, Palmerston North, New Zealand. 216-223
- Castro-Díez, P., Valladares, F., Alonso, A. 2004. La creciente amenaza de las invasiones biológicas. *Ecosistemas* 13:61-68.
- Cieraad, E., McGlone, M., Barbour, M. M., Huntley, B., 2012. Seasonal Frost Tolerance of Trees in the New Zealand Treeline Ecotone. *Arctic, Antarctic, and Alpine Research*, Vol. 44, 3:332–342.
- Chauchard, LM; GA Logercio & J Sens Hourcade. 1988. Inventario Forestal. Plantaciones. Área Península Huemul. Parque Nacional Nahuel Huapi. Informe Técnico.
- Cooling, E. N. 1968. *Pinus merkusii*. Fast Growing Timber Trees of the Lowland Tropics. Commonwealth Forestry Institute, Oxford. 4: 169-176.
- Colautti, R. I. & MacIsaac H. J. 2004. A neutral terminology to define "invasive" species. *Diversity and Distributions* 10: 135-141.
- Colautti, R. I., Ricciardi, A., Grigorovich, I. A. & MacIsaac, H. J. 2004, Is invasion success explained by the enemy release hypothesis?. *Ecology Letters*, 7: 721–733.
- Critchfield, W.B., 1957. Geographic Variation in *Pinus contorta*. Harvard University, Maria Moors Cabot Foundation, Cambridge, MA, 118.
- Critchfield, W. B. 1985. The late Quaternary history of lodgepole and jack pines. *Can. J. For. Res.* 15: 749-772.
- 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
- Davis, K. T. et al. 2019. Severity of impacts of an introduced species corresponds with regional eco-evolutionary experience. *Ecography* 42:12-22.
- Despain, D. G., 2000. Dispersal ecology of lodgepole pine (*Pinus contorta* Dougl.) in its native environment as related to Swedish forestry. *Forest Ecology and Management*. 141: 59-68.
- Dlugosch K. M. & Parker I. M. 2008 Founding events in species invasions: genetic variation, adaptive evolution, and the role of multiple introductions. *Molecular Ecology* 17:431-449.

- Domínguez-Calleros, P. A., Chávez-Flores, G. A., Rodríguez Téllez, E., Corral Rivas, J. J., Goche Telles, J. R., Díaz Vásquez, M. A., 2014. Caracterización silvícola de *Pseudotsuga menziesii* en la reserva de la biosfera “La Michilía”. *Madera y Bosques*, 20: 23-31.
- Elton, C. S. 1958. *The Ecology of invasions by plants and animals*. Methuen, London.
- Ferreira, M., Clayton, S., & Ezcurra, C. 1998. La Flora Altoandina de los sectores Este y Oeste del Parque Nacional Nahuel Huapi, Argentina. *Darwiniana* 36: 65-79.
- Ferreira, M., Grigera, D., & Úbeda, C. 2005. Conservación de los ecosistemas de alta montaña: La zona altoandina del Parque Nacional Nahuel Huapi (Argentina). *Anales Instituto Patagonia (Chile)*, 33: 41-58.
- Fridley, J. D., Stachowicz, J. J., Naeem, S., Sax, D. F., Seabloom, E. W., Smith, M. D..... & Holle, B. V. 2007. The invasion paradox: reconciling pattern and process in species invasions. *Ecology*, 88:3-17.
- Gartland, H. M., Bohren, A. V., 2008. *Dendrología especial: especies forestales de Argentina*. Editorial Universitaria de la Universidad Nacional de Misiones. 1: 1-132.
- Gazol, A. et al. 2016. Impact of alien pines on local arbuscular mycorrhizal fungal communities, evidence from two continents. *Microbiol. Ecol.* 73-92.
- Gundale, M. J., Pauchard A., Nuñez M. A. 2013. Can model species be used to advance the field of invasión ecology?. *Biological invasions* 16: 591-607.
- Hierro, J. L., Maron, J. L. & Callaway, R. M. 2005. A biogeographical approach to plant invasions: the importance of studying exotics in their introduced and native range. *Journal of Ecology*, 93:5-15.
- Hierro, J. L., Villarreal, D., Eren, Ö., Graham, J. M. & Callaway, R. M. 2006. Disturbance facilitates invasion: the effects are stronger abroad than at home. *The American Naturalist*, 168:144-156.
- Hobbs, R. J. & Huenneke, L. F. 1992. Disturbance, diversity, and invasion: implications for conservation. *Conservation biology*, 6:324-337.
- IPBES, 2019: Global assessment report on biodiversity and ecosystem services of the Intergovernmental Science-Policy Platform on Biodiversity and Ecosystem Services.
- Keane, R. M. & Crawley, M. J. 2002. Exotic plant invasions and the enemy release hypothesis. *Trends ecol evol*, 17:164-170
- Körner, C. 1998. A re-assessment of high elevation treeline positions and their explanation. *Oecologia*, 115:445-459
- Körner C., 2003. *Alpine plant life. Functional plant ecology of high mountain ecosystems*, 2nd edn. Berlin, Germany: Springer
- Langdon, B., Pauchard, A., Aguayo, M. 2010. *Pinus contorta* invasion in the Chilean Patagonia: local patterns in a global context. *Biological Invasions*. 12:3961-3971.
- Lake, P. S. & O'Dowd, D. J. 1991. Red crabs in rain forest, Christmas Island: biotic resistance to invasion by an exotic snail. *Oikos*, 25-29
- Ledgard N., 2001. The spread of Lodgepole Pine (*Pinus contorta* Dougl.) in New Zealand. *For Ecol Manage* 141:43-57.

- Leprieur, F., Beauchard, O., Blanchet, S., Oberdorff, T. & Brosse, S. 2008. Fish invasions in the world's river systems: when natural processes are blurred by human activities. *Biology*, 6:28.
- Levine, J. M., Adler, P. B. & Yelenik, S. G. 2004. A meta- analysis of biotic resistance to exotic plant invasions. *Ecology letters*, 7:975-989.
- Lockwood, J.L., Cassey, P., Blackburn, T., 2005. The role of propagule pressure in explaining species invasions. *TRENDS in Ecology and Evolution*, 20:223-228.
- Lockwood, J. L., Cassey, P. & Blackburn, T. M. 2009. The more you introduce the more you get: the role of colonization pressure and propagule pressure in invasion ecology. *Diversity and Distributions*, 15:904-910.
- Lotan, J. E., Critchfield, W. B. 1990. Lodgepole pine. In: Burns RM, Honkala BH (Tech coords) Silvics of North America. No 1 Conifers, Agriculture handbook 654, vol 2. US Department of Agriculture & Forest Service, Washington, USA
- Lowe S., Browne M., Boudjelas S. & De Poorter M., 2001. 100 of the World's Worst Invasive Alien Species. Invasive Species Specialist Group, IUCN, Gland.
- Mack, R. N., Simberloff, D., Lonsdale, W. M., Evans, H., Clout, M., Bazzaz, F., 2000. Invasiones Biológicas: Causas, Epidemiología, Consecuencias globales y Control. *Tópicos en Ecología*. Vol. 3
- Maron, J. L., Vila M. & Arnason, J. 2004. Loss of enemy resistance among introduced populations of St. John's Wort (*Hypericum perforatum*). *Ecology* 85:3243-3253.
- Mermoz, M., C. Úbeda, D. Grigera, C. Brion, C. Martin, E. Bianchi & H. Planas 2000. *El Parque Nacional Nahuel Huapi: sus características ecológicas y estado de conservación*. Administración de Parques Nacionales-Universidad Nacional del Comahue. Bariloche Argentina.
- Nuñez, M. A. and Dickie, I. A. 2014. Invasive belowground mutualists of woody plants. *Biological invasions* 16:64-5661.
- Pauchard, A., Kueffer, C., Dietz, H., Daehler, C. C., Alexander, J., Edwards, P. J., Arévalo, J. R., Cavieres, L. A., Guisan, A., Haider, S., Jakobs, G., McDougall, K., Millar, C. I., Naylor, B. J., Parks, C. G., Rew, L. J., Seipel, T., 2009. Ain't no mountain high enough: plant invasions reaching new elevations. *Front Ecology Environment*; 7: 479-486.
- Pauchard A, Escudero A, Garcia RA, et al., 2016 Pine invasions in treeless environments: Dispersal over runs microsite heterogeneity. *Ecology* 6:447-459.
- Pemán García, J., Coscolluela Giménez, J., Gómez Fernández, J. A. 2014. *Pseudotsuga menziesii* Mirb. Producción y manejo de semillas y plantas forestales. Universitat de Lleida, ficha técnica; 166-180
- Peña, E., Hidalgo, M., Langdon, B., Pauchard, A., 2008. Patterns of spread of *Pinus contorta* DuRoi. Ex Loud. Invasion in a Natural Reserve in southern South America. *Forest Ecology and Management*. 11163-11169
- Pyšek, P., Richardson, D.M., Rejmánek, M., Webster, G.L., Williamson, M & Kirschner, J. 2004. Alien plants in checklists and floras: towards better communication between taxonomists and ecologists. *Taxon*, 53:131-143.
- Quiroz, I., Yasna Rojas, P. 2003. Pino Ponderosa y Pio Oregón. Coníferas para el sr de Chile. Instituto Forestal Sede Los Lagos. Valdivia. 316.

- Rejmánek M. & Richardson D. M. 1996. What attributes make some plant species more invasive? *Ecology* 77:1665–1.
- Richardson, D. M., and W. J. Bond. 1991. Determinants of plant distribution: evidence from pine invasions. *American Naturalist* 137:639-668.
- Richardson D. M., 1999. Commercial forestry and agroforestry as sources of invasive alien trees and shrubs. En: OT Sandlund; PJ Schei & A Viken. (eds.). *Invasive species and Biodiversity Management*. Kluwer Academic Publishers 16:237-257
- Richardson, D.M. & Rejmánek M. 2011. Trees and shrubs as invasive alien species – a global review- *Diversity and distributions*, 17:788-809.
- Richardson D. M., Williams P. A. & Hobbs R. J., 1994. Pine invasions in the Southern Hemisphere: determinants of spread and invadability. *J. Biogeogr.* 21: 511–27.
- Sarasola, M. M., Rusch, V. E., Schlichter, T. M., Ghera, C. M., 2006. Invasión de coníferas forestales en áreas de estepa y bosques de ciprés de la cordillera en la Región Andino Patagónica. *Ecología Austral*. 16:143-156.
- Schlatter, J. E., 1994. Requerimientos de sitio para la lenga, *Nothofagus pumilio* (OPEP. Et Ende.) Krasser. *Bosque*, 15: 3-10.
- Simberloff, D. A., Nuñez, M. A., Ledgard, N. J., Pauchard, A., Richardson, D. M., Sarasola, Van Wilgen, B. W., Zalba, S. M., Zenni, R. D., Bustamante, R., Peña, E., Ziller, S. R., 2010. Spread and impact of introduced conifers in South America: Lessons from other southern hemisphere regions. *Austral Ecology*, 35: 489-504.
- Simberloff, D. 2009. The role of propagule pressure in biological invasions. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 40:81-102
- Simberloff, D., Martin, J. L., Genovesi, P., Maris, V., Wardle, D. A., Aronson, J.... & Pyšek, P. 2013. Impacts of biological invasions: what's what and the way forward. *Trends in ecology & evolution*, 28:58-66.
- Simberloff, D., Relva, M. A. & Nuñez, M. 2002. Gringos en el bosque: introduced tree invasion in a native *Nothofagus/Austrocedrus* forest. *Biological Invasions*, 4:35-53.
- Simberloff, D. 1986. Introduced insects: a biogeographic and systematic perspective. In *Ecology of biological invasions of North America and Hawaii*. Springer New York. 3-26
- Stohlgren, T. J., Barnett, D. T. & Kartesz, J. T. 2003. The rich get richer: patterns of plant invasions in the United States. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 1:11-14.
- Stevens, G. C., and J. F. Fox. 1991. The causes of treeline. *Annual Review of Ecology and Systematics* 22:177 – 191.
- Tomiolo, S., Harsch, M. A., Duncan, R. P., Hulme, P. E., 2016. Influence of climate and regeneration microsites on *Pinus contorta* invasion into an alpine ecosystem in New Zealand. *Environmental Science*, 3: 525-540.
- Von Holle, B. 2005. Biotic resistance to invader establishment of a southern Appalachian plant community is determined by environmental conditions. *Journal of Ecology*, 93:16-26.
- Wardle P., 1985. New Zealand timberlines 1. Growth and survival of native and introduced tree species in the Craigieburn Range, Canterbury. *New Zeal J Bot* 23: 219-234.

