

Invasión de coníferas forestales en áreas de estepa y bosques de ciprés de la cordillera en la Región Andino Patagónica

MAURO M SARASOLA ^{1, ✉}, VERÓNICA E RUSCH ^{1,*}, TOMÁS M SCHLICHTER ^{1,**} & CLAUDIO M GHERSA ²

1. EEA INTA Bariloche, Grupo de Ecología Forestal, Bariloche, Río Negro, Argentina.

2. IFEVA, Depto. Recursos Naturales y Ambiente, Fac. de Agronomía, Univ. de Buenos Aires, Bs. As., Argentina.

RESUMEN. La implantación de masas forestales con fines productivos se realiza con un conjunto reducido de especies de las que se conoce su manejo silvícola e industrial. Por tal motivo se las introduce en áreas distintas a las de su origen. Potencialmente, estas introducciones pueden desencadenar procesos de invasión de los sistemas naturales o seminaturales contiguos a las plantaciones. En la región andino patagónica, la actividad forestal con especies introducidas es aún incipiente, tanto por la superficie forestada como por la edad de las plantaciones más importantes. Se estima la superficie implantada en aproximadamente 70000 hectáreas, con una tendencia creciente en el ritmo de forestación en la última década. La especie más plantada es el *Pinus ponderosa* Doug (Laws) (pino ponderosa), seguida por *Pseudotsuga menziesii* (Mír)Franco (pino oregón) y *Pinus contorta* Dougl. (pino murrayana). Actualmente ha comenzado a observarse reclutamiento de renovales creciendo fuera de los macizos forestales en los sistemas lindantes, naturales o no. El presente trabajo evalúa, a escala regional, la presencia y la tasa de reclutamiento de renovales de estas especies en dos sistemas naturales, estepa y bosque de *Austrocedrus chilensis* (D.Don) Pic. Ser. et Bizzarri (ciprés de la cordillera), con el fin diagnosticar si existe un proceso de invasión incipiente. Se muestrearon áreas cercanas a las principales masas forestales implantadas, desde el centro de la provincia de Neuquén (39°48'S) hasta el Norte de Chubut (42°10'S). Para ello, se registró la presencia de regeneración natural, su densidad (n° indiv/ha), distancia a la plantación, edad, altura, y si producían conos o semillas. Los resultados indican que es posible que se esté ante la invasión incipiente de las comunidades adyacentes a las masas forestales por dos de las especies consideradas: el pino murrayana estaría mostrando expansión invasora sobre la estepa y el pino oregón sobre los cipresales. El pino murrayana presenta la menor edad de inicio de reclutamiento (12 años). El pino ponderosa no parece comportarse como invasora. Sobre la base de esta información se discuten las posibles causas que podrían facilitar o limitar el proceso de expansión de estas especies relacionadas con la presión de propágulos, depredación de semillas y ocurrencia de disturbios. Se proponen recomendaciones de monitoreo y control orientadas a evitar que los renovales generen nueva descendencia.

[Palabras clave: invasiones, pino ponderosa, pino oregón, pino murrayana, estepa, bosque de ciprés, Patagonia]

ABSTRACT. *Tree conifers invasion in steppe areas and Austrocedrus chilensis forests in NW Patagonia:* Commercial forestry is carried out with a reduced set of species, with known silvicultural and industrial managements. Thus, these species are frequently planted far away from their natural habitats and introduced in new environments, creating a risk for starting invasion processes in natural or seminatural systems adjacent to the plantations. In NW Patagonia, commercial forestry with exotic species is recent (< 50 years), and presently only 70000 hectares

✉ EEA INTA Bariloche, Grupo de Ecología Forestal, CC 277 (8400) Bariloche, Río Negro, Argentina.

msarasola@bariloche.inta.gov.ar

* vrusch@bariloche.inta.gov.ar

** pforestc@bariloche.inta.gov.ar

Recibido: 20 de septiembre de 2005; Fin de arbitraje: 6 de mayo de 2006; Revisión recibida: 8 de agosto de 2006; Aceptado: 17 de octubre de 2006

have been planted of an area estimated to have 2 million hectares suitable for tree planting. The rate of afforestation is increasing in the last decade. The most commonly planted species is *Pinus ponderosa* Doug (Laws) (ponderosa pine) (80% of planted surface area), followed by *Pseudotsuga menziesii* (Mirb) Franco (Douglas fir) and *Pinus contorta* Dougl. (lodgepole pine). In contiguous areas to plantations, seedling recruitment of these species has been already observed irrespectively if they were covered or not by natural vegetation. This work analyses, at a regional scale, the presence and rate of recruitment of seedlings of these introduced species in two natural ecosystems: steppe areas and woodlands dominated by a native conifer *Austrocedrus chilensis* (D. Don) Pic. Ser. et Bizzarri ("ciprés de la cordillera"). Our aim was to determine whether these exotic species have initiated an invasion process. Thirty-four plantations that had reached reproductive stage were selected in an area extending from the center of Neuquén Province (39°48'S) to the North of Chubut Province (42°10'S). Natural regeneration, density (n° individuals/ha), distance to plantation, age, height and presence of cones were registered in adjacent areas of seminatural communities. Any symptoms of disturbances (past and current) and vegetation cover (percentage and dominant species) were recorded. In the steppe, lodgepole pine had greater regeneration than ponderosa pine, considering both expansion distance (> 300m vs. 50m) and density (420 vs. 100 indiv/ha). Also, lodgepole seedling recruitment occurred in more sites (63% vs. 36%) and in plantations with younger trees (12 years vs. 18 years). Overall, recruitment of the introduced conifers was greater at steppe sites in which cattle rearing had been reported in the past, typically with a low vegetation cover or where burned. In the native woodland sites, Douglas fir displayed a better capacity to propagate than ponderosa pine. Both species began to produce seedlings at the same age (17-18 years). Nevertheless, distances of recruitment were greater for Douglas fir (140 versus 70 m), as were densities (1500 vs. 250 individuals/ha) and percent sites with recruitment (100% vs. 67%). Open areas and disturbed places (paths, trails or clearings) displayed greater recruitment capacity than undisturbed areas. Indeed, recruitment was absent in sites highly covered and in sites with abundant understorey vegetation. In both studied systems, areas located downwind presented greater recruitment. Results of expansion distance to determine whether these exotic species have initiated an invasion process were compared with distance of advance proposed by Richardson to define invasions. Our results indicate that an incipient invasion of lodgepole pine in steppe and Douglas fir in woodlands dominated by the native conifer is occurring. Lodgepole pine produced seedlings at the earliest age (12 years). Ponderosa pine does not seem to behave like an invader to the studied communities. The information obtained from this study allowed us to identify factors that could facilitate or limit the process of expansion of these species related to propagule pressure, seed predation and disturbances. We propose recommendations on how to follow it and assure that preventive tactics are adopted to reduce the risk for the occurrence of a biological invasion.

[Keywords: invasions, ponderosa pine, Douglas fir, lodgepole pine, cypress forests, Patagonia]

INTRODUCCIÓN

Una especie invasora es aquella que, trasladada accidental o intencionalmente a un ambiente del cual no es originaria, se desarrolla, reproduce y extiende en el espacio sin necesidad de la inmigración de nuevos individuos para mantener la población (Global Invasive Species Programme). Richardson et al. (2000) definen a las plantas invasoras como aquellas que producen descendencia reproductiva a distancias considerables de la planta madre: a más de 100 m en menos de 50 años para taxones que se extienden a partir de semillas, y a más de 6 m en 3 años para taxones que se expanden vegetativamente.

La invasión de comunidades naturales por plantas introducidas constituye una de las más serias amenazas a la biodiversidad (Heywood 1989). Las invasiones biológicas pueden producir efectos negativos sobre la biodiversidad nativa, como la pérdida y el desplazamiento de especies o la reducción de hábitats, como así también sobre la disponibilidad de los recursos tales como el agua y los nutrientes. Las invasiones también pueden provocar cambios en los reguladores, alterando el pH del suelo o la temperatura. Todos estos cambios pueden resultar en alteraciones fisonómicas, las que se manifiestan en la escala de paisaje, y en alteración de los regímenes de disturbios naturales como el fuego o las inundaciones (Hobbs & Mooney 1986; Vitousek et al. 1987; Ewel et al. 1999).

La introducción de especies arbóreas exóticas y su implantación en grandes macizos para la actividad productiva es una práctica común en numerosos países. El cultivo intensivo de estas especies introducidas es más fácil y resulta económicamente ventajoso en comparación con el de las especies arbóreas nativas, debido a que las primeras poseen turnos de corta final más cortos y a que se dispone de mayor información sobre las técnicas silvícolas para su manejo (viverización, plantación, podas y raleos). Sin embargo, estas introducciones han iniciado en diferentes regiones del mundo procesos de invasión sobre los sistemas naturales y seminaturales contiguos a las mismas (Richardson & Higgins 1998).

La ocurrencia de estos procesos de invasión depende de las características propias de la especie introducida, la presión de propágulos, y de las características del hábitat, en especial el nivel o frecuencia de ocurrencia de disturbios (Lonsdale 1999). La susceptibilidad o resistencia de los diferentes sistemas naturales a ser invadidos, en relación con su riqueza de especies es aún muy discutido en la literatura científica (Elton 1958; May 1973 en Williamson 1996; Tilman et al. 1997; Rejmánek 2000 y otros). Richardson & Bond (1991), en una revisión de los estudios existentes para invasiones de plantas arbóreas particularmente de pinos, resaltan el hecho que la mayoría de las invasiones son precedidas por disturbios y que los sistemas que aparecen como los más resistentes son los bosques no perturbados. Esto coincide con la hipótesis similitud-limitación (MacArthur 1972 en Richardson & Bond 1991), la cual sugiere que la competencia es mayor entre especies que tienen requerimientos o nichos similares. De esta manera, ante la presencia de coníferas arbóreas invasoras, los sistemas más susceptibles a la invasión serían los pastizales, seguidos por los arbustales, bosques abiertos y finalmente, los bosques cerrados.

Otros estudios han considerado otras alternativas para calificar el riesgo a la invasión de especies arbóreas, como la influencia de la comunidad biótica del suelo. En este sentido, estudios recientes han demostrado la existencia de interacciones entre la comunidad biótica de suelo y las plantas, mostrando su influencia para la determinación de la estructura y compo-

sición de las comunidades vegetales (Bever 1994, 2003; Packer & Clay 2000; Matthews & Clay 2001; Callaway et al. 2003). Estas interacciones bióticas podrían favorecer o limitar el establecimiento y el desarrollo de las especies introducidas. La ausencia de los patógenos de suelo específicos en el nuevo ambiente favorecería a la especie exótica, mientras la presencia de patógenos locales generalistas y la ausencia de simbiosis harían lo contrario.

En la mayoría de las regiones o países que soportan invasiones en forma extensiva por especies arbóreas, la presencia de dos factores es recurrente: una gran superficie forestada, y una larga historia de introducción de esas especies (en algunos casos más de 150 años). Estos factores aumentan el riesgo para el éxito de una invasión y están directamente relacionados con la presión de propágulos (Richardson 1999). La superficie forestada en la región Andino-Patagónica es de aproximadamente 70000 has (Secretaría de Agricultura Ganadería, Pesca y Alimentación, 1999) de las 700000 a 2000000 ha de suelo estimadas como aptas para forestar (Schlichter & Laclau 1998). Si bien hay forestaciones que poseen entre 40 y 50 años de edad, la mayor proporción de superficie forestada posee alrededor de 25 años y otro porcentaje significativo pertenece a masas implantadas en los últimos 10 años. La especie más difundida es el pino ponderosa (aproximadamente 80% de la superficie forestada), aunque también tienen alguna importancia los pinos oregón, murrayana y radiata. Por lo tanto, el estado de desarrollo de la actividad forestal en esta región, considerando la superficie forestada y su antigüedad, es aún incipiente. Sin embargo, si se valora la tendencia ascendente en el ritmo de las forestaciones de los últimos años y la gran superficie disponible apta para las mismas, junto con la presencia de reclutamiento de renovales fuera del área de implantación en las plantaciones más antiguas, es posible pensar que el riesgo potencial que las especies introducidas invadan diversas comunidades de la región es alto. La probabilidad de que un proceso invasivo se concrete aumenta más aún si consideramos que ya existen antecedentes de que las especies introducidas a la región se han comportado como invasoras en otros países (Rejmánek & Richardson 1996; Richardson & Higgins 1998).

Pocos estudios en la región han abordado el estudio del potencial de las especies forestales introducidas de invadir las comunidades locales. Entre ellos, Chauchard et al. (1988), registraron la presencia de regeneración natural hasta 300 m de una plantación de pino oregón de 45-48 años, encontrando la mayor densidad de renovales en lugares abiertos o con bosque de *Austrocedrus* sp. de cobertura media; mientras que las densidades disminuían a medida que el bosque nativo era más denso. Por otro lado, Simberloff et al. (2002) analizaron la invasión producida por la introducción de más de 70 especies de coníferas y 60 de latifoliadas en bosques de *Nothofagus* y *Austrocedrus* de la Isla Victoria, lugar pionero en la introducción de especies forestales en la región. Sólo dos especies presentaron gran cantidad de renuevos (pino oregón y *Juniperus* sp.), y el mayor reclutamiento se encontró en áreas abiertas como bordes de camino, pequeñas áreas de pasturas y senderos de ciervos, pero no en el bosque nativo cerrado. Asimismo, Caccia & Ballaré (1998) evaluaron aspectos de la influencia del dosel arbóreo, arbustivo y el mantillo sobre la germinación, emergencia y predación de plántulas de pino oregón, encontrando que la germinación y la depredación de semillas y plántulas son mayores bajo cobertura que a cielo abierto.

Tomando en cuenta estos antecedentes, la escasa antigüedad de las plantaciones en la región, y la escasa superficie total forestada, hace que la evaluación del estado de avance de la regeneración natural y el monitoreo de su evolución en el tiempo sean oportunos y necesarios para asegurar los beneficios de las introducciones forestales y reducir el riesgo de padecer los grandes costos necesarios para detener las invasiones una vez consumadas. El objetivo de este trabajo es hacer un primer análisis a escala regional del estado actual del reclutamiento de individuos fuera de las masas principales de las forestaciones. Se intenta además hacer un diagnóstico del riesgo de invasión de las especies bajo estudio a las comunidades locales más conspicuas de la región Andino Patagónica norte considerando las características de las comunidades potencialmente invadidas (cobertura y disturbios) y su ubicación respecto a la dirección de los vientos dominantes. A su vez, sobre la base de los resultados, se discute el diseño y las nor-

mas de manejo y control de la regeneración natural para evitar la expansión del proceso de invasión.

MÉTODOS

El área de estudio abarcó desde los 39°48' hasta los 42°10' Sur. Se recorrieron más de 80 plantaciones comerciales de las especies bajo estudio (pino ponderosa, pino oregón y pino murrayana). Para el muestreo se seleccionaron aquellas que ya se encontraban en etapa reproductiva e inmersas en una matriz natural de estepa o de bosque de *Austrocedrus chilensis* (ciprés de la cordillera), pero no en áreas muy antropizadas como las periurbanas. En total se muestrearon 34 plantaciones de las tres especies mencionadas.

En cada sitio (plantación más el sistema lindante) se registró exposición, pendiente, coordenadas geográficas, altitud y posición topográfica. De cada plantación se recabó información de la edad (a partir de registros o con barrenos de Pressler), alturas (medidas con clinómetro) y diámetros a 1.30 m de altura (medidos con cinta diamétrica) mediante la realización de una parcela de 12 x 12 m. Si bien la intención inicial era relevar los cuatro lados de las plantaciones, esto fue posible sólo en tres ocasiones debido a que muchas veces los macizos forestales limitan con otras plantaciones de distinta edad o diferente especie. En los demás sitios se pudo relevar tres orientaciones (n = 4), dos orientaciones (n = 17) y una orientación (n = 10).

La vegetación presente en los sistemas lindantes fue caracterizada fisonómicamente identificándose las especies principales en cuanto a su cobertura. La cobertura herbácea se midió con el método de interceptación por el cual una cinta métrica se deposita en el suelo y se miden los cm de suelo desnudo o de cobertura por especie por donde pasa la cinta. Se realizaron tres transectas por cada borde de plantación. La cobertura arbórea y arbustiva alta (mayor a 2 m de altura) fue medida con densiómetro esférico cada 10 m a lo largo de la transecta. Se registró la evidencia de signos o síntomas de ocurrencia de disturbios como el fuego (presencia de residuos leñosos o cicatrices carbonizadas), pastoreo (presencia de animales, restos de heces, sendas, arbustos ramo-

neados), movimientos de suelo (presencia de raíces expuestas, cárcavas), aprovechamientos madereros (presencia de tocones) y otros. La combinación de las coberturas con los tipos de disturbio presente, su intensidad, extensión y distribución en el terreno de los diversos síntomas, permitió clasificar cada sitio en altamente disturbado, medianamente disturbado y muy poco disturbado.

La regeneración natural fue muestreada a través de transectas orientadas desde los bordes de la plantación hacia el sistema contiguo, tres por cada borde de plantación cada 50 ó 100 m dependiendo del largo de borde. El ancho de las transectas fue de 10 metros (5 m a cada lado de una cinta central), en casos donde la regeneración era muy abundante el ancho fue menor (2 a 4 m). El largo de las transectas fue variable (50-200 m), dependiendo de la presencia o no de regeneración natural, extendiéndose hasta recorrer 50 m sin registrar presencia de renuevos. A todos los renuevos se les midió altura, distancia al borde de la plantación, se les estimó la edad (a través del conteo de verticilos o la toma de muestras de barreno), se determinó si producían conos y si presentaban signos de enfermedad o ramoneo. En los sitios con presencia de regeneración, se estimó lo que denominamos la "Edad de Inicio de Reclutamiento Efectivo" (EIRE), es decir la edad de la plantación menos la edad del renuevo más viejo. Para la distancia máxima de reclutamiento y la edad máxima, se hicieron recorridos visuales desde la finalización de las transectas y en el área ocupada entre las mismas, para detectar la presencia de un renuevo más lejano y/o de mayor edad respectivamente, que los ya registrados en las transectas.

Se analizó la distancia de avance de la invasión en relación con la dirección de los vientos dominantes. Los vientos predominantes en la región (entre el 65 y 75% de las observaciones diarias en el año) provienen del sector Oeste (Oeste y Noroeste). A su vez estos vientos siempre son más intensos (15 a 22 km/hora en promedio) que los de las otras direcciones (Paruelo et al. 1998; Bustos 2002). Debido a esto, en aquellos sitios donde hubo presencia de regeneración y que se pudieron realizar las transectas a varios lados de la plantación ($n = 17$), se comparó el reclutamiento de renovales de los sectores ubicados del lado de la plantación donde

la dispersión de semillas se ve favorecida por la dirección del viento, con los sectores donde la dispersión de semillas no se ve favorecida por la dirección del viento. Mediante un test "t" de Student se compararon las distancias máximas registradas en cada tipo de sector, así como las densidades medias (promedio de transectas) calculadas para una misma distancia (distancia promedio del borde con mayor dispersión).

Para el diagnóstico del proceso de invasión los resultados observados se contrastaron con los umbrales de avance de invasión propuestos por Richardson et al. (2000).

RESULTADOS

Características de los sitios evaluados

Las plantaciones muestreadas eran disímiles en edad, de 14 a 45 años (presentando mayor edad las de pino oregón), y en altura, desde 6.5 m a 35 m. Las estepas y los cipresales lindantes, también presentaron alta variabilidad entre sí, ya sea en cuanto a la cobertura (de 16 a 70% en estepa), como a las pendientes (0° a 31°), uso del suelo y la ocurrencia de disturbios.

Como puede observarse en la tabla 1, el muestreo final abarcó cuatro situaciones diferentes: plantaciones de pino ponderosa y de pino murrayana lindantes a estepa por un lado, y plantaciones de pino ponderosa y pino oregón lindantes a bosques de ciprés por otro. No se encontraron suficientes sitios de plantación de pino murrayana que limiten con bosques de ciprés de la cordillera, ni tampoco fue común el encontrar plantaciones de pino oregón que limiten con la estepa. Esto era esperable, ya que los requerimientos de las especies determinaron que el pino oregón se haya plantado en zonas más húmedas (más al oeste), mientras que las plantaciones de murrayana se han realizado en la zona más seca.

En cuanto a las características de las diferentes estepas muestreadas, las mismas presentaron una alta variabilidad en relación a las coberturas herbáceas y arbustivas. Si bien las principales especies, en general, fueron las mismas en cuanto a su contribución a la cobertura

Tabla 1. Valores promedios del reclutamiento de *Pinus ponderosa* (Pipo), *Pinus contorta* (Pico) y *Pseudotsuga menziesii* (Psme) en estepas y bosques de ciprés. *Edad de Inicio de Reclutamiento Efectivo: edad de plantación - edad del renoval más viejo. **Probablemente subestimado por la menor visibilidad en bosques de ciprés en comparación con las estepas. a: años de edad

Table 1. Mean values of *Pinus ponderosa* (Pipo), *Pinus contorta* (Pico) y *Pseudotsuga menziesii* (Psme) recruitment in steppes and cypress forests. *Start Age of effective recruitment: plantation age minus seedling oldest age. **Probably underestimated due to lower visibility in cypress forest in comparison of steppe. a: age

	Pico	Pipo	Pipo	Psme
Sistema lindante	Estepa	Estepa	Ciprés	Ciprés
n	8	14	6	6
Edad promedio de la plantación (años) (Err. Std.)	21.7 (1.25)	21.6 (0.74)	22.6 (1.02)	30.3 (4.58)
Sitios con regeneración (%)	62.5	36	67	100
EIRE* Promedio/ Rango (Err. Std.)	11.8/8-14 (1.36)	17.8/15-21 (0.97)	17.7/17-19 (0.48)	16.5/11-23 (1.61)
Distancia media de reclutamiento (m) (Err. Std.)	75 (11.9)	21 (7.8)	36 (14.6)	84 (15.7)
Distancia máx. de reclutamiento (m)	390	50	70	140 **
Densidad media \geq 4a (renov/ha) (Err. Std.)	420.5 (152.8)	105.4 (49.3)	254.2 (86.8)	1513 (515.3)
Renovales < 4a (%)	37	68	59	65
Densidad máxima \geq 4a (renov/ha)	750	267	483	3367

total del suelo desnudo, la misma fue muy variable entre los sitios estudiados, abarcando un rango de valores de entre el 16 y el 70%. Al comparar los sitios lindantes de estepa con presencia (n = 11) y con ausencia de renovales de coníferas (n = 6) en relación al porcentaje de cobertura vegetal, mostraron diferencias marginalmente significativas ($t = 1.67$, $P = 0.0486$) (los datos fueron transformados mediante $\log_{10}(x)$). El grupo de sitios con regeneración de las coníferas tenían el suelo con menor cobertura vegetal que el otro grupo de sitios (figura 1). Los géneros con mayor importancia por su aporte a la cobertura total y por su alta constancia (proporción de sitios en las que se encuentran presentes) fueron *Stipa* spp., *Acaena* spp. y *Mulinum* sp.; acompañadas por *Rumex* spp., *Festuca* spp. y *Senecio* spp. Otros géneros presentes con alta constancia pero con menor aporte a la cobertura fueron, *Hypochoeris* sp., *Berberis* spp., *Discaria* sp., *Fragaria* sp., *Boopis* sp., *Galium* sp., *Baccharis* sp., *Plantago* sp., *Geranium* sp. y gramíneas varias (*Poa* spp., *Bromus* spp., *Hordeum* spp. y otras).

Los diferentes bosques de ciprés muestreados presentaron coberturas arbórea y arbustiva

altas, en promedio del 84% (+2.68 ES), pero con una alta variabilidad dentro de cada sitio que es poco aparente en los datos obtenidos debido a que el método usado para medir cobertura (densiómetro esférico a 1.40 m de altura) integra toda la cobertura reduciendo la variabilidad puntual. En realidad los sitios presentaban una matriz arbórea variable en el espacio, con claros de copa y bosquetes cerrados, y lugares con mucho sotobosque asociado a los claros de copa o con escaso sotobosque asociado a los bosquetes más cerrados. A su vez, presentaron diferentes tipos de disturbios manifestados a través de restos de heces de animales, senderos y huellas de pastoreo, presencia de tocones por aprovechamientos con los correspondientes claros de copas generados, claros de copas productos de la dinámica natural de los cipresales (muerte y caída de individuos) y sotobosque ramoneado. Casi la totalidad de las plantaciones presentó reclutamiento, sólo dos plantaciones de ponderosa no presentaron renuevos.

Las especies principales de sotobosque y arbóreas acompañantes fueron: laura (*Schinus patagonicus*), radial (*Lomatia hirsuta*), rosa

mosqueta (*Rosa eglantheria*), maqui (*Aristotelia chilensis*), maitén (*Maytenus boaria*), *Mutisia* sp., ñire (*Nothofagus antarctica*), *Berberis* spp.

Invasión en estepa

El pino murrayana presentó valores de avance medios mayores que el pino ponderosa ($t = 3.94$, $P = 0.011$) y la distancia máxima de reclutamiento fue mayor. La edad promedio de las plantaciones fue similar entre especies, 22 años ($t = 0.07$, $P = 0.94$). El 62.5% de las plantaciones de murrayana presentó reclutamiento, mientras que sólo el 36% de las plantaciones de ponderosa presentó renuevos. La edad en que las plantaciones comienzan a reclutar (EIRE) fue menor en pino murrayana (12 años) que en pino ponderosa (18 años) ($t = 3.59$, $P = 0.008$). En cuanto a las densidades de renuevos mayores o iguales a 4 años (límite arbitrario por encima del cual las probabilidades de supervivencia son consideradas significativamente mayores), murrayana presentó un valor promedio mayor pero no significativo ($U = 3$, $Z = 1.71$, $P = 0.086$) (tabla 1).

La sanidad general de los renovales fue buena, observándose solo algunos casos aislados con daños causados por animales. La es-

tructura de edades de los renovales fue diferente para cada especie: el 68% de los individuos de pino ponderosa tenía menos de 4 años mientras que en pino murrayana sólo el 37% de los individuos estaba incluido en esta clase de edad.

El patrón de distribución espacial de los renovales en función de la distancia al borde de la plantación de ambas especies correspondió al de un avance frontal, con alto reclutamiento de individuos en las cercanías de la plantación y una disminución logarítmica del número de individuos a medida que aumentaba la distancia desde el borde de la masa forestal (figura 2).

Se observó que los renovales de pino murrayana producían conos a temprana edad, a los 7, 8 y 9 años, aunque en bajos porcentajes (2, 6 y 7% respectivamente). A partir de los 10 años, el porcentaje de renuevos con conos es considerable (39%), elevándose a 73% en individuos mayores de 10 años (11 a 15). No se observó la presencia de conos en los renovales de ponderosa muestreados.

Invasión en bosque de ciprés

En las plantaciones lindantes a bosques de ciprés, el pino oregón presentó un promedio de avance mayor que el pino ponderosa, aunque la diferencia fue marginalmente significativa ($t = 2.17$, $P = 0.06$) y la distancia máxima de reclutamiento mayor (tabla 1). Las plantaciones de pino oregón eran en promedio 8 años mayores que las registradas para las plantaciones de pino ponderosa, sin embargo no presentaron grandes diferencias en su estructura de edades, presentando ambas entre el 60 y el 65% del total de los individuos menores a 4 años. De los sitios relevados el 100% de las plantaciones de pino oregón presentó regeneración, mientras que el pino ponderosa presentó regeneración en el 67% de los casos.

La EIRE fue semejante para las dos especies, 18 años para el ponderosa y 17 para el oregón ($t = 0.61$, $P = 0.55$) (tabla 1). En cuanto a las densidades de renuevos, pino oregón presentó valores mayores aunque levemente no significativos ($t = 2.13$, $P = 0.07$). En la figura 3 se presentan los sitios con mayor reclutamiento para las dos especies y las respectivas estructura de edades.

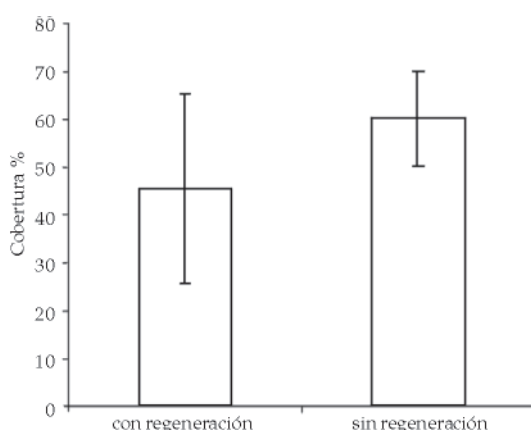


Figura 1. Porcentaje promedio de cobertura vegetal (\pm DE) en estepas con y sin presencia de regeneración de pinos.

Figure 1. Mean percentage of plant cover (\pm SD) in steppe sites with and without pine recruitment.

Los renovales decayeron siguiendo un patrón general logarítmico y negativo, aunque era frecuente la ocurrencia de picos de densidad de individuos a diferentes distancias del borde de la masa forestal plantada. Estos manchones aparecían asociados a los claros del bosque de ciprés, o con los lugares donde había picadas o sendas. En los sitios en que el matorral o sotobosque era muy denso (cobertu-

ras mayores al 90%), no se registró regeneración de ninguna de las dos especies.

La producción de conos en renovales del pino oregón apareció en los individuos mayores que 18 años, mientras que los renovales de pino ponderosa no presentaron conos en ninguno de los sitios.

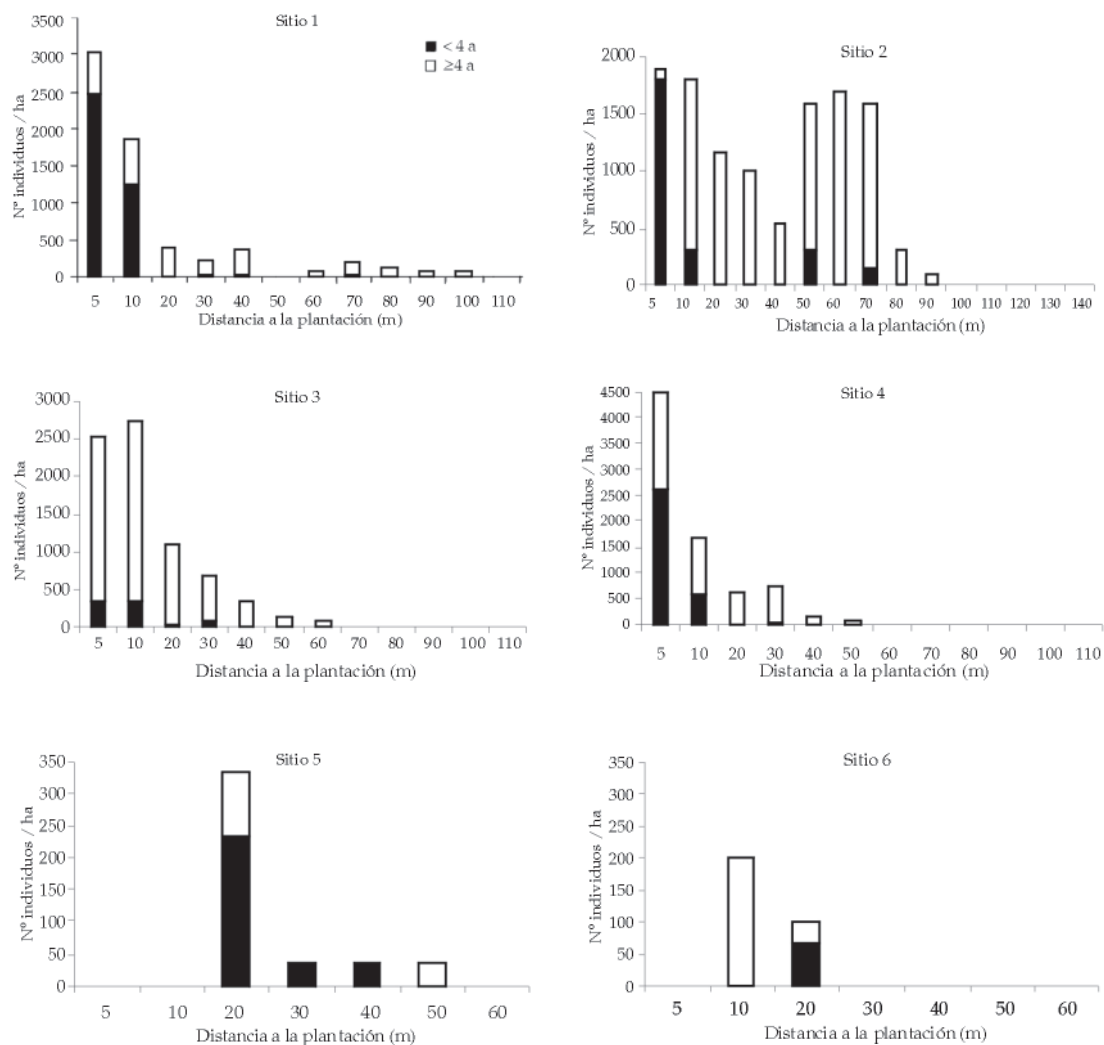


Figura 2. Densidad de reclutamiento en función de la distancia al borde la plantación en sitios en estepa que presentaron mayor distancia de reclutamiento de *Pinus contorta* (1-4) y de *Pinus ponderosa* (5-6). El reclutamiento está separado en rangos de edad: mayor o igual a 4 años ($\geq 4a$) y menores a 4 años ($< 4a$). Los valores corresponden a los bordes con mayor reclutamiento.

Figure 2. Steppe sites with highest recruitment spreading of *Pinus contorta* (1-4) and *Pinus ponderosa* (5-6). Recruitment is separated in two age classes: older or equal than 4 years old ($\geq 4a$) and younger than 4 years old ($< 4a$). Values belong to sectors with highest recruitment.

Influencia del Viento

La invasión en las estepas como en los bosques de ciprés fue diferente de acuerdo a la orientación de la transecta con respecto a la plantación. Las áreas ubicadas a favor del viento, en general SE, presentaban el mayor reclutamiento (n° renovalos/ha) ($n = 17$, $t = 2.18$, $P = 0.04$) y la presencia de individuos

continuaba hasta distancias más elevadas que en las otras orientaciones ($n = 17$, $t = 2.96$, $P = 0.009$) (Figuras 4 y 5).

Disturbios

En los sistemas de estepa, el principal disturbio encontrado fue el pastoreo. Si bien no se pudo establecer la carga de cada campo y su

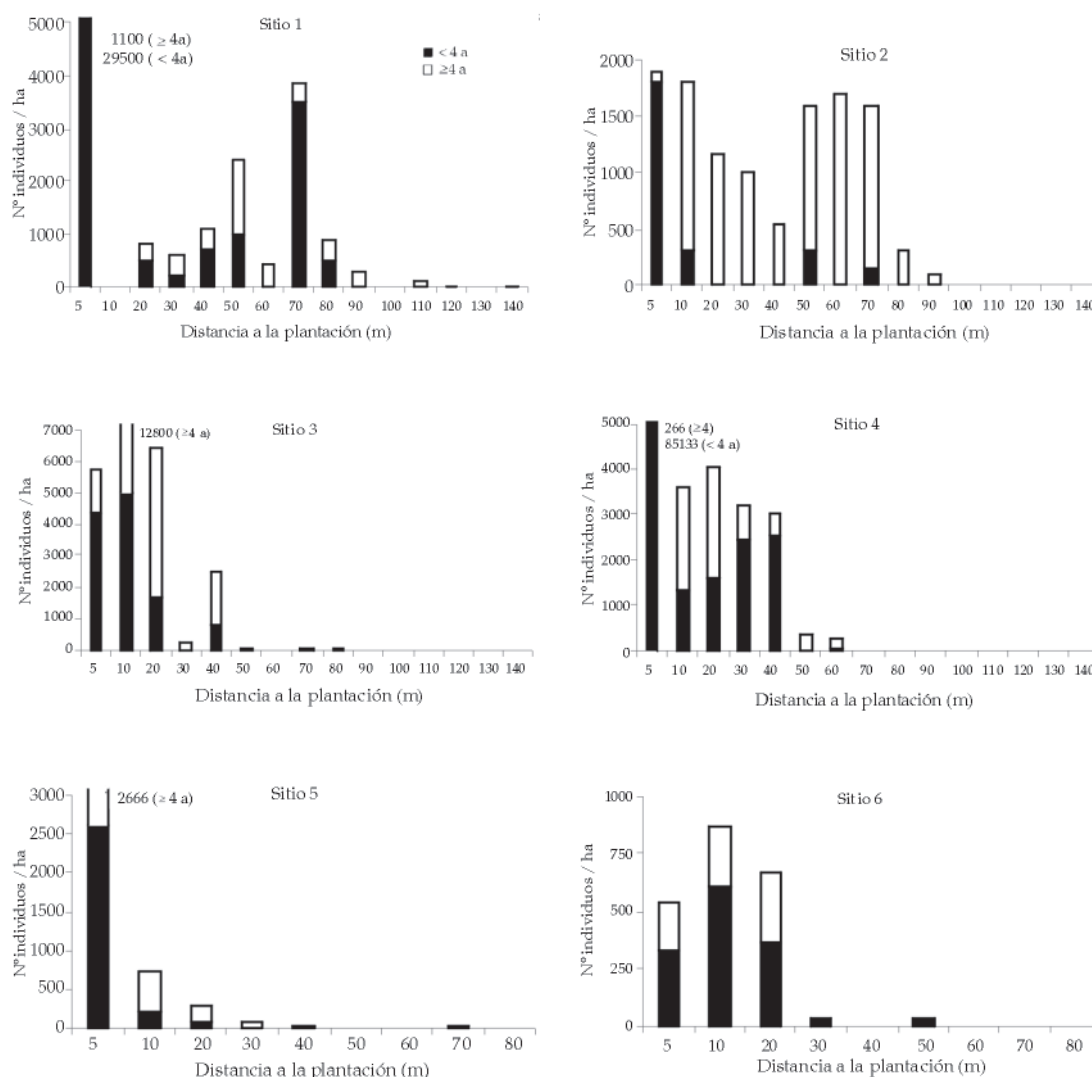


Figura 3. Densidad de reclutamiento en función de la distancia al borde la plantación en sitios en bosques de *Austrocedrus chilensis* que presentaron mayor distancia de reclutamiento de *Pseudotsuga menziesii* (1-4) y *Pinus ponderosa* (5-6). El reclutamiento está separado en rangos de edad: mayor o igual a 4 años ($\geq 4a$), y menores a 4 años ($< 4a$).

Figure 3. *Austrocedrus chilensis* forests with highest recruitment of *Pseudotsuga menziesii* (1-4) and *Pinus ponderosa* (5-6). Recruitment is separated in two age classes: older or equal than 4 years old ($\geq 4a$), and younger than 4 years old ($< 4a$).

historia, se identificaron los sitios con pastoreo muy intenso. Estos sitios coincidieron con la ausencia de regeneración. En el otro extremo, un sitio donde el ganado fue retirado hace aproximadamente 10 años, fue el que presentó mayor regeneración de murrayana (figura 2, sitio 1).

En los sistemas de bosque de ciprés, los disturbios presentes fueron más variados. Se registraron signos de ramoneo y pastoreo que disminuyeron la presencia de sotobosque y provocaron diversos claros. Sin embargo, el principal disturbio fue el aclareo o extracción selectiva, manifestado por la presencia de tocones. Esto, junto con el efecto de la dinámica natural (muerte y caída de árboles), determinó que la cobertura arbórea de los cipresales fuera muy heterogénea en cada sitio, alternando claros de copa con bosquetes cerrados.

En sitios donde los disturbios fueron más intensos, el reclutamiento fue mayor. Esto se manifiesta en uno de los casos muestreados de plantación de pino oregón de 45 años, en bosque de ciprés. A ambos lados de esta plantación se desmontó y limpió de vegetación arbó-

rea y arbustiva, quedando áreas muy abiertas con escasa vegetación. Esas áreas fueron recubiertas por regeneración de oregón transformándose en un bosque de esta especie, que tuvo que ser raleado (llegó a tener densidades mayores a 5000 ind/ha), presentando una altura media de 21 metros y un diámetro a la altura del pecho promedio de 25 cm. Cuando se barrenaron los individuos de mayor diámetro se encontraron edades de 25 a 27 años. (Figura 3, sitio 2)

DISCUSIÓN

La presión de propágulos en la región patagónica aún no es grande, debido a la poca superficie forestada y a que la mayoría de las plantaciones aun no han llegado a la madurez reproductiva. Tomando como referencia los parámetros de dispersión sugeridos por Richardson et al. (2000) para definir a una especie como invasora (producción de descendencia reproductiva a más de 100 m en menos de 50 años), los resultados sugieren que el pino murrayana y el pino oregón están invadiendo las comunidades de estepa y bosques de ciprés respectiva-

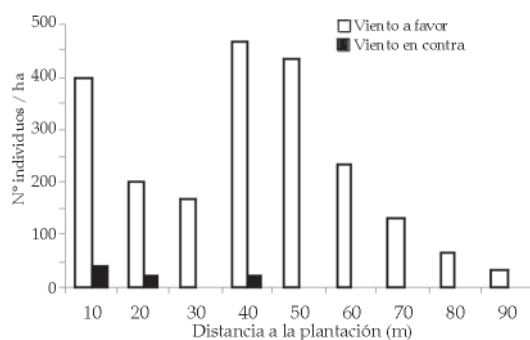


Figura 4. Reclutamiento de renovales de *Pinus contorta* provenientes de una plantación ubicada en estepa (sitio 2). Los datos corresponden a los sectores ubicados a favor (S) y en contra del viento (O).

Figure 4. Recruitment of seedlings of *Pinus contorta* from a plantation located in the steppe (site 2). Data correspond to areas located downwind (S) and upwind (W).

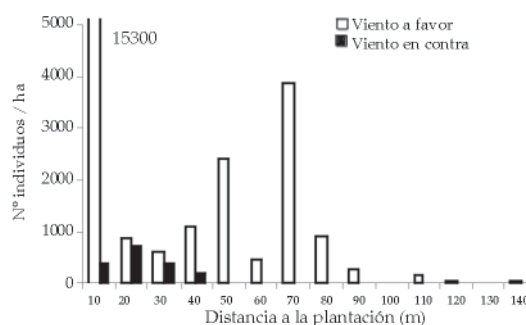


Figura 5. Reclutamiento de renovales de *Pseudotsuga menziesii* provenientes de una plantación ubicada en bosque de *Austrocedrus chilensis* (sitio 1). Los datos corresponden a los sectores ubicados a favor (N) y en contra del viento (O).

Figure 5. Recruitment of seedlings of *Pseudotsuga menziesii* from a plantation located in an *Austrocedrus chilensis* forest (site 1). Data correspond to areas located downwind (N) and upwind (W).

mente que rodean las plantaciones. A estas dos especies les restaría entre 20 y 30 años para llegar a los 50 años de edad, y presentan renovales con conos, por lo que es de esperar que en el corto plazo dispersen semillas y se observe regeneración. El pino ponderosa por su parte no alcanzó esas distancias mínimas. Considerando que la mayoría de las plantaciones posee alrededor de 25 años, es apresurado decir que no se está comportando como invasora y se debería seguir monitoreando, si bien su potencial invasor sería menor.

Este menor potencial invasor del pino ponderosa estaría relacionado en parte a su menor capacidad de dispersión en comparación a las otras dos especies (tabla 2). El peso de las semillas relativamente menor del pino murrayana y del pino oregón (tabla 2) favorecería su dispersión al igual que la edad temprana a la que comienzan la producción de semillas y la mayor continuidad productiva, factores que contribuyen a que estas especies generen una alta presión de propágulos y mayor que la del pino ponderosa. Esto se vio reflejado en nuestros resultados donde fueron mayores las distancias alcanzadas por los renovales de pino oregón y murrayana.

A su vez se confirmó la temprana edad en la que el pino murrayana comienza a reclutar descendencia (12 años en promedio). Las plantaciones de oregón evaluadas en este trabajo presentaron en promedio edades mayores que también han favorecido a la presión de propágulos (tabla 1, figura 3). La mayor presión de propágulos permite que la especie explore mayor cantidad de micrositios favorables tanto espacial como temporalmente (Williamson 1996). La depredación de semillas es un factor que podría haber influenciado los patrones observados. Existe información que la depredación de semillas por pequeños mamíferos e insectos es frecuente y puede alcanzar valores altos (Sarasola, datos no publ.). Las tres especies estudiadas tienen diferentes tamaños de semillas, y el pino ponderosa es el que tiene la semilla de mayor tamaño lo cual podría aumentar el efecto del control ejercido por los depredadores con respecto a las otras especies plantadas (Venable & Brown 1988; Thompson et al. 1993, 1997, 1998; Bekker et al. 1998; Hodkinson et al. 1998).

Las estructuras de edades de los individuos que invadieron las comunidades de la estepa y el bosque fue variable, presentando el pino oregón y el pino ponderosa los mayores porcentajes de jóvenes en comparación con el pino murrayana. Estas diferencias podrían estar relacionadas con la oferta diferencial de semillas, ya que estas especies forestales llegan al estado reproductivo a distinta edad y poseen patrones de producción y dispersión de semillas diferenciados (Kohm & Franklin 1997), y con la oferta de sitios seguros para la germinación y establecimiento de las plantas, que por su requerimientos ecológicos, serían diferentes para cada una de las especies (Janzen 1969; Sarukhán & Harper 1973 en Harper 1977). La observación de alta mortandad en individuos jóvenes en pino oregón y baja en el murrayana nos hace pensar que la oferta de sitios seguros estaría controlando principalmente el reclutamiento de estas especies, mientras que en el caso del ponderosa esto se relacionaría con la edad a la que las plantaciones entran en estado reproductivo, lo que no le ha permitido saturar los sitios seguros de propágulos (Tabla 2).

Las semillas de las especies evaluadas se dispersan principalmente por viento (Lanner 1998). Diversos estudios y observaciones registraron que entre el 85 al 90 % de las semillas de

Tabla 2. Características de la producción de semillas de *Pinus contorta* (Pico), *Pseudotsuga menziesii* (Psme) y *Pinus ponderosa* (Pipo). *Daniel et al. (1982) **Herman & Lavender. (1990). ***Vivero Forestal del Campo Forestal General San Martín - INTA.

Table 2. Features of seed production of *Pinus contorta* (Pico), *Pseudotsuga menziesii* (Psme) and *Pinus ponderosa* (Pipo). *Daniel et al. (1982) **Herman & Lavender. (1990). ***Vivero Forestal del Campo Forestal General San Martín - INTA.

	Comienzo de buenas producciones* (años)	Periodicidad de buenas producciones* (años)	Semillas por kg ***
Pico	Temprana (e/10 y 20)	Anual o bianual	170000 a 180000
Psme	Intermedia (e/ 20 y 40)	3 a 10 5 a 7**	70000 a 75000
Pipo	Tardía (e/ 40 y 60)	3 a 10	20000 a 24000

Pinus spp. caen en los primeros 50-60 m (Harper 1977; Schmidt & Alexander 1985 en Ledgard 2001). De la lluvia de semillas, un pequeño porcentaje alcanza distancias considerablemente mayores favorecidas por la ocurrencia de fuertes vientos, produciendo descendencia a distancias mayores, incluso a kilómetros de la fuente de origen (Ledgard 2001). Este patrón parece repetirse en la región patagónica, donde el mayor reclutamiento se observó en las proximidades de las plantaciones, registrando en estepa individuos aislados de pino murrayana a más de 300 metros y hay observaciones de reclutamiento a 3 km de plantaciones de esta misma especie (Cortés, com. pers.). El pino oregón, por su semilla liviana también produciría estos individuos aislados a grandes distancias, si bien su dispersión estaría más limitada por la altura de los bosques de ciprés. Independientemente de la especie, la ubicación topográfica de una plantación en relación con la dirección del viento, es un factor importante para la dispersión. Desconocemos cual es la importancia que tienen las semillas que son llevadas a las mayores distancias pero existen evidencias que pueden ser muy importantes. Según Moody & Mack (1988) los individuos reclutados a grandes distancias son comúnmente denominados satélites, y pueden formar una nueva población y por ende un nuevo foco de dispersión. Con el tiempo, la importancia relativa de estos focos en el proceso de invasión puede tornarse más importante que el foco principal (la forestación).

La resistencia o susceptibilidad de las comunidades naturales a las invasiones es un tema ampliamente debatido en la literatura científica. Recientemente Davis et al. (2000) postularon que la susceptibilidad de una comunidad a la invasión no es un atributo permanente o estático sino que es una condición que fluctúa con el tiempo, ya que existe una fluctuación en la disponibilidad de recursos (luz, agua y nutrientes). Diversos factores incrementan la disponibilidad de recursos limitantes directamente (por ej. temporadas con precipitaciones extraordinarias) o indirectamente ejerciendo su accionar sobre los competidores (disturbios por ej.). Walker et al. (2005), encontraron evidencias de que esta generalización no siempre se cumple a través de experimentos manipulativos con pastos. Existe mayor consenso en la influencia de los disturbios como favorecedores

de los procesos invasivos y el rol que han cumplido en muchas de las invasiones biológicas ocurridas (Mack et al. 2000). Nuestros resultados sugieren que en disturbios asociados con el régimen del pastoreo en la estepa o la denudación por fuego y al desmonte en el bosque de ciprés, el reclutamiento fue mayor que cuando los disturbios eran de bajo impacto como el producido por actividad de pequeños animales o la apertura de picadas en bosque o extracción aislada de árboles. Los sitios de estepa con pastoreo intensivo no presentaron regeneración. El pastoreo muy intensivo controlaría la invasión por ingesta y pisoteo de los renovales, mientras que intensidades medias permitirían el reclutamiento, y sitios donde se ha retirado el ganado favorecería el reclutamiento por disminución de la presión directa e indirecta por dejar un sitio con menor cobertura vegetal. Los resultados obtenidos de este relevamiento a escala regional en el Norte de la Patagonia Argentina, han permitido mostrar que estas coníferas forestales tienen un comportamiento invasor, el cual ya había sido documentado cuando fueron introducidas a otras regiones del mundo. Los datos de las densidades, las distancias alcanzadas y la velocidad de expansión, especialmente de los pinos oregón y murrayana, muestran que ya se ha iniciado el proceso de invasión en las comunidades seminaturales de la región del oeste patagónico el cual, por el estado de desarrollo de los renovales que aún no ha llegado a la madurez reproductiva, es posible que se encuentre en la fase de transición. La duración de la misma dependerá del incremento de las masas forestales en el tiempo y de las características de estas especies implantadas, como así también de las barreras bióticas y abióticas presentes en los ambientes ofrecidos por las comunidades de la estepa y del bosque que las rodeen. Estas barreras no parecen ser importantes en la región por lo menos para dos de los pinos introducidos.

CONCLUSIONES

Los resultados obtenidos a escala regional en los dos sistemas evaluados muestran que si bien no se está ante la presencia de una invasión a gran escala, es probable que en el largo plazo esta ocurra. El patrón de reclutamiento observado (mayor cantidad de renova-

les en cercanías de la plantación), la influencia del viento condicionando la dirección de reclutamiento, las edades de inicio de producción de renovales observadas, son factores que aportan a la predicción del proceso invasivo y por lo tanto deben ser tenidos en cuenta al momento de diseñar los planes de manejo y control de la invasión.

Se sabe que los grandes costos y las dificultades para controlar o detener una invasión, se generan, en parte, por la falta de previsión y de las acciones de control durante las primeras etapas de la expansión espacial de las invasoras (prevención). Considerando que el monitoreo y la prevención son claves para controlar o evitar el éxito de las invasiones a gran escala, el estado de situación actual en la región andino patagónica se presenta como una oportunidad para comenzar a aplicar medidas de monitoreo y control tendientes a evitar el avance de la regeneración natural en lugares no deseados o no planeados al realizar las forestaciones. De los resultados obtenidos se pueden recomendar normas orientadas a evitar que la propagación de propágulos fuera de la plantación genere nueva descendencia, es decir evitar que lleguen a la madurez reproductiva o que produzcan y dispersen sus semillas. Asimismo, surge como recomendable que el primer monitoreo que evalúe la presencia, densidad y edad del reclutamiento fuera de las plantaciones se lleve a cabo entre los 15 y 20 años en plantaciones de pino murrayana y pino oregón, y entre los 20 y 25 años en pino ponderosa. Por su parte, deberían comenzar a ser evaluadas diferentes técnicas de control en relación a sus costos y eficiencia.

AGRADECIMIENTOS

A la Secretaría de Agricultura y al INTA que aportaron los fondos para este estudio, a los productores que permitieron la entrada a sus campos, a los ayudantes de campo y a los revisores.

BIBLIOGRAFÍA

- BEKKER RM; JP BAKKER; U GRANDIN; R KALAMEES; P MILBERG ET AL. 1998. Seed size, shape and vertical distribution in the soil: indicators of seed longevity. *Funct. Ecol.*, **12**:834-842.
- BEVER, JD. 1994. Feedback between plants and their soil communities in an old field community. *Ecology*, **75**:1965-1977.
- BEVER, JD. 2003. Soil community feedback and the coexistence of competitors: conceptual frameworks and empirical tests. *New Phytologist*, **157**:465-473.
- BUSTOS, C. 2002. Características del clima en el Sudoeste del departamento Collón-Cura (Neuquén) INTA Bariloche, Comunicación Técnica n° 24. Area de recursos naturales Agrometeorología.
- CACCIA, FD & CL BALLARÉ. 1998. Effects of tree cover, understory vegetation, and litter on regeneration of Douglas-fir (*Pseudotsuga menziesii*) in southwestern Argentina. *Canadian Journal of Forest Research*, **28**(5):683-692.
- CALLAWAY, RM; B MAHALL; C WICKS; J PANKEY & CA ZABINSKI. 2003. Soil fungi and the effects of an invasive forb on grasses: neighbor identity matters. *Ecology*, **84**:129-135.
- CHAUCHARD, LM; GA LOGUERCIO & J SENS HOURCADE. 1988. Inventario Forestal. Plantaciones. Area Península Huemul. Parque Nacional Nahuel Huapi. Informe Técnico.
- DANIEL, TW; JA HELMS & FS BACKER. 1982. *Principios de Silvicultura*. Ed. McGraw-Hill. México.
- DAVIS, AD; DJP GRIME & K THOMPSON. 2000. Fluctuating resources in plant communities: a general theory of invasibility. *Journal of Ecology*, **88**:528-534.
- ELTON, CS. 1958. *The Ecology of Invasions by Animals and Plants*. Methuen. London, UK.
- Ewel, JJ; DJ O'Dowd; J Bergelson; CC Daehler; CM D'Antonio et al. 1999. Deliberate Introductions of Species: Research Needs – Benefits can be reaped, but risks are high. *BioScience*, **49**(8):619-630.
- HARPER, JL. 1977. *Population Biology of Plants*. Academic Press. London, UK.
- HERMAN, RK & DP LAVENDER. 1990. *Pseudotsuga menziesii* (Mirb.) Franco. Douglas-Fir in: Silvics of North America. Volume 1. Conifers. Agriculture Handbook 654 USDA.
- HEYWOOD, VH. 1989. Patterns, extents and modes of invasions by terrestrial plants. Pp. 31-60 in: JA Drake; HA Mooney; F di Castri; RH Groves; FJ Kruger; M Rejmanek & M Williamson (eds.). *Biological invasions: a global perspective*. John Wiley. Chichester, UK.
- HOBBS, RJ & HA MOONEY. 1986. Community changes following shrub invasion of grassland. *Oecología*, **70**:508-513.
- HODKINSON DJ; AP ASKEW; K THOMPSON; JG HODGSON; JP BAKKER ET AL. 1998. Ecological correlates of seed

- size in the British flora. *Funct. Ecol.* **12**:762-766.
- JANZEN, DH. 1969. Seed eaters versus seed size, number, toxicity and dispersal. *Evolution*, **23**:1-27.
- KOHM, KA & JF FRANKLIN. 1997. *Creating a Forestry for the 21st Century. The Science of Ecosystem Management*. Island Press. Washington, USA.
- LANNER, RM. 1998. Seed dispersal in *Pinus*. Pp. 281-295 in: DM Richardson (Ed.). *Ecology and Biogeography of Pinus*. Cambridge University Press. Cambridge, UK.
- LEDGARD, N. 2001. The spread of lodgepole pine (*Pinus contorta*, Dougl.) in New Zealand. *Forest Ecol. and Manag.*, **141**:43-57.
- LONSDALE, WM. 1999. Global patterns of plant invasions and the concept of invasibility. *Ecology*, **80**:1522-1536.
- MACARTHUR, RH. 1972. *Geographical ecology*. Harper & Row. New York, USA.
- MACK, RN; D SIMBERLOFF; WM LONSDALE; H EVANS; M CLOUT ET AL. 2000. Biotic invasions: causes, epidemiology, global consequences, and control. *Ecological Applications*, **10**(3):689-710.
- MATTHEWS, JW & K CLAY. 2001. Influence of fungal endophyte infection on plant/soil feedback and community interactions. *Ecology*, **82**:500-509.
- MAY, RM. 1973. *Stability and Complexity in Model Ecosystems*. Princeton University Press. Princeton, N.J. USA.
- MOODY, ME & RN MACK. 1988. Controlling the spread of plant invasions: The importance of nascent foci. *J. of Appl. Ecol.*, **25**:1009-1021.
- PACKER, A & K CLAY. 2000. Soil pathogens and spatial patterns of seedling mortality in a temperate tree. *Nature*, **404**:278-281.
- PARUELO, JM; A BELTRÁN; E JOBBÁGY; OE SALA & R GOLLUSCIO. 1998. The climate of Patagonia: general patterns and controls on biotic processes. *Ecol. Aust.*, **8**:85-101.
- REJMÁNEK, M & D RICHARDSON. 1996. What attributes make some plant species more invasive? *Ecology*, **77**(6):1655-1661.
- REJMÁNEK, M. 2000. Invasive plants, approaches and predictions. *Austral ecology*, **5**:497-506.
- RICHARDSON, DM & W BOND. 1991. Determinants of plant distribution: Evidence from pine invasions. *The American Naturalist*, **137**(5):639-668.
- RICHARDSON DM. 1999. *Commercial forestry and agroforestry as sources of invasive alien trees and shrubs*. 16. Pp. 237-257 in: OT Sandlund; PJ Schei & A Viken. (eds.). *Invasive species and Biodiversity Management*. Kluwer Academic Publishers.
- RICHARDSON, DM & SI HIGGINS. 1998. Pines as invaders in the southern hemisphere. Pp. 450-473 in: DM Richardson (ed.). *Ecology and Biogeography of Pinus*. Cambridge University Press. Cambridge, UK.
- RICHARDSON, DM; P PYSEK; M REJMÁNEK; MG BARBOUR; FD PANETTA ET AL. 2000. Naturalization and invasion of alien plants: concepts and definitions. *Diversity & Distributions*, **6**:93-107.
- SARUKHÁN J & JL HARPER. 1973. Studies on plant demography: *Ranunculus repens* L., *R. bulbosus* L. and *R. acris*. I. Population flux and survivorship. *J. Ecol.*, **61**:675-716.
- SCHLICHTER TM & P LACLAU. 1998. Ecotono estepa-bosque y plantaciones forestales en la Patagonia norte. *Ecol. Aust.*, **8**:285-296.
- SCHMIDT WC & RR ALEXANDER. 1985. Strategies for managing lodgepole pine. In: Baumgartner et al. (eds.) *Lodgepole pine: The Species and its Management*. Proceedings of the Symposium, Vancouver, Canada. Available from Washington State University. Pullman, WA, USA.
- SECRETARÍA DE AGRICULTURA, GANADERÍA, PESCA Y ALIMENTACIÓN. 1999. *Argentina, oportunidades de Inversión en Bosques Cultivados*. SAGPyA. 208 págs.
- SIMBERLOFF, D; MA RELVA & M NUÑEZ. 2002. Gringos en el bosque: Introduced tree invasion in a native *Nothofagus/Austrocedrus* forest. *Biological Invasions*, **4**:35-53.
- THOMPSON, K; SR BAND & JG HODGSON. 1993. Seed size and shape predict persistence in soil. *Funct. Ecol.*, **7**:236-241.
- THOMPSON, K; JP BAKKER & RM BEKKER. 1998. Ecological correlates of seed persistence in the soil in the north-west European flora. *J. Ecol.*, **86**:163-170.
- THOMPSON, K; RM BEKKER & JP BAKKER. 1997. *The Soil Seed Banks of Northwest Europe: Methodology, Density and Longevity*. Cambridge University Press. Cambridge, UK.
- TILMAN, D; J KNOPS; D WEDIN; P REICH; M RITCHIE ET AL. 1997. The influence of functional diversity and composition on ecosystem processes. *Science*, **277**:1300-1302.
- VENABLE DL & JS BROWN. 1988. The selective interactions of dispersal, dormancy and seed size as adaptations for reducing risk in variable environments. *Am. Nat.*, **131**:360-384.
- VITOUSEK, PM; LR WALKER; LD WHITEAKER; D MUELLER-DOMBOIS & PA MATSON. 1987. Biological invasion by *Mirica faya* alters ecosystem development in Hawaii. *Science*, **238**:802-804.
- WALKER, S; JB WILSON & WG LEE. 2005. Does fluctuating resource availability increase invasibility? Evidence from field experiments in New Zealand short tussock grassland. *Biological Invasions*, **7**:195-211.
- WILLIAMSON, M. 1996. *Biological invasions*. Chapman & Hall. London, UK.