

TESIS DE DOCTORADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

**AUTOECOLOGÍA DE *Araucaria araucana* EN EL NOROESTE
EXTRA-ANDINO XÉRICO DE PATAGONIA**

Por

Lic. María Andrea del Carmen DUPLANCIC VIDELA

Director: Dr. Eduardo Martínez Carretero

**Geobotánica y Fitogeografía-IADIZA
CONICET- CCT Mendoza**



**FACULTAD DE CIENCIAS EXACTAS, FÍSICAS Y NATURALES
UNIVERSIDAD NACIONAL DE CÓRDOBA**

Córdoba, Argentina

2015

COMISIÓN ASESORA

Dr. Javier SANGUINETTI, Parque Nacional Lanín, Neuquén

Dr. Darién E. PRADO, Facultad de Ciencias Agrarias, Universidad Nacional de Rosario

Dr. Eduardo MARTÍNEZ CARRETERO, IADIZA – CCT Mendoza – CONICET y
Facultad de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales, Universidad Nacional de San Juan

DEFENSA ORAL Y PÚBLICA

Lugar y Fecha:

Calificación:

TRIBUNAL

Firma:

Aclaración:

Firma:

Aclaración:

Firma:

Aclaración:

“Cuando el misterio es demasiado impresionante, es imposible desobedecer”

“El Principito” Antoine de Saint-Exupéry

A mis padres

Nora y Antonio

A la memoria de

mi abuela Alba Carmen Zárate

mi abuelo Luis Augusto Videla

mi amiga Verónica Lahoz

Agradecimientos

A mi director de Tesis por su confianza en mí, y por su permanente ayuda en cada una de las etapas de mi formación, por enseñarme a crecer como profesional y como persona.

A los miembros de mi Comisión Asesora y Tribunal, por sus valiosas contribuciones.

A la Universidad Nacional de Córdoba, por permitirme acceder a un título de posgrado.

A las instituciones que me permitieron realizar actividades inherentes a mi trabajo: Instituto Argentino de Investigaciones de Zonas Áridas; Dirección Provincial de Áreas Naturales Protegidas de Neuquén; Cátedra de Fisiología Vegetal, Facultad de Ciencias Agrarias, Universidad Nacional de Cuyo. Al Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas por haberme otorgado una beca de posgrado.

A M. Hadad, E. Barrio, M. Almirón, J. Arco, F. Roig, T. Trevizor, C. Moreno, A. Navas, M. Herrera y C. Elmida por su colaboración en el trabajo de campo.

A la Dra. María Fernanda Duplancic por su colaboración en los análisis estadísticos.

A mis compañeros al pasar los años del Grupo de Geobotánica y Fitogeografía del IADIZA: Tony, Martín (Flaco), Gaby, Marce, Ana, Mario, Francisco, Yanina, Abel, Victoria, Carina, y a los pasantes, colaboradores, colegas y compañeros. Por tantos mates, viajes, charlas, consejos. Por hacer este camino más ameno de transitar.

A mis amigos: los nuevos, los viejos, los de siempre. Porque soy muy afortunada de tenerlos en mi vida, y porque con ustedes voy aprendiendo hacia qué norte quiero apuntar. En especial a los que estuvieron tan presentes al final de este camino: Vero, Carol, Nico, Sole, Romi, Marce, Ana, Fer, Gime, Vale, Anita, Mario, Vivi, Cris, Carlos, Romi, Ale.

A mi sobrino Cristian por llenar mi vida de luz. A mis sobrinos del corazón, por su ternura: Julieta, Augusto, Catalina.

De forma muy especial a mi familia que me acompañó en cada paso y me sostuvo cuando lo necesité.

Listado de publicaciones derivadas de la tesis

- Duplancic, M. A. Autoecología del bosque xérico de *A. araucana* en Argentina. En: Martínez Carretero, E. (ed). Aportes al Conocimiento de las Tierras Secas del Centro-Oeste de Argentina. Editorial Académica Española. **En prensa**
- Duplancic M. A., Martínez Carretero E., Cavagnaro B., Herrera Moratta M. y Navas Romero A. L. Factores que inciden en la germinación de *Araucaria araucana* (Araucariaceae) del bosque xérico. **En prensa**. Revista de la Facultad de Ciencias Agrarias, Universidad Nacional de Cuyo. Mendoza, Argentina
- Roig F. A., Hadad M., Moreno C., Gandullo R. J., Piraino S., Martínez Carretero E., González Loyarte M., Arco J. G., Bendini M., Boninsegna J. A., Peralta I., Barrio E., Bottero R., Patón Domínguez D., Juaneda E., Trevizor T. & Duplancic A. 2014. Hiatos de regeneración del bosque de *Araucaria araucana* en Patagonia: vinculaciones al uso de tierras y desertificación regional. Revista Zonas Áridas 15(2): 326-348. Universidad Nacional Agraria La Molina, Lima, Perú. ISSN 1013-445X (versión impresa) ISSN 1814-8921 (versión electrónica)
- Duplancic, M. A. 2011. Germinación de semillas de *Araucaria araucana* provenientes del bosque xérico Nor-Patagónico. Multequina 20: 113-115. ISSN 1852-7329 on-line

Índice

Índice de tablas	1
Índice de figuras	3
Resumen	7
Summary.....	7
Capítulo 1. Introducción general	8
1.1. Descripción de la especie estudiada.....	8
1.2. Marco conceptual.....	10
1.3. Hipótesis y objetivos de la tesis.....	13
Hipótesis	13
Objetivo general.....	13
Objetivos específicos	13
1.4. Descripción del área de estudio	14
Geomorfología.....	14
Clima.....	15
Vegetación	15
Descripción de los sitios de muestreo.....	17
Bibliografía	19
Capítulo 2. Estrategia reproductiva en bosques xéricos	24
Introducción	24
Hipótesis de trabajo	24
Objetivo	25
Metodología.....	25
Evaluación de la regeneración asexual.....	27
Resultados.....	28
Caviahue.....	28
Chenque Pehuén.....	29
Primeros Pinos.....	31
Evaluación de la regeneración asexual.....	31
Discusión	32
Bibliografía	35

Capítulo 3. Regeneración sexual en bosques xéricos: esfuerzo reproductivo, banco transitorio de semillas y germinación en laboratorio.....	37
Introducción.....	37
Hipótesis de trabajo	40
Objetivos.....	40
3.1. Esfuerzo reproductivo.....	42
Metodología	42
Resultados	42
3.1.1. Morfometría de semillas	47
Metodología	47
Resultados	48
3.2. Banco transitorio de semillas.....	50
Metodología	50
Resultados	51
3.3. Germinación en laboratorio	53
3.3.1. Efecto de temperaturas alternantes y efecto materno.....	53
Metodología	53
Resultados	54
3.3.2. Efecto de la temperatura y tratamientos pre-germinativos	55
Metodología	55
Resultados	57
Respuesta a la temperatura.....	57
Tratamientos pre-germinativos	59
3.3.3. Ensayo de conservación refrigerada de semillas.....	60
Metodología	60
Resultados	61
Discusión	62
Bibliografía.....	67
Capítulo 4. Ensayos de germinación y supervivencia a campo.....	71
Introducción.....	71
Hipótesis de trabajo	72
Objetivos.....	73
Metodología.....	73

Resultados	75
Discusión	78
Bibliografía	81
Capítulo 5. Micrositios de regeneración en bosques xéricos de <i>A. araucana</i>	83
Introducción	83
Hipótesis de trabajo	84
Objetivos	84
5.1. Caracterización microambiental de micrositios de regeneración	85
Metodología	85
Resultados	86
5.2. Abundancia de micrositios bajo la copa de semilleros	92
Metodología	92
Resultados	92
Caviahue.....	92
Chenque Pehuén.....	93
Primeros Pinos	95
5.3. Análisis de distribución espacial de renovales.....	96
Metodología	96
Resultados	97
Chenque Pehuén.....	97
Primeros Pinos	103
Caviahue.....	109
Discusión	110
Bibliografía	113
Capítulo 6. Conclusiones generales y aportes de la tesis	115
Conclusión	122
Líneas de trabajo futuro y recomendaciones	123
Bibliografía	125
Apéndice I: Morfometría de individuos femeninos y producción de conos.....	127
Apéndice II: R script para análisis de distribución espacial	130

Índice de tablas

Tabla 2.1. Recuento de renovales de <i>A. araucana</i> de origen asexual en Chenque Pehuén*presencia de conos en al menos 1 individuo.....	32
Tabla 3.1. Producción de conos por semillero para el sitio Caviahue y clasificación del año de acuerdo a la productividad. Medias con letras iguales no difieren estadísticamente (Kruskal Wallis $p<0,0001$).....	43
Tabla 3.2. Producción de conos por semillero para el sitio Chenque-Pehuén y clasificación del año de acuerdo a la productividad. Medias con letras iguales no difieren estadísticamente (Kruskal Wallis $p=0,0925$).....	44
Tabla 3.3. Producción de conos por semillero para el sitio Primeros Pinos y clasificación del año de acuerdo a la productividad. Medias con letras iguales no difieren estadísticamente (Kruskal Wallis $p<0,0001$).....	44
Tabla 3.4. Producción anual de conos por semillero considerando tres unidades de bosque xérico. ***significativamente diferente (Kruskal Wallis $p<0,0001$).....	46
Tabla 3.5. Valores medios (\pm desvío estándar) para variables morfométricas de semillas de <i>A. araucana</i> colectadas en el bosque xérico en este trabajo y en otros estudios en diferentes sitios.* bosque húmedo.....	48
Tabla 3.6. Coeficientes de correlación (Pearson) entre edad de la planta madre-morfometría de semillas de <i>A. araucana</i>	48
Tabla 3.7. Peso de semillas de <i>A. araucana</i> de bosques xéricos en distintos años. Letras distintas indican diferencias significativas (Prueba de Kruskal Wallis $H = 156,16$; $p<0,0001$).....	49
Tabla 3.8. Diámetro de copa y distancias de muestreo respecto al fuste del semillero (m)	50
Tabla 3.9. Test de tetrazolio para semillas de <i>A. araucana</i> colectadas desde el suelo en el bosque xérico luego de la dispersión. Las semillas completamente teñidas se consideran viables.....	52
Tabla 3.10. Valores medios y desvío estándar (entre paréntesis) para el porcentaje de germinación (G) y el tiempo medio de germinación (MT) para ensayos de germinación de semillas de <i>A. araucana</i> a distintas temperaturas. Letras iguales no difieren significativamente (G: prueba de Kruskal Wallis $H=8,31$; $p=0,0348$ y MT: ANAVA $F= 3,27$; $p= 0,0628$).....	58

Tabla 3.11. Valores medios y desvío estándar (entre paréntesis) para el porcentaje de germinación (G) y el tiempo medio de germinación (MT) de semillas de <i>A. araucana</i> sometidas a distintos tratamientos pre-germinativos (I: imbibición, EMP: escarificación mecánica parcial, EMT: escarificación mecánica total, EQ: escarificación química y C: control). Letras iguales no difieren significativamente (G: ANAVA F=5.92; p=0.0046 y MT: ANAVA F= 18.34; p< 0.0001).....	59
Tabla 3.12. Test de tetrazolio para semillas de <i>A. araucana</i> sanas o con evidente daño. Datos en %	61
Tabla 4.1. Porcentaje de germinación a campo de semillas de <i>A. araucana</i> en distintos micrositios.....	76
Tabla 4.2. Supervivencia al segundo año de monitoreo de plantines de <i>A. araucana</i> provenientes de vivero plantados en distintos micrositios, dentro y fuera de clausuras metálicas protectoras.....	77
Tabla 4.3. Monitoreo de la supervivencia y altura de 12 renovales naturales de <i>A. araucana</i>	77
Tabla 5.1 Denominación de los micrositios para los distintos ambientes del bosque xérico de <i>A. araucana</i>	86
Tabla 5.2. Caracterización físico-química del suelo para los distintos micrositios del bosque xérico de <i>A. araucana</i>	90
Tabla 5.3. Relación entre el patrón de cobertura de cada tipo de micrositio y el patrón de instalación de renovales por micrositio en 11 núcleos de regeneración en Chenque Pehuén.....	98
Tabla 5.4. Valor medio de la distancia normalizada entre renovales de <i>A. araucana</i> y de la distancia normalizada esperada en una distribución aleatoria (1000 iteraciones). 101	
Tabla 5.5. Relación entre el patrón de cobertura de cada tipo de micrositio y el patrón de raíces expuestas por micrositio en 10 núcleos de regeneración en Primeros Pinos.104	
Tabla 5.6. Valor medio de la distancia normalizada entre fragmentos de raíz expuesta de <i>A. araucana</i> y de la distancia normalizada esperada en una distribución aleatoria (1000 iteraciones)	107
Tabla 5.7. Distribución espacial de renovales de <i>A. araucana</i> en 10 núcleos de regeneración en Caviahue, considerando dos fajas de ancho igual al radio de copa del árbol central	110

Índice de figuras

Figura 1.1. Distribución de <i>Araucaria araucana</i> en Argentina y Chile.....	9
Figura 1.2. Carta geomorfológica de la región Caviahue-Copahue	15
Figura 1.3. Bosques xéricos de <i>A. araucana</i> en contacto con la estepa patagónica. Arriba: Caviahue, abajo: Chenque Pehuén. Los rodales crecen asociados a afloramientos rocosos	18
Figura 2.1. Núcleos de regeneración de <i>A. araucana</i> definidos como un árbol femenino central y su regeneración (sexual y/o asexual) asociada, en una parcela circular de radio igual al diámetro de copa del árbol central.....	25
Figura 2.2. Renovales de <i>A. araucana</i> , determinado su origen mediante excavación: sexual (arriba) y agámico (abajo).....	26
Figura 2.3. Renovales de <i>A. araucana</i> de origen agámico	27
Figura 2.4. Densidad de renovales de <i>A. araucana</i> en los núcleos de regeneración según su origen (s/d: sin determinar) en tres unidades de bosque xérico.....	28
Figura 2.5. Distribución de frecuencias de clases de edad de renovales de <i>A. araucana</i> en Caviahue. Se indican los años <i>masting</i>	29
Figura 2.6. Distribución de frecuencias de clases de tamaño de renovales de <i>A. araucana</i> en Chenque Pehuén según su origen. Se muestran los límites de diámetro a la altura de cuello y altura que definen cada clase (según Drake <i>et al.</i> , 2012).....	30
Figura 2.7. Distribución de frecuencias de clases de edad de renovales de <i>A. araucana</i> en Chenque Pehuén. Se indican los años <i>masting</i>	30
Figura 3.1. Aspecto de los semilleros en distintos años de producción: arriba a la izquierda año 2010 (baja producción), arriba a la derecha año 2012 (baja producción, gran cantidad de conos en formación), abajo año 2013 (<i>masting</i>)	43
Figura 3.2. Producción relativa de conos por semillero (filas) y por año en los tres sitios estudiados. El tamaño de cada esfera es proporcional a la producción de conos de ese año para cada individuo. Datos completos sólo para el período 2013-2015	45
Figura 3.3. Colecta de conos utilizando pértiga telescópica.....	47
Figura 3.4. Distinto grado de tinción de embriones de <i>A. araucaria</i> en el test de tetrazolio. a) completamente teñido, b) parcialmente teñido, c) no teñido y d) embrión dañado o ausente	51

Figura 3.5. Abundancia de semillas de <i>A. araucana</i> en el suelo (banco “transitorio” de semillas) en función de la distancia al semillero. 1: borde de la copa, 2: doble del diámetro de la copa y 3: triple del diámetro de copa. En 3, la fracción celeste corresponde a una unidad de muestreo que concentró 53 semillas, todas vanas.....	52
Figura 3.6. Porcentajes de germinación de semillas de <i>A. araucana</i> colectadas de 12 plantas madre. Se muestra la edad de algunos de los individuos (Datos de edad: M. Hadad).....	54
Figura 3.7. Relación edad de la planta madre-porcentaje de germinación. Se muestra la curva de ajuste logarítmico, la ecuación correspondiente y el valor de R^2	55
Figura 3.8. Tratamientos pre-germinativos: a) imbibición en agua destilada durante 24 horas; b) escarificación mecánica total: eliminación completa de la cubierta seminal; c) escarificación mecánica parcial: raspado con lija de la cubierta seminal; d) escarificación química con ácido sulfúrico concentrado (98%) durante 15 min, e) control sin tratamiento pre-germinativo	56
Figura 3.9. Germinación acumulada (%) de semillas de <i>A. araucana</i> a distintas temperaturas (°C) en función del tiempo (días).....	58
Figura 3.10. Germinación acumulada (%) en función del tiempo (días) para semillas de <i>A. araucana</i> sometidas a distintos tratamientos pre-germinativos (I: imbibición, EMP: escarificación mecánica parcial, EMT: escarificación mecánica total, EQ: escarificación química y C: control).....	60
Figura 4.1. Bolsas de tela metálica para el ensayo de supervivencia de semillas. Detalle de su confección e instalación a campo.....	73
Figura 4.2. Ensayo de supervivencia de plantines de pehuén en matorral de <i>A. boronioides</i> . Izquierda: clausura instalada. Derecha: plantines secos en pie, luego de remover la clausura.....	74
Figura 4.3 Ensayo de supervivencia de plantines de pehuén en matorral de <i>C. culeou</i> . Izquierda: clausura instalada. Derecha: plantín vivo con meristema apical fuera de la clausura	75
Figura 5.1. Radiación fotosintéticamente activa (PAR) en verano (arriba) y otoño (abajo) en tres horarios: mañana, mediodía y tarde en distintos micrositios del bosque xérico de <i>A. araucana</i> . Se muestran las diferencias respecto al peladal (siglas: ver tabla 5.1)	87

Figura 5.2. Temperatura del aire en verano (arriba) y otoño (abajo) en tres horarios: mañana, mediodía y tarde en distintos micrositios del bosque xérico de *A. araucana*. Se muestran las diferencias respecto al peladal (siglas: ver tabla 5.1)... 88

Figura 5.3. Temperatura del suelo en verano (arriba) y otoño (abajo) en tres horarios: mañana, mediodía y tarde en distintos micrositios del bosque xérico de *A. araucana*. Se muestran las diferencias respecto al peladal (siglas: ver tabla 5.1)... 89

Figura 5.4. Análisis de componentes principales para distintos parámetros físico-químicos de suelos de distintos micrositios del bosque xérico de *A. araucana*..... 91

Figura 5.5. Patrón general de cobertura de micrositios (arriba) y patrón de cobertura de cada núcleo analizado (abajo) en Caviahue 93

Figura 5.6. Patrón general de cobertura de micrositios (arriba) y patrón de cobertura de cada núcleo analizado (abajo) en Chenque Pehuén 94

Figura 5.7. Patrón general de cobertura de micrositios (arriba) y patrón de cobertura de cada núcleo analizado (abajo) en Primeros Pinos..... 95

Figura 5.8. Ejemplo del análisis de distribución espacial de renovales de *A. araucaria* en una parcela de radio igual al diámetro de copa del árbol central. Las distancias fueron normalizadas según el diámetro de cada parcela. Arriba izquierda: distribución observada de 8 renovales en una parcela. Arriba derecha: simulación de distribución al azar de estos 8 renovales. Abajo: ejemplo de la randomización en la distribución de puntos en la parcela, considerando 5000 puntos para hacer visible las restricciones a la distribución de renovales dentro de la parcela 97

Figura 5.9. Esquemas de distribución de renovales de *A. araucana* en 11 núcleos de regeneración en Chenque Pehuén. El radio de estas parcelas circulares corresponde al diámetro de copa del árbol central (medido en m), ubicado en el eje (0,0) de los esquemas. Se indica el origen de cada renoval (vegetativo, semilla o sin determinar) y el tipo de micrositio donde se encuentra (rocoso o estepario)..... 99-100

Figura 5.10. Distribución de frecuencias de distancia entre renovales esperada por azar (1000 simulaciones) para 11 núcleos de regeneración en Chenque Pehuén. Se muestra la media de las distancias observadas (línea roja) y su error estimado con la técnica bootstrap (barra sombreada roja) 101-103

Figura 5.11. Esquemas de distribución de fragmentos de raíz de *A. araucana* expuesta en 10 núcleos de regeneración en Primeros Pinos. El radio de estas parcelas circulares corresponde al diámetro de copa del árbol central (medido en m), ubicado en el eje

(0,0) de los esquemas. Se indica el tipo de micrositio donde se encuentra (rocoso o estepario)..... 105-106

Figura 5.12. Distribución de frecuencias de distancia entre fragmentos de raíz expuesta esperada por azar (1000 simulaciones) para 10 núcleos de regeneración en Primeros Pinos. Se muestra la media de las distancias observadas (línea roja) y su error estimado con la técnica bootstrap (barra sombreada roja) 107-109

Figura 6.1. Modelo conceptual del bosque xérico de *A. araucana* 121

Resumen

En el ambiente xérico, extra andino, del norte de Patagonia, *Araucaria araucana* crece en afloramientos rocosos (morros) de superficies variables, formando pequeños bosques puros, probablemente restos de una vegetación boscosa más extensa. Este tipo de bosque abarca aproximadamente un tercio del área de distribución de la especie en Argentina. Se ha postulado que en estos ambientes la regeneración de *A. araucana* por semilla es escasa o nula. El objetivo general de este trabajo fue estudiar las vías de reproducción y establecimiento de bosques xéricos de *A. araucana*. Se evaluó la abundancia de renovales de origen agámico y de semilla, la capacidad de regeneración por semillas y la supervivencia de plantines. Además, se caracterizó la condición de micrositios favorables-desfavorables para la regeneración, a través de parámetros ambientales. Se concluye que la variación interanual en la producción de semillas, la predación y la disponibilidad de micrositios adecuados para la germinación y posterior supervivencia de plantines de *A. araucana*, serían limitantes para la regeneración sexual en este bosque. La vía de regeneración dominante de *A. araucana* en ambientes xéricos es la asexual, principalmente asociada a microambientes rocosos.

Summary

In the northern extra-andean xeric environment of Patagonia, *Araucaria araucana* grows on rocky outcrops of variable surfaces in small pure forests, probably relicts of a larger forest unit. This type of forest covers about one third of *A. araucana* distribution range in Argentina. It has been postulated that in these environments *A. araucana* regeneration by seed is rare or absent. The objective of this work was to study the ways of reproduction and establishment of *A. araucana* in the xeric forest. We evaluated the abundance of agamic and sexual regeneration, the ability to regenerate from seeds and seedling survival. Besides, we characterized the favorable-unfavorable regeneration microsite conditions throughout environmental parameters. We conclude that the annual variation in seed production, predation and availability of suitable microsities for germination and subsequent seedling survival of *A. araucana* would be limiting for sexual regeneration in this forest. The successful regeneration pathway of *A. araucana* in xeric environments is the asexual, mainly associated with rocky microenvironments.

Capítulo 1

Introducción general

1.1. Descripción de la especie estudiada

El género *Araucaria* (Araucariaceae) consta de 19 especies que habitan en el hemisferio sur (Enright & Hill, 1995). Se las encuentra en el sur de América, Australia, Nueva Guinea y Nueva Caledonia tanto en climas tropicales, subtropicales y templados. Se destacan por sus troncos rectos, largos y sus copas simétricas.

Araucaria araucana (Mol.) Koch (araucaria, pehuén, monkey-puzzle tree) es un árbol cuyos individuos pueden alcanzar 50 metros de altura, 2 metros de diámetro de tronco y edades de hasta 1000 años (Burns, 1991). Los bosques de *Araucaria araucana* se desarrollan en los piedemontes andinos del SO de Argentina y centro-sur de Chile. En Argentina el pehuén es el principal componente arbóreo del sector norte de los Bosques Subantárticos, siguiendo una franja angosta a lo largo de la frontera con Chile entre los 37°43' S y los 40°23' S (Figura 1.1). El área de distribución en Argentina está caracterizada por un clima mediterráneo, con precipitaciones superiores a los 2000 mm/año en el área andina, que disminuyen a valores de 500 mm/año hacia el contacto con la estepa patagónica. Los límites altitudinales de estas formaciones boscosas oscilan entre los 600-800m y los 1800m de altura, donde crece en formaciones puras o asociada a *Nothofagus* spp. (Montaldo, 1974; Veblen, 1982; Veblen *et al.*, 1996; Martínez Carretero *et al.*, 2009). Fuera de estas áreas se encuentra en la colindante estepa patagónica, asociada a morros rocosos aislados (Donoso, 1993; Roig & Roig, 1994; Bekessy *et al.*, 2004; Rechene *et al.*, 2003; Martínez Carretero *et al.*, 2009), que podrían ser considerados como los restos de una distribución anterior más amplia.

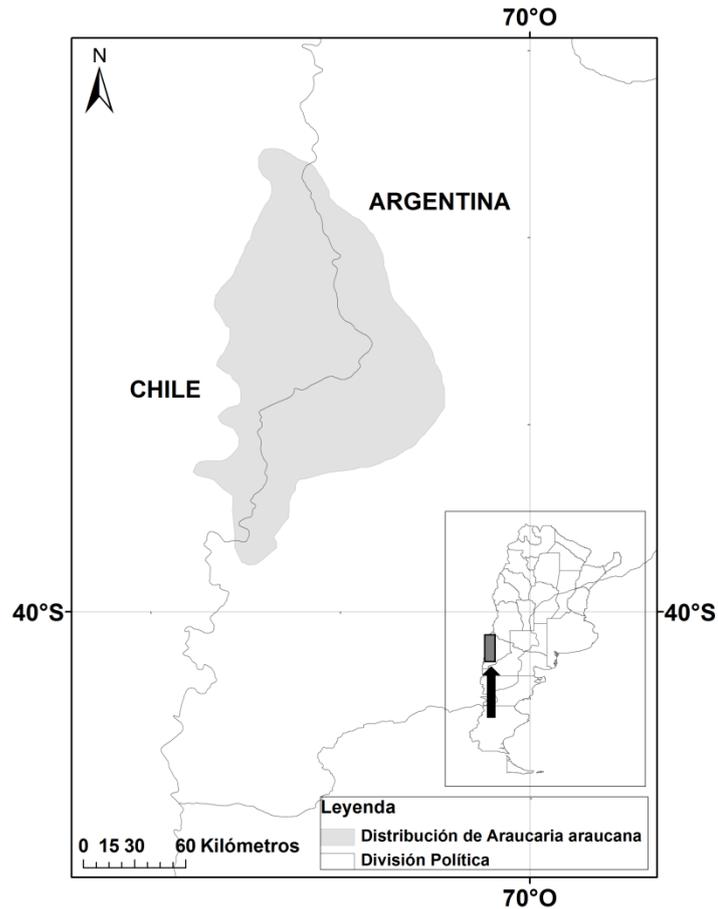


Figura 1.1. Distribución de *Araucaria araucana* en Argentina y Chile (Roig *et al.*, 2014).

Florísticamente, Roig & Roig (1994), Gandullo (2003) y Martínez Carretero *et al.* (2009) han reconocido diversas comunidades integradas por *A. araucana* relacionadas a variaciones en las condiciones de humedad. Tres sintaxa incluyendo *Araucaria* han sido reconocidos: Carico-Araucarietum Oberd., 1960, Ribesio-Nothofagetum antarticae Esk., 1969 y el Adesmio-Araucarietum Roig et Roig, 1994. El Adesmio-Araucarietum representa la condición más seca donde crece *Araucaria* y probablemente el ambiente más susceptible a cambios en crecimiento y estructura.

Se ha destacado la importancia histórica, taxonómica, ornamental, etno-botánica ecológica, económica y paleobotánica de esta especie (Walters & Francis, 1948; Montaldo, 1974; Herrmann, 2005). *A. araucana* es una especie de alto valor de conservación tanto en Argentina como en Chile, donde fue declarada Monumento Natural. Desde 2001 se encuentra incluida en el CITES (Convención Internacional de Tráfico de Especies Silvestres) dentro del Apéndice I debido principalmente a la disminución de su área de

distribución y a la explotación de sus semillas y madera (CITES, 2000) y recientemente fue recategorizada como “En peligro” según la Lista Roja de Especies Amenazadas de la IUCN, donde anteriormente era catalogada como “Vulnerable” (Premoli *et al.*, 2013).

Existen numerosos estudios del bosque húmedo de *A. araucana* (Schmidt, 1977; Veblen, 1982; Burns, 1993; Rechene & Bava, 2003; Gallo *et al.*, 2004; González & Veblen, 2007; Sanguinetti, 2008; Sanguinetti & Kitzberger, 2008, 2009; Fajardo & González, 2009; Drake *et al.*, 2012; Zamorano-Elgueta *et al.*, 2012, entre otros), pero el conocimiento alcanzado sobre algunos aspectos de la autoecología de *A. araucana*, en particular sobre las estrategias de reproducción del bosque xérico, es aún escaso.

1.2. Marco conceptual

En una primera aproximación, Schmidt (1977) describe los bosques de *A. araucana* como muy estables estructuralmente, con carácter de sobremadurez, donde los cambios de generación tardan hasta mil años en producirse y la fase de desmoronamiento (árboles viejos en el dosel superior que alcanzan edades en que por razones fisiológicas decaen en vigor y finalmente mueren) es la más larga y, por lo tanto, la más frecuente en el bosque.

Sin embargo, estudios posteriores demostraron la influencia de factores alógenos en la dinámica de estos bosques, que se asocia a grandes perturbaciones ambientales como incendios, volcanismo y movimientos en masa (Veblen, 1982; Burns, 1993; González *et al.*, 2005, 2010). El fuego constituye el principal factor de disturbio en la dinámica de estos bosques, impactando tanto a escala de rodal como de paisaje (Aagesen, 2004; González *et al.*, 2005; González & Veblen, 2007). Su gruesa corteza de 15 a 20 cm de espesor (Montaldo, 1974; Veblen, 1982; Burns, 1993), la poda natural de las ramas bajas formando el parasol característico de los individuos adultos, y su capacidad de rebrote vegetativo, señalan la capacidad de esta especie para contrarrestar y responder a los incendios tanto leves como catastróficos (González & Veblen, 2007). Estas características, así como el tamaño, longevidad, velocidad de crecimiento, entre otras, la hacen una especie K estratega.

Gallo *et al.* (2005), en el marco del programa de conservación y utilización de los recursos genéticos de especies forestales nativas patagónicas, mencionan que en el área de distribución de *A. araucana* en Argentina, hacia el este se distribuye en poblaciones puras, donde la regeneración por semillas es prácticamente inexistente. La regeneración natural de este bosque xérico se ha visto afectada por el uso antrópico: tala, incendios, intenso

pastoreo, consumo y recolección de piñones, que se suma a las limitaciones ambientales (clima seco y suelos pobres).

Desde el noreste del Lago Aluminé y hasta el límite norte de su distribución, a los 37°50'S, *A. araucana* crece en pequeños bosques puros, probablemente restos de una vegetación boscosa más extensa. Este tipo de bosque tiene una extensión aproximada de 95.000 hectáreas, que representa el 33% del total del área de distribución de la especie en Argentina. Su estructura muestra un dosel que evidencia un reclutamiento constante a través del tiempo, con individuos que alcanzan los 600 años, pero con una fuerte disminución en las clases diamétricas inferiores a 10 cm. Esto indica la interrupción del proceso regenerativo durante un periodo prolongado, de 80 a 100 años (Rechene & Bava, 2003). Hadad (2013) examinó la estructura etaria en 9 unidades de bosque xérico de pehuén y observó que en estos bosques se ha producido reclutamiento durante los últimos 650 años, pero con una escasa representación de los individuos jóvenes. Esta situación es evidente para la mayor parte del siglo XX, donde la regeneración del bosque es prácticamente inexistente. Todos los sitios presentaron una mayor concentración de individuos entre los 76 y los 300 años de edad dendrocronológica, otro grupo menor se encontró entre los 301 y 500 años y solamente 19 individuos en las clases menores de 75 años de edad (Hadad, 2013).

Para bosques boreales y templados caducifolios se propone que la limitación en el reclutamiento reciente puede ser interpretada desde dos enfoques: la “limitación por semillas” y la “limitación de micrositos”. En el primer caso la disponibilidad de semillas y en el segundo caso la disponibilidad de micrositos adecuados es lo que regula el establecimiento (Hulme, 1996; Clark *et al.*, 1998, 1999, 2007; Turnbull *et al.*, 2000; Nathan & Muller-Landau, 2000). En cualquiera de las 2 visiones es necesario examinar factores de mortalidad post-dispersión (viabilidad y senescencia de semillas, factores bióticos y abióticos) que afectan tanto la supervivencia y germinación de semillas como la supervivencia de plántulas.

Se ha descrito que *A. araucana* es una especie que realiza *masting* (eventos de gran producción de semillas), con una moderada fluctuación anual en la producción de conos por árbol pero en forma altamente sincronizada entre árboles de una misma población y entre poblaciones a escala regional en toda la provincia del Neuquén. La producción de conos y semillas varía de un año a otro, generándose cada 2 a 5 años períodos de buena a moderada producción de semillas, pero esto varía en cada localidad (Tortorelli, 1942; Montaldo, 1974; Sanguinetti, 2008, 2014; Sanguinetti & Kitzberger, 2008, 2009). Es de

esperar que, asociados a los eventos de *masting*, se generen pulsos de establecimiento provocados por un aumento significativo de la supervivencia de semillas. Entonces, la producción de semillas es el factor limitante para la regeneración en períodos inter-masting, y una vez superado un umbral mínimo de producción de conos a nivel poblacional, la depredación de semillas pre y post-dispersión regula la magnitud del establecimiento de plántulas. Además, las características del sotobosque modulan el proceso de instalación, quedando la regeneración limitada a micrositios favorables para la germinación, siguiendo el modelo Janzen-Connell de establecimiento de plántulas alrededor del árbol madre (Sanguinetti & Kitzberger, 2009).

A escala local existen diferencias entre los niveles de regeneración en ambientes con distintos estados de perturbación, ya sea por actividad ganadera y/o aprovechamiento silvícola. Se ha observado que la regeneración asexual domina en las zonas perturbadas, mientras que en las zonas con mejor estado de conservación domina la regeneración por semilla (Sanguinetti *et al.*, 2001; Rechene & Bava, 2003; Sanguinetti, 2008; Zamorano-Elgueta *et al.*, 2012). En el bosque xérico se presenta este cambio de estrategia reproductiva donde la regeneración sexual fracasa entre el primer y segundo año por diversas causas como predación, pisoteo y limitantes ambientales (Duplancic & Martínez Carretero, 2013).

Se ha postulado que la regeneración por semilla es escasa o nula en los sectores xéricos del área de distribución de *A. araucana* (Gallo *et al.*, 2004; Izquierdo, 2009). Ayesa *et al.* (1999) describen en el área Pulmarí (Provincia de Neuquén) un tipo de fisonomía vegetal denominado “bosque abierto de pehuén sobre estepa”, bosque abierto a semidenso de araucaria con estrato inferior de estepa. La cobertura varía entre un 10 y un 50%. *A. araucana* se encuentra formando grupos de árboles de distintas formas y tamaños. En estos ambientes xéricos se encuentran los ejemplares más longevos, que superan los 500 años (Tortorelli, 1942). Ocupan por lo general cañadones, sobre suelos medianamente profundos a someros con abundantes afloramientos rocosos. En estos ambientes el pehuén presenta un sistema radical muy desarrollado y extenso.

1.3. Hipótesis y objetivos de la tesis

Hipótesis

- I. La regeneración de *Araucaria araucana* en los bosques xéricos en el noroeste extra-andino de la Patagonia argentina se produce principalmente por vía asexual.
- II. La regeneración sexual de *Araucaria araucana* en los bosques xéricos está limitada por:
 - i) La viabilidad de las semillas y/o
 - ii) la depredación de semillas y plántulas y/o
 - iii) factores ambientales que limitan la germinación de semillas y el establecimiento de plantas.

Objetivo general

Estudiar las vías de reproducción y el establecimiento de los bosques de *Araucaria araucana* en los afloramientos rocosos y la estepa en el noroeste xérico de la Patagonia argentina.

Objetivos específicos

1. Evaluar la densidad de renovales de origen agámico y de semilla.
2. Evaluar la capacidad de regeneración por semillas, para ello:
 - a) Evaluar en laboratorio la capacidad germinativa de semillas provenientes de diferentes plantas (efecto materno).
 - b) Evaluar a campo la capacidad germinativa y la supervivencia de semillas en dos situaciones: con y sin protección anti depredadores.
 - c) Evaluar el banco transitorio de semillas.
3. Evaluar a campo la supervivencia de plantas de 2 años de vivero, en dos situaciones: con y sin protección anti depredadores.
4. Caracterizar la condición de micrositos favorables-desfavorables para la regeneración, a través de: temperatura del aire, temperatura del suelo, radiación fotosintéticamente activa (PAR); pH, conductividad eléctrica, textura del suelo, humedad del suelo y contenido de nitrógeno y fósforo.

La primera hipótesis describe el patrón de regeneración de los bosques xéricos de araucaria. Para ponerla a prueba se planteó el primer objetivo específico, donde se trabajó a escala regional. Se buscaron sitios de bosque xérico donde se pudiera evaluar el patrón de regeneración y corroborar la hipótesis planteada.

La segunda hipótesis enumera algunos de los posibles factores que limitan la regeneración por semillas. Para ponerla a prueba se plantearon los objetivos específicos 2 a 4, en todos ellos se trabajó con experimentos a campo y en laboratorio, que buscaron entender el mecanismo por el cual cada factor influye, y la posible interacción entre ellos. La escala de trabajo fue acotada a nivel de micrositos de regeneración.

La Tesis está organizada en seis capítulos: el Capítulo 1 trata la introducción general, donde se plantea el problema, las hipótesis de trabajo y los objetivos. En el Capítulo 2 se aborda la estrategia reproductiva observada en los bosques xéricos; en el Capítulo 3 la regeneración sexual en bosques xéricos, mediante la evaluación del esfuerzo reproductivo, banco transitorio de semillas, viabilidad y germinación en laboratorio. En el Capítulo 4 se evalúa el efecto de la herbivoría y condiciones microambientales sobre la viabilidad y germinación a campo y la supervivencia de renovales de pehuén, y en el Capítulo 5 se presenta la caracterización ambiental, y se interpreta la existencia de micrositos de regeneración en función de la cobertura de cada tipo de micrositio y la presencia de renovales en cada uno. Finalmente en el Capítulo 6 se exponen las conclusiones de la Tesis y se propone un modelo conceptual para bosques xéricos.

1.4. Descripción del área de estudio

Geomorfología

La zona de estudio está comprendida en la región de los Andes de Neuquén (36° S - 40° S), formados por una serie de unidades morfoestructurales de orientación dominante norte-sur. En la Cordillera Principal se desarrollan grandes complejos caldericos, distribuidos de acuerdo a controles de basamento y la presencia de un sistema de fallas con orientación regional NNE. La estratigrafía incluye volcanitas y sedimentitas continentales (Oligoceno superior – Micoeno inferior), rocas volcánicas y volcanoclásticas (Plioceno inferior), lavas y flujos piroclásticos (Plioceno superior - Pleistoceno inferior) y rocas volcánicas de retroarco (Cuaternario). En cuanto a la estructura, los Andes neuquinos registran una evolución tectónica de marcada alternancia de estadios compresivos y extensionales (García Morabito & Folguera, 2005).

La región que incluye las áreas de estudio (Figura 1.2) presenta características de paisaje compuesto, ya que en su modelado han participado procesos exógenos (fluvial, glaciario y remoción en masa) y endógenos (volcanismo). Las geformas volcánicas son las más sobresalientes. El bosque estudiado en la localidad de Caviahue se encuentra dentro de la caldera del volcán Copahue, depresión casi circular de 350 km², originada durante el colapso de su cámara magmática en el Plioceno. Está limitada por abruptas y empinadas escarpas cubiertas por pequeños abanicos aluviales, con numerosas cornisas de hasta 800 m producto de la alternancia de mantos volcánicos horizontales de dispar resistencia a la erosión. Una intervención climática en el Cuaternario condujo a un único evento de englazamiento de tipo alpino en el Pleistoceno tardío, que reemplazó el proceso fluvial preexistente, con la generación de una masa de hielo de gran espesor (500-800 m) en el interior de la caldera. En cuanto a las geformas post-glaciarias cabe destacar el cono y cráter activo del volcán Copahue, y las resultantes de procesos de remoción en masa (avalanchas de rocas, deslizamientos y lahares) (González Díaz, 2003, 2005).



Figura 1.2. Carta geomorfológica de la región Caviahue-Copahue (González Díaz, 2005).

Clima

El clima de la Patagonia está dominado por masas de aire del océano Pacífico. La altura de los Andes y su orientación meridional son factores determinantes en la distribución de la precipitación en su vertiente oriental, imponiendo una barrera a las masas de aire húmedo del Pacífico, que descargan humedad mayormente del lado occidental, mientras que la oriental es seca con bioclima árido integrando la Diagonal Árida Argentina (Martínez Carretero, 2013). La conjunción entre los patrones generales de circulación, la influencia de las masas de aire del Pacífico y la barrera física que impone la cordillera andina, resultan en un marcado gradiente de precipitación oeste-este, reduciéndose de más de 2000 mm anuales en el área cordillerana a menos de 200 mm en 70-80 km en la estepa patagónica hacia el este (Roig & Villalba, 2008). Incluso se menciona para el extremo noroeste una disminución de 7 mm por kilómetro, para los primeros 60 km al este de los Andes (Soriano, 1983 en Paruelo *et al.*, 1998).

Además, la variación interanual en la precipitación aumenta considerablemente en el extremo xérico del gradiente. La precipitación está concentrada en invierno (46%). Factores locales como la topografía y la exposición a los fuertes vientos del oeste (15-22 km.h⁻¹) afectan la temperatura del aire. La mayor parte de la región tiene un marcado déficit hídrico en primavera y verano, aunque factores locales como textura del suelo, porcentaje de roca, exposición, pendiente, cobertura vegetal, entre otros, modulan la distribución vertical de la humedad en el perfil edáfico y su disponibilidad para la vegetación (Paruelo *et al.*, 1998).

En cuanto a las tendencias climáticas, el fenómeno ENSO (El Niño-Southern Oscillation) aporta variabilidad interanual de las variables meteorológicas, particularmente la precipitación. En el centro-oeste de Patagonia la precipitación de primavera tiende a ser menor que lo habitual en los años de “Niña” y mayor durante los eventos “Niño”, patrón que se invierte en el período estival. El impacto del ENSO en la temperatura estacional no es tan claro, aunque durante eventos “Niño” las temperaturas estivales tienden a aumentar (Paruelo *et al.*, 1998).

Vegetación

Los bosques de *A. araucana* se encuentran dentro del Distrito del Pehuén, en la Provincia Fitogeográfica Subantártica, que es la prolongación austral del dominio florístico andino (Cabrera, 1976). *A. araucana* integra dos tipos de bosques que se diferencian florísticamente: el bosque méxico con precipitaciones de hasta 1500-1700 mm/año, en la

vertiente oriental de los Andes formando bosques mixtos junto a *Nothofagus* spp., y donde se encuentran especies como *Empetrum rubrum*, *Gaultheria pumila*, *Oreomyrrhis chilensis*, *Discaria nana*, *Acaena sericea*, etc. El otro tipo de bosque es el xérico con aproximadamente 500-600 mm/año, se desarrolla sobre afloramientos rocosos basálticos, aislados (morros) y con un estrato vegetal inferior de muy baja cobertura, donde se encuentran especies tales como *Leucheria* aff. *achillaeifolia*, *Berberis empetrifolia*, *Geranium* sp., *Chevreulia diemii*, *Festuca scabriuscula*, *Baccharis magellanica*, *Senecio subumbellatus*, *Sisyrinchium rosulatum*, *Nassauvia aculeata*, etc. Este bosque presenta variantes debidas a factores de disturbio, ya sea por fuego (*Berberis buxifolia*, *Mulinum spinosum*, etc.), o por erosión hídrica en laderas (*Discaria nana*, *Acaena cericea*, *Nothofagus antarctica*, etc.) (Hadad, 2013).

Hadad (2013) describe cuatro comunidades vegetales: comunidad de *Araucaria araucana* (que incluye los dos tipos de bosque mencionados anteriormente), comunidad de *Chusquea culeou* (de contacto con el bosque, matorral denso de hasta 1,5 m de alto en suelos sueltos y profundos, su expansión se ve favorecida por la degradación antrópica del bosque), comunidad de *Adesmia boronioides* (delimita notoriamente el contacto entre los bosques xéricos de *A. araucana* y la estepa patagónica, formando grupos compactos en la parte inferior de las laderas de los afloramientos rocosos, donde se acumula material arenoso-arcilloso poco profundo sobre el material consolidado) y comunidad de *Mulinum spinosum* (matorral bajo de 0,5 m de alto y cobertura vegetal de 40%, presenta una variante con *Chuquiraga oppositifolia*-*Colletia spinosissima*).

Además Hadad (2013) relacionó las comunidades con parámetros ambientales, y detectó mediante un análisis de componentes principales que la geomorfología (afloramiento rocoso propiamente dicho, erosión hídrica y pendiente máxima) se ordenan próximos a la comunidad de *A. araucana*; el contenido en materia orgánica, erosión eólica, congelamiento de suelo y profundidad de suelo se ordenan próximo a la comunidad esteparia de *F. scabrisucula*; la comunidad de *A. boronioides* se aproxima a geomorfología (piedemonte local de afloramiento) y pendiente; y la comunidad de *C. culeou* se aproxima a congelamiento de suelo y erosión eólica.

Descripción de los sitios de muestreo

En el diseño del trabajo de campo se consideraron dos escalas. En primer instancia a nivel regional, donde se trabajó en tres unidades de bosque de pehuén bajo condiciones de xericidad, en el extremo oriental de su área de distribución en Argentina y a distintas

latitudes. Se trabajó en las localidades de Caviahue ($37^{\circ} 50' S$, $70^{\circ} 58' W$), Chenque Pehuén ($38^{\circ} 06' S$, $70^{\circ} 52' W$) y Primeros Pinos ($38^{\circ} 52' S$, $70^{\circ} 34' W$), provincia de Neuquén. Estas localidades son similares en sus características ambientales y en la estructura de sus bosques (Figura 1.3), que corresponden a bosques abiertos, puros, estrechamente asociados a afloramientos rocosos de origen magmático, con fuerte incidencia de reproducción asexual y componente florístico propio (Gandullo, 2003).

Luego se trabajó a escala de microsítios de regeneración, abarcando toda la diversidad de microsítios presentes en el bosque xérico, en un primer nivel a escala de grandes unidades topográficas: afloramiento rocoso (morro) y estepa, que luego fueron subdivididas a escalas menores, teniendo en cuenta el tipo de sustrato y cobertura vegetal. A esta escala se trabajó en el sitio Caviahue, a 15 km de la ciudad homónima.



Figura 1.3. Bosques xéricos de *A. araucana* en contacto con la estepa patagónica. Arriba: Caviahue, abajo: Chenque Pehuén. Los rodales crecen asociados a afloramientos rocosos.

Bibliografía

- Aagesen, D. 2004. Burning monkey-puzzle: native fire ecology and forest management in northern Patagonia. *Agriculture and Human Values* 21: 233-242
- Bekessy, S.; Lara, A.; González, M.; Cortés, M.; Gallo, L.; Premolí, A. & Newton, A. 2004. Variación en *Araucaria araucana* (Molina) K. Koch. En: Donoso, C.; Premoli, A.; Gallo, L. & Ipinza R. (eds). Variación interespecífica en especies arbóreas de los bosques templados de Chile y Argentina. Ed. Universitaria, Chile, 215-231 pp
- Burns, B. R. 1991. The regeneration dynamics of *Araucaria araucana*, PhD. Thesis. University of Colorado (USA)
- Burns, B. R. 1993. Fire-induced dynamics on *Araucaria araucana*-*Nothofagus antarctica* forest in the southern Andes. *Journal of Biogeography* 20: 669-685
- Cabrera, A. 1976. Regiones fitogeográficas argentinas. Enciclopedia Argentina de agricultura y jardinería. Tomo II. Fasc. I. Ed. ACME. 84 pp
- CITES (Convención sobre el comercio internacional de especies amenazadas de fauna y flora silvestres). 2000. Prop. 11.55. Enmienda a los Apéndices I y II. Undécima Reunión de la Conferencia de las Partes. Nairobi, Kenya
- Clark, J. S.; Macklin, E. & Wood, L. 1998. Stages and spatial scales of recruitment limitation in southern Appalachian forests. *Ecological Monographs* 68: 213-235
- Clark, J.S.; Beckage, B.; Camill, P.; Cleveland, B.; Hillerislambers, J.; Lichter, J.; McLahlan, J; Mohan, J. & Wyckoff, P. 1999. Interpreting recruitment limitation in forest. *American Journal of Botany* 86: 1-16
- Clark, C.J.; Poulsen, J.R.; Levey, D.J. & Osenberg, C.W. 2007. Are plant populations seed limited? A critique and meta-analysis of seed addition experiments. *The American Naturalist* 170: 128-142
- Donoso, C. 1993. Bosques templados de Chile y Argentina. Variación, estructura y dinámica. Editorial Universitaria, Santiago, Chile
- Drake, F.; Molina J. & Herrera, M. 2012. An ecophysiological approach for *Araucaria araucana* regeneration management. *Cien. Inv. Agr.* 39 (1): 159-176
- Duplancic, M. A. & Martínez Carretero, E. 2013. Vías de regeneración de *Araucaria araucana* en el bosque xérico de Caviahue, Neuquén. XXXIV Jornadas Argentinas

- de Botánica, La Plata, Buenos Aires, Argentina. Bol. Soc. Argent. Bot. 48 (Supl.): 62
- Enright, N. J. & Hill, R. S. 1995. Ecology of the Southern Conifers. Melbourne University Press
- Fajardo, A. & González, M. E. 2009. Replacement patterns and species coexistence in an Andean *Araucaria-Nothofagus* forest. *Journal of Vegetation Science* 20: 1176-1190
- Gallo, L.A.; Izquierdo, F. C.; Sanguinetti, J.; Pinna, A.; Siffredi, G.; Ayesa, J.; Lopez, C.; Pelliza, A.; Strizler, N.; Gonzalez Peñalba, M.; Maresca, L. & Chauchard, L. 2004. *Araucaria araucana* forest genetic resources in Argentina. In: Challenges in managing forest genetic resources for livelihoods. Examples from Argentina and Brazil. Vinceti, B.; Amaral, W. & Meilleur, B. (Eds.) 105-132 pp. International Plant Genetic Resources Institute, Rome, Italy
URL: <http://www.biodiversityinternational.org/Publications>
- Gandullo, R. 2003. Fitosociología de los matorrales de “Ñire” (*Nothofagus antarctica*), con bosque de “Pehuén” (*Araucaria araucana*), del Parque Provincial Copahue. I. Interpretación Sintaxonómica. *Candollea* 58: 163-181
- García Morabito, E. & Folguera, A. 2005. El alto de Copahue - Pino Hachado y la fosa de Loncopué: un comportamiento tectónico episódico, Andes neuquinos. *Revista de la Asociación Geológica Argentina* 60 (4): 742-761
- González Díaz, E. F. 2003. El englazamiento en la región de la caldera de Caviahue-Copahue (Provincia del Neuquén): su reinterpretación. *Revista de la Asociación Geológica Argentina* 58 (3): 356-366
- González Díaz, E. F. 2005. Geomorfología de la región del volcán Copahue y sus adyacencias (centro-oeste del Neuquén). *Revista de la Asociación Geológica Argentina* 60 (1): 72-87
- González, M. E.; Veblen, T. & Sibold, J. S. 2005. Fire history of *Araucaria-Nothofagus* forests in Villarrica National Park, Chile *Journal of Biogeography* 32: 1187-1202
- González, M. E. & Veblen, T. 2007. Incendios en bosques de *Araucaria araucana* y consideraciones ecológicas al madereo de aprovechamiento en áreas recientemente quemadas. *Revista Chilena de Historia Natural* 80: 243-253
- González, M. E.; Veblen, T. & Sibold, J. S. 2010. Influence of fire severity on stand development of *Araucaria araucana-Nothofagus pumilio* stands in the Andean cordillera of south-central Chile *Austral Ecology* 35: 597-615

- Hadad, M. A. 2013. Análisis florístico-dendrocronológico de los bosques xéricos de *Araucaria araucana* (Araucariaceae) en el contacto con la estepa patagónica en Neuquén, Argentina. Trabajo final para optar al grado de Doctor en Cs Biológicas. Universidad Nacional de Córdoba, 155 pp
- Herrmann, T. M. 2005. Knowledge, values, uses and management of the *Araucaria araucana* forest by the indigenous Mapuche Pewenche people: A basis for collaborative natural resource management in southern Chile. *Natural Resources Forum* 29: 120–134
- Hulme, P. E. 1996. Natural regeneration of yew (*Taxus baccata* L.): microsite, seed or herbivore limitation? *Journal of Ecology*, Vol. 84 (6): 853-861
- Martínez Carretero, E.; Hadad, M.; Roig, F. & Mundo, I. 2009. Marco florístico de los bosques secos de *Araucaria araucana*. Actas reunión Landscape to Ecosystem: Across-scales Functioning in Changing Environments (LEAF), Córdoba, Argentina
- Martínez Carretero, E. 2013. La Diagonal Árida Argentina: entidad bio-climática. En: Pérez, D. R.; Rovere, A. E.; Rodríguez Araujo, M. E. (eds). Restauración ecológica en a diagonal árida de la Argentina. Vazquez Mazzini, Buenos Aires. 14-31 pp
- Montaldo, P. R. 1974. La Bio-ecología de *Araucaria araucana* (Mol) Koch. Instituto Forestal Latino-Americano de Investigación y Capacitación. Boletín Técnico N° 46-48: 1-55. Mérida, Venezuela
- Nathan, R. & Muller-Landau, H. C. 2000. Spatial patterns of seed dispersal, their determinants and consequences for recruitment. *TREE* 15 (7): 278-285
- Paruelo, J. M.; Beltrán, A; Jobbágy, E.; Sala, O. E. & Golluscio, R. A. 1998. The climate of Patagonia: general patterns and controls on biotic processes. *Ecología Austral* 8: 85-101
- Premoli, A.; Quiroga, P. & Gardner, M. 2013. *Araucaria araucana*. The IUCN Red List of Threatened Species. Version 2014.3 <www.iucnredlist.org>
- Rechene, C. & Bava, J. 2003. Estudios silvícolas y propuestas para su conservación y uso en Argentina. Parte II. En: Los bosques de *Araucaria araucana* en Chile y Argentina. Rechene, C.; Bava, J. & Mujica, R. 2003. Programa de Apoyo Ecológico (TÖB). Eschborn, 81-158 pp
- Roig, F.A. & Roig, F.A. 1994. Adesmio-Araucarietum, asociación xérica con *Araucaria* en la estepa patagónica. Resúmenes VI Congreso Latinoamericano de Botánica, Mar del Plata, Argentina

- Roig, F. & Villalba, R. 2008. Understanding climate from Patagonian tree rings. Elsevier, Amsterdam, The Netherlands: In: The Late Cenozoic of Patagonia and Tierra Del Fuego (ed. Rabassa J). Developments in Quaternary Science, 11 (series ed. Van Der Meer JJM); 411-438 pp
- Roig, F. A.; Hadad, M.; Moreno, C.; Gandullo, R. J.; Piraino, S.; Martínez Carretero, E.; González Loyarte, M.; Arco, J. G.; Bendini, M.; Boninsegna, J. A.; Peralta, I.; Barrio, E.; Bottero, R.; Patón Domínguez, D.; Juaneda, E.; Trevizor, T. & Duplancic, A. 2014. Hiatos de regeneración del bosque de *Araucaria araucana* en Patagonia: vinculaciones al uso de tierras y desertificación regional. Revista Zonas Áridas 15 (2): 326-348. Universidad Nacional Agraria La Molina, Lima, Perú. ISSN 1013-445X (versión impresa) ISSN 1814-8921 (versión electrónica)
- Sanguinetti, J. 2008. Producción y predación de semillas, efectos de corto y largo plazo sobre el reclutamiento de plántulas. Caso de estudio: *Araucaria araucana*. Trabajo final para optar al grado de Doctor en Biología, Universidad Nacional del Comahue, 135pp
- Sanguinetti, J. & Kitzberger, T. 2008. Patterns and mechanisms of masting in the large-seeded southern hemisphere conifer *Araucaria araucana*. Austral Ecology 33: 78–87
- Sanguinetti, J. & Kitzberger, T. 2009. Efectos de la producción de semillas y la heterogeneidad vegetal sobre la supervivencia de semillas y el patrón espacio-temporal de establecimiento de plántulas en *Araucaria araucana*. Revista Chilena de Historia Natural 82: 319-335
- Sanguinetti, J. 2014. Producción de semillas de *Araucaria araucana* (Molina) K. Koch durante 15 años en diferentes poblaciones del Parque Nacional Lanín (Neuquén – Argentina). Ecología Austral 24: 265-275
- Schmidt, H. 1977. Dinámica de un bosque virgen de Araucaria-Lenga (Chile). Bosque 2 (1): 3-11
- Soriano, A. 1983. Deserts and Semi-Deserts of Patagonia. In: West, N. E. (ed) Ecosystems of the World: temperate deserts and semi deserts. pp 423-460. Elsevier, Amsterdam
- Tortorelli, L. A. 1942. La explotación racional de los bosques de araucaria de Neuquén. Su importancia económica. Servir Año VI-Nº 63, 64, 66. Buenos Aires. Argentina. 74 pp

- Turnbull, L. A.; Crawley, M. J.; & Rees, M. 2000. Are plant populations seed-limited? A review of seed sowing experiments. *Oikos* 88: 225-238
- Veblen, T. T. 1982. Regeneration patterns in *Araucaria araucana* forests in Chile. *Journal of Biogeography* 9: 11-28
- Veblen, T.; Donoso, C.; Kitzberger, T. & Rebertus A. 1996. Ecology of southern Chilean and Argentinean *Nothofagus* forests. En: Veblen, T.; Hill, R. S. & Read, J. (eds.) *The ecology and Biogeography of Nothofagus Forests*. 293-353 pp
- Walters, G. A. & Francis, J. K. 1948. *Araucaria* Juss. En: *Woody-Plant Seed Manual*. USDA Misc. Publ. 654, 416 p., illus. U. S. Forest Service
- Zamorano-Elgueta, C.; Cayuela, L.; González-Espinosa, M.; Lara, A. & Parra-Vázquez, M. R. 2012. Impacts of cattle on the South American temperate forests: Challenges for the conservation of the endangered monkey puzzle tree (*Araucaria araucana*) in Chile. *Biological Conservation* 152: 110-118

Capítulo 2

Estrategia reproductiva en bosques xéricos

Introducción

La capacidad de regeneración vegetativa de *A. araucana* ha sido ya reconocida a través de brotes de raíz y epicórmicos (a partir de tejidos meristemáticos latentes de troncos y ramas primarias) (Tortorelli, 1942; Mutarelli & Orfila, 1970; Montaldo, 1974), y se ha postulado una posible continuidad anatómica y fisiológica entre individuos (Schilling & Donoso, 1976). La capacidad de regeneración tanto sexual como asexual plantea un *trade-off* entre la asignación de recursos a una u otra estrategia reproductiva. Este *trade-off* entre crecimiento/reproducción se ha descrito ampliamente para otras especies arbóreas (Midgley, 1996; Kruger *et al.*, 1997; Bond & Midgley, 2001; Lamont & Wiens, 2003). En comunidades boscosas, la asignación relativa a reproducción vegetativa/producción de semillas depende tanto de la frecuencia y severidad de las perturbaciones como de la productividad del sitio, que limita la capacidad de recuperación (Bellingham & Sparrow, 2000). Para las especies que muestran cierta plasticidad de estrategias reproductivas dependiendo de las condiciones locales, la regeneración asexual domina en los ambientes xéricos (Kruger *et al.*, 1997; Bellingham & Sparrow, 2000; Lamont & Wiens, 2003).

Zamorano-Elgueta *et al.* (2012) estudiaron el impacto del uso de la tierra y la carga ganadera sobre la regeneración de *A. araucana* en la cordillera de Nahuelbuta en Chile (precipitación de 1500 a 2000 mm/año). Estos autores concluyen que el pastoreo influye tanto en la cantidad como en la calidad de la regeneración de *A. araucana*, ya que reduce el número de plántulas y juveniles y aumenta la proporción de regeneración asexual. Sin embargo, no existen estudios empíricos que analicen esta situación para *Araucaria araucana* en los bosques xéricos.

Hipótesis de trabajo

La vía de reproducción predominante en los bosques xéricos de *A. araucana* es la asexual, mediante rebrotes de raíz o epicórmicos.

Objetivo

Evaluar y comparar la densidad de renovales de origen agámico y de semilla en tres unidades de bosque xérico a distintas latitudes.

Metodología

Para la evaluación de la densidad de renovales de origen agámico y de semilla se empleó la metodología de núcleos de regeneración, adaptada de Moreno (2012). Se definió un núcleo de regeneración como una parcela circular, centrada en un árbol femenino (semillero) y la regeneración (renovales) asociada a éste (Figura 2.1). Se ajustó el radio de la parcela circular en función del radio de la copa del árbol central (que varió entre 7 y 13,5 m), considerando la distancia máxima de dispersión de semillas y dado que los conos femeninos se ubican en la periferia de la copa, el radio de la parcela se definió como dos veces el radio máximo de la copa del semillero.



Figura 2.1. Núcleos de regeneración de *A. araucana* definidos como un árbol femenino central y su regeneración (sexual y/o asexual) asociada, en una parcela circular de radio igual al diámetro de copa del árbol central.

En cada unidad de bosque se relevaron diez núcleos de regeneración, separados entre sí lo suficiente para evitar superposición de las parcelas, asignar inequívocamente los renovales y considerar a cada núcleo como unidad muestral independiente. En cada parcela se registró el número de renovales, y de ser posible, se certificó su origen (sexual o asexual) mediante excavación (Figura 2.2), procurando no afectar la planta. Se clasificaron las regeneraciones en 3 clases de tamaños de acuerdo a su DAC (diámetro de tallo a la altura de cuello de raíz) y altura (ver Figura 2,6), según Drake *et al.* (2012). Si bien algunos de los individuos de la clase 3 pueden considerarse adultos, se los tuvo en cuenta en los núcleos de regeneración ya que por su tamaño en relación al árbol central probablemente se originaron a partir de éste. Se registró además el tipo de micrositio (según el Capítulo 5) donde estaba presente cada renoval.



Figura 2.2. Renovales de *A. araucana*, determinado su origen mediante excavación: sexual (arriba) y agámico (abajo).

Evaluación de la regeneración asexual

Con un enfoque metodológico diferente, y para evaluar la magnitud de la regeneración asexual, en Chenque Pehuén se relevaron otros 10 individuos (considerando ambos sexos) separados entre sí lo suficiente para poder asignar inequívocamente los rebrotes (Figura 2.3). Se registró el sexo, forma de copa, diámetro de copa, diámetro a altura de pecho, altura total de los 10 individuos. Se registró el número de rebrotes y se definió el origen de los mismos (epicórmico o radical), así como su altura, madurez sexual (por presencia de conos) y distancia del rebrote a la planta madre. Para la altura de los rebrotes se definieron cuatro clases de tamaño: hasta 50cm, de 50cm a 2m, de 2 a 5m y más de 5m. Si bien al momento de realizar este muestreo no se había adoptado la clasificación de Drake *et al.* (2012), estas clases de tamaño se corresponderían con las clases 1 a 3 y adultos, respectivamente.



Figura 2.3. Renovales de *A. araucana* de origen agámico.

Resultados

En las tres unidades de bosque estudiadas el patrón de abundancia de regeneración sexual/asexual fue diferente, como puede observarse a partir de los valores de densidad de renovales según su origen (Figura 2.4).

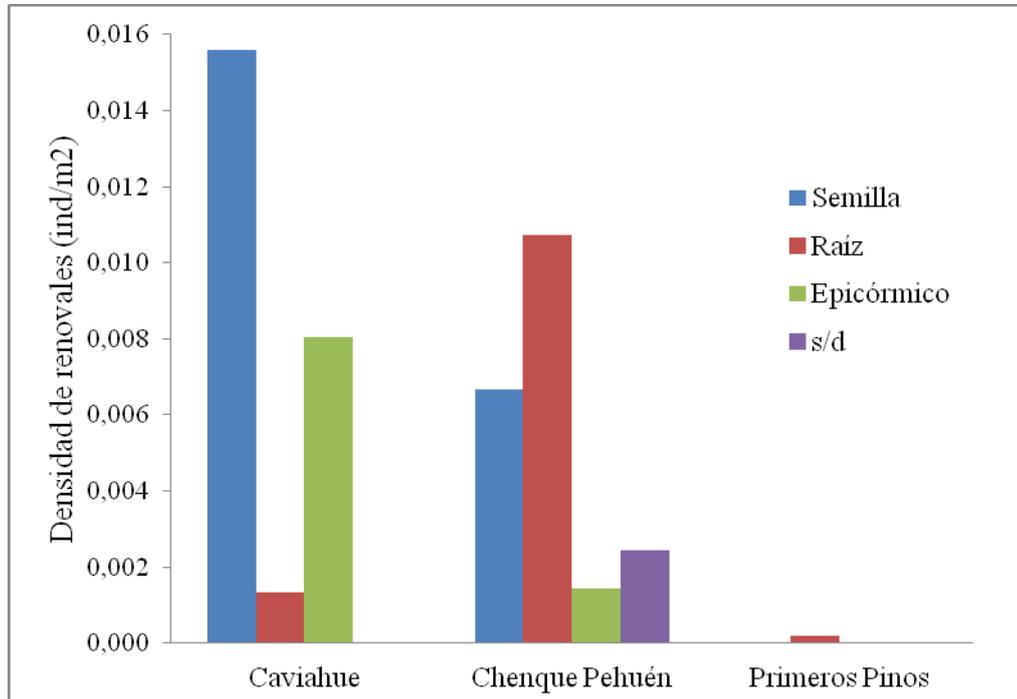


Figura 2.4. Densidad de renovales de *A. araucana* en los núcleos de regeneración según su origen (s/d: sin determinar) en tres unidades de bosque xérico.

Caviahue

En las 10 parcelas circulares se encontraron 93 renovales, 58 de semilla y 35 vegetativos, éstos últimos fueron 30 rebrotes epicórmicos y 5 de raíz. Considerando el tamaño de las parcelas, en promedio la densidad total de renovales en los núcleos resultó de 0,03 individuos/m². Todos estos renovales se encontraron en micrositos rocosos, predominantemente (78,5%) en roca bajo la copa del semillero; el resto sobre los afloramientos rocosos, pero fuera de la sombra de copas de pehuén. Los 93 renovales corresponden a la clase 1 (según Drake *et al.*, 2012): altura menor a 50 cm y diámetro a la altura de cuello menor a 1 cm. La altura promedio de los plantines fue de 6,97 cm (DE 2,58; mín. 1,50 cm; máx. 14,00 cm).

Sanguinetti (2008) encontró que la relación entre la edad y la altura de la regeneración se ajusta significativamente a una regresión lineal ($F_{(1,70)} = 517,2$; $r^2 = 0,881$;

$P < 0,0001$; $y = 0,3679x + 1,0858$). Aplicando esta ecuación a los datos propios, se observa que en Caviahue, para los renovales de semilla, la edad promedio sería entre 3-4 años, y la máxima sería de 8 años, no detectándose pulsos de regeneración que puedan vincularse a los eventos masting de 2000 y 2007 (Figura 2.5). Los renovales producto de la regeneración sexual sobrevivirían sólo hasta los 5 años de edad.

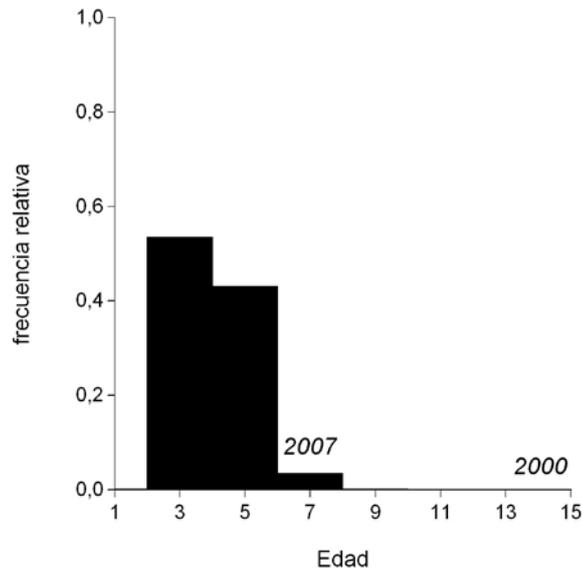


Figura 2.5. Distribución de frecuencias de clases de edad de renovales de *A. araucana* en Caviahue. Se indican los años *masting*.

Chenque Pehuén

En esta unidad de bosque se muestrearon 11 núcleos de regeneración, en los cuales se encontraron 105 renovales, 33 de semilla y 60 vegetativos, éstos últimos fueron 53 rebrotes de raíz y 7 epicórmicos. En 12 individuos no pudo determinarse su origen (s/d). Considerando el tamaño de las parcelas, en promedio la densidad de renovales en los núcleos resultó de 0,03 individuos/m².

En esta unidad de bosque se encontraron representadas todas las clases de tamaño (Figura 2.6) y se observa cómo los renovales de origen asexual son los que constituyen la regeneración exitosa en este bosque, ya que logran sobrevivir los estadios iniciales y pasan a integrar las clases de tamaño superiores, aunque al igual que en Caviahue, sólo una pequeña parte de los renuevos sexuales pasaría a la clase 2.

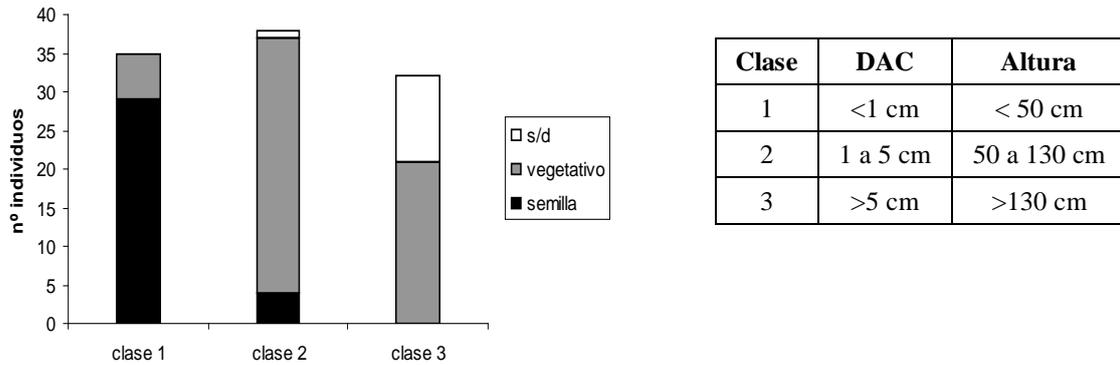


Figura 2.6. Distribución de frecuencias de clases de tamaño de renovales de *A. araucana* en Chenque Pehuén según su origen. Se muestran los límites de diámetro a la altura de cuello y altura que definen cada clase (según Drake *et al.*, 2012).

En cuanto a la distribución de frecuencias de renovales de semilla según su edad (Figura 2.7), en Chenque Pehuén se observan algunos individuos que tendrían hasta 25 años de edad biológica, aunque el patrón de frecuencias hasta los 12 años es similar a aquel observado para Caviahue: la mayor parte de los renovales no sobreviven más allá de los 5 años.

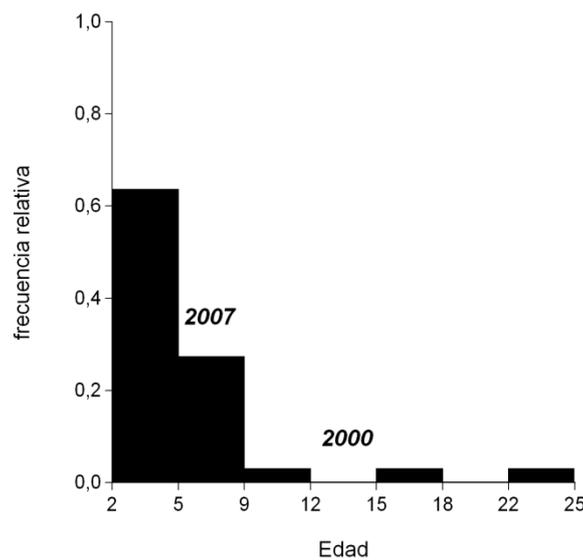


Figura 2.7. Distribución de frecuencias de clases de edad de renovales de *A. araucana* en Chenque Pehuén. Se indican los años *masting*.

En este bosque uno de los núcleos concentró la mayor parte de la regeneración sexual, encontrándose 17 renovales de semilla, con altura promedio de 9,5 cm lo que evidencia que es regeneración reciente. Además, este núcleo tuvo la particularidad de

ubicarse en un sector de relleno cuaternario más profundo, donde el afloramiento rocoso no se encuentra expuesto en superficie, por lo que las condiciones microambientales no son las típicas de estos bosques xéricos (Objetivo 4). Si por este motivo no se considera este núcleo en la interpretación de resultados, se concluye que el 68% de la regeneración es de origen asexual.

Primeros Pinos

En los 10 núcleos relevados se encontró sólo 1 renoval (de origen agámico). Para estimar la regeneración agámica, se relevó la cobertura de raíces expuestas, como indicador del potencial de regeneración por esta vía.

Se registraron 158 fragmentos de raíz expuesta. La superficie promedio de estos fragmentos es $0,14 \text{ m}^2$ (D.E. 0,17; mínimo 8×10^{-4} , máximo 1,16). El 96,2% de estas raíces se encontró en micrositos rocosos.

Evaluación de la regeneración asexual

En los 10 individuos relevados en Chenque Pehuén para evaluar la regeneración asexual se encontró que más del 90% de los rebrotes son de raíz (104 renoval: 94 rebrotes de raíz, 4 epicórmicos). También se encontraron 6 renoval de semilla, concentrados en un individuo.

La distancia del renoval a la planta madre varía entre individuos (media 7,87 m; DE 9,51) con un rango de 0 a 23 m en promedio (Tabla 2.1), con un caso extremo de un renoval de raíz a 36 m de la planta madre. En promedio, la regeneración asexual se concentra en los primeros 5 o 6 m, salvo casos excepcionales como el árbol 1 donde se encontraron rebrotes a más de 20 m. Este caso es un árbol aislado donde la continuidad anatómica es evidente. Se observa que la distancia promedio del renoval a la planta madre en general no supera el diámetro de copa de la misma, independientemente del origen sexual/asexual.

Las clases de tamaño más abundantes son las dos más pequeñas, aunque este aspecto resultó también muy variable entre individuos. Por ejemplo en el árbol 6, que presentó el mayor número de rebrotes (30), el 90% de los mismos mide menos de 50 cm. En cambio el árbol 5 presenta sólo tres rebrotes, pero éstos miden entre 2 y 5 m y han alcanzado la madurez sexual (Tabla 2.1).

Tabla 2.1. Recuento de renovales de *A. araucana* de origen asexual en Chenque Pehuén
*presencia de conos en al menos 1 individuo

Árbol	sexo	forma copa	Ø copa (m)	DAP (cm)	altura (m)	n° rebrotes	origen predominante (%)	distancia promedio (m)	rango de altura (% individuos)			
									0-0,5 m	0,5-2 m	2-5 m	>5 m
1	M	aparasolada	14,5	100	14,0	19	raíz (100%)	22,84	5,2	79	0	15,8
2	M	aparasolada	9,8	65	11,6	13	raíz (100%)	8,15	0	53,8	46,2	0
3	F	50% cónica	16,0	210	14,4	6	raíz (83%)	3,88	16,7	33,3	33,4*	16,6*
4	M	aparasolada	7,0	100	11,6	4	epicórmico (75%)	1,50	25	25	0	50*
5	M	aparasolada	13,0	120	11,6	3	raíz (100%)	1,05	0	0	100*	0
6	M	aparasolada	15,0	120	9,9	30	raíz (100%)	4,40	90	10	0	0
7	M	50% cónica	12,2	123	13,2	18	raíz (100%)	3,03	44,5	33,3*	22,2*	0
8	F	aparasolada	12,3	95	13,2	2	raíz (100%)	4,35	50	0	50	0
9	F	aparasolada	14,3	125	10,7	7	semilla (71%)	5,89	71,4	28,6	0	0
10	F	50% cónica	6,9	60	6,6	2	raíz (100%)	4,95	0	100	0	0

Discusión

En los bosques xéricos de *Araucaria araucana* el reclutamiento de individuos por vía sexual es escaso, en cambio predomina la vía asexual.

La predominancia de la estrategia asexual sobre la sexual es frecuente en poblaciones boscosas luego de perturbaciones que eliminan gran parte de la biomasa aérea, como incendios o huracanes (Bellingham *et al.*, 1994; 1996; Boucher *et al.*, 1994). Si bien el régimen de disturbios se considera el determinante primario, existe evidencia de que las condiciones del sitio (humedad, fertilidad, etc.) también contribuyen a modelar el *trade-off* entre la asignación de recursos a una u otra estrategia reproductiva (Bellingham & Sparrow, 2000). Así, puede existir un gradiente de estrategias reproductivas en respuesta a las perturbaciones y modelado a su vez por la disponibilidad de recursos.

Las tres unidades de bosque xérico estudiadas comparten la característica de presentar escaso reclutamiento de individuos juveniles, en cambio presentan distinto patrón de regeneración. En la población más septentrional (Caviahue) el 62% de la regeneración proviene de semillas pero no prospera hacia clases de tamaño superiores. En la población de latitud intermedia (Chenque Pehuén) el 57% es de origen agámico y se observa reclutamiento de hasta 25 años de edad biológica estimada a partir de su altura. En el bosque meridional (Primeros Pinos) no se encontraron renovales, aunque la abundante

cobertura de raíces expuestas indica el potencial de rebrote vegetativo que podría tener esta población. La falta de regeneración del bosque de pehuén en Primeros Pinos puede deberse a la fuerte concentración de ganado trashumante que se moviliza a través de este sector. Mare (2009) destaca, desde hace más de 150 años, la existencia de un único circuito a modo de paso transitable (la ruta provincial N° 13), lo que produce que los desplazamientos de población y grandes rodeos de animales se concentre en una reducida franja. Estos arros de fines de la primavera implican una sobrecarga ganadera que además coincide con las últimas semanas del período de mayor frecuencia e intensidad de vientos, que coadyuva al desarrollo acelerado de severos procesos de desertificación (Mare, 2009). Esto concuerda con lo encontrado por Hadad (2013) donde en la localidad de Primeros Pinos no existe reclutamiento en los últimos 100 años.

En cuanto a la regeneración sexual, la edad de los renovales no superaría los 5 años, salvo escasos individuos, evidenciando el fracaso de esta estrategia reproductiva en estos bosques. Pero teniendo en cuenta que la ecuación de regresión edad-altura fue desarrollada para poblaciones de bosques húmedos, y dado que el crecimiento es más lento en ambientes xéricos, esta fórmula posiblemente esté subestimando la edad de los renovales de zonas xéricas. Entonces, las plántulas originadas de semilla podrían ser más viejas y pudieron establecerse siguiendo el evento de masting del año 2007. Por otra parte, en los individuos originados por vía asexual el vigor es mayor ya que cuentan con los recursos energéticos de la planta madre a la cual están anatómicamente y fisiológicamente vinculados, por lo que el crecimiento podría ser mayor a lo esperado de acuerdo a la edad que podría estimarse a partir de la altura. Incluso se observó ejemplares que por su tamaño se considerarían “juveniles” en estadios reproductivos, pero con evidente vinculación anatómica al árbol que le dio origen, por lo que las relaciones edad-tamaño-reproducción son complejas.

En ambos casos, es decir renovales de origen sexual y asexual, se observa que los individuos no prosperan hacia edades avanzadas, por lo que la etapa de establecimiento en estos bosques sería la limitante, posiblemente debido a las condiciones de xericidad (lo cual se discutirá más adelante, capítulos 4 y 5), o bien por la presión de uso antrópico, principalmente ganadería trashumante, que provoca un impacto negativo mediante el consumo de piñones y pisoteo, principalmente. La presión de granivoría (tanto de depredadores naturales como exóticos, y la cosecha por parte del hombre) sería la principal limitante para la regeneración por semillas en los bosques xéricos. Esta presión sería 20 veces superior a la de bosques húmedos (J. Sanguinetti, com. pers.).

La pérdida de la capacidad de regeneración natural de estas poblaciones de *A. araucana* por vía sexual, junto con el uso intensivo del que son objeto, puede tener consecuencias drásticas sobre procesos genéticos de importancia evolutiva como el flujo génico, la deriva genética, la endogamia, la selección natural y la hibridación interespecífica. Ante el escenario de cambio climático global y su probable efecto sobre organismos tan longevos, la conservación de la diversidad genética adquiere particular relevancia. Se ha comprobado que las poblaciones orientales fragmentadas poseen una alta diversidad genética debido a la unidireccionalidad del viento en sentido oeste-este durante el momento de la polinización (Gallo *et al.*, 2005; Moreno, 2012).

Si bien el foco en demografía de plantas ha estado centrado en el reclutamiento de nuevos individuos (banco de semillas y plántulas, dispersión, germinación), en la última década ha tomado relevancia el concepto de persistencia, es decir la permanencia continua de las poblaciones en determinados sitios, y el papel de la regeneración vegetativa como estrategia para asegurarla (Bond & Midgley, 2001). Bajo la perspectiva de evolución de historias de vida, la reproducción vegetativa es un atributo que puede interpretarse como una estrategia que permite la permanencia de poblaciones a largo plazo, ya que los individuos pueden alternar crecimiento vegetativo y producción de semillas en función de procesos fisiológicos de adquisición de recursos que están determinados por características abióticas (disponibilidad de recursos) y bióticas (competencia, depredación) del sitio (Bellingam & Sparrow, 2000). Los resultados obtenidos en este capítulo podrían sustentarse en esta premisa, donde la estrategia de propagación vegetativa asegure la persistencia.

La capacidad de reproducción asexual es una ventaja al momento de diseñar planes de conservación y manejo, ya que con esta estrategia reproductiva las poblaciones pueden resistir disturbios catastróficos, tolerar largos períodos sin reclutamiento y preservar la diversidad genética incluso en poblaciones pequeñas, debido a su longevidad (Bond & Midgley, 2001). Es necesario profundizar el estudio de estos procesos, así como propender a la creación de sistemas de protección y recuperación de poblaciones de bosque xérico de *A. araucana*, destacando su valor de conservación al presentar una dinámica de regeneración distintiva respecto a poblaciones de bosques húmedos.

Bibliografía

- Ayesa, J.; Barrios, D.; Becker, G.; Bran, D.; Letourneau, F.; López, C.; Marcolín, A.; Sarmiento, A. & Siffredi, G. 1999. Evaluación de los recursos naturales renovables del área Pulmarí (Prov. Neuquén) y recomendaciones orientativas para su aprovechamiento sustentable. Comunicación técnica N° 54. Área recursos naturales. Relevamiento integrado. Secretaría de Agricultura, Ganadería, Pesca y Alimentación. INTA EEA S. C. de Bariloche
- Bellingham, P. J.; Tanner, E. V. J. & Healey, J. R. 1994. Sprouting of trees in jamaican montane forests, after a hurricane. *Journal of Ecology* 82 (4): 747-758
- Bellingham, P. J.; Kohyama, T. & Aiba, S. 1996. The effects of a typhoon on Japanese warm temperate rainforests. *Ecol. Res.* 11: 229–247
- Bellingham, P. J. & Sparrow, A. D. 2000. Resprouting as a life history strategy in woody plant communities. *OIKOS* 89 (2): 409-416
- Bond, W. J. & Midgley, J. J. 2001. Ecology of sprouting in woody plants: the persistence niche. *Trends in Ecology & Evolution.* 16 (1): 45-51
- Boucher, D. H.; Vandermeer, J. H.; Mallona, M. A.; Zamora, N. & Perfecto, I. 1994. Resistance and resilience in a directly regenerating rainforest: Nicaraguan trees of the Vochysiaceae after Hurricane Joan. *For. Ecol. Manage.* 68: 127–136
- Drake, F.; Molina, J. & Herrera, M. 2012. An ecophysiological approach for *Araucaria araucana* regeneration management. *Cien. Inv. Agr.* 39 (1): 159-176
- Gallo, L.A.; Izquierdo, F. C.; Sanguinetti, J.; Pinna, A.; Siffredi, G.; Ayesa, J.; Lopez, C.; Pelliza, A.; Strizler, N.; Gonzalez Peñalba, M.; Maresca, L. & Chauchard, L. 2004. *Araucaria araucana* forest genetic resources in Argentina. In: Challenges in managing forest genetic resources for livelihoods. Examples from Argentina and Brazil. Vinceti, B.; Amaral, W. & Meilleur, B. (Eds.) 105-132. International Plant Genetic Resources Institute, Rome, Italy
URL: <http://www.biodiversityinternational.org/Publications>
- Gallo L.; Marchelli, P.; Pastorino, M.; Izquierdo, F. & Azpilicueta, M. 2005. Especies forestales nativas patagónicas. Programa de Conservación y Utilización de los Recursos Genéticos. *IDIA XXI* 8: 151-157
- Izquierdo, F. C. 2009. Análisis de la diversidad y diferenciación genética del Pehuén (*Araucaria araucana*) Trabajo final para optar al grado de Magíster en Ecología y

- manejo de sistemas boscosos. Escuela para Graduados Alberto Soriano. Universidad de Buenos Aires 68 pp
- Kruger, L. M.; Midgley, J. J. & Cowling, R. M. 1997. Resprouters vs reseeders in South African forest trees; a model based on forest canopy height. *Functional Ecology* 11: 101-105
- Lamont, B. B. & Wiens, D. 2003. Are seed set and speciation rates always low among species that resprout after fire, and why? *Evolutionary Ecology* 17: 277–292
- Mare, M. D. 2009. Uso de las tierras, fisiografía y degradación, en el noreste del departamento Aluminé, Neuquén . *Mundo Agrario* 9 (18)
- Midgley, J. J. 1996. Why the world's vegetation is not totally dominated by resprouting plants; because resprouters are shorter than reseeders. *Ecography* 19 (1): 92-95
- Montaldo, P. R. 1974. La Bio-ecología de *Araucaria araucana* (Mol) Koch. Instituto Forestal Latino-Americano de Investigación y Capacitación. Boletín Técnico N° 46-48: 1-55. Mérida, Venezuela
- Moreno, A. C. 2012. Estudio del flujo génico mediado por polen en poblaciones fragmentadas de *Araucaria araucana*. Tesis Doctoral, Director: Gallo L. A. Universidad Nacional del Comahue. 137 pp
- Mutarelli, E. J. & Orfila, E. R. 1970. Ensayo de tratamientos experimentales en bosques de *Araucaria araucana* (Mol.) C. Koch en la zona del lago Moquehue, Neuquén, Argentina. *Revista Forestal Argentina*, 14 (4): 109-123
- Sanguinetti, J. 2008. Producción y predación de semillas, efectos de corto y largo plazo sobre el reclutamiento de plántulas. Caso de estudio: *Araucaria araucana*. Trabajo final para optar al grado de Doctor en Biología, Universidad Nacional del Comahue, 135 pp
- Schilling, G. & Donoso, C. 1976. Reproducción vegetativa natural de *Araucaria araucana* (Mol.) Koch. *Inv. Agric.* Vol. 2, N° 3: 121-122. Chile
- Tortorelli, L. A. 1942. La explotación racional de los bosques de araucaria de Neuquén. Su importancia económica. *Servir* Año VI-N° 63, 64, 66. Buenos Aires. Argentina. 74 pp
- Zamorano-Elgueta, C.; Cayuela, L.; González-Espinosa, M.; Lara, A. & Parra-Vázquez, M. R. 2012. Impacts of cattle on the South American temperate forests: Challenges for the conservation of the endangered monkey puzzle tree (*Araucaria araucana*) in Chile. *Biological Conservation* 152: 110-118

Capítulo 3

Regeneración sexual en bosques xéricos: esfuerzo reproductivo, banco transitorio de semillas y germinación en laboratorio

Introducción

El reclutamiento de plántulas provenientes de semillas es un proceso que influye en gran medida en el establecimiento de nuevos individuos. La mortalidad en los primeros estadios del ciclo de vida regula la abundancia, densidad y dispersión de individuos adultos.

La fecundidad es un factor clave que regula la estructura y dinámica de las poblaciones. Según Sanguinetti (2008), en *Araucaria araucana* la productividad de los semilleros aumenta con el diámetro de los árboles en forma lineal hasta los 60-70 cm de DAP, para luego estabilizarse o incluso decaer en individuos con más de 120 cm de DAP. Por otra parte, la forma del árbol (volumen de la copa) está correlacionada positivamente con el diámetro del individuo observándose mayor productividad en los individuos con copas totalmente cónicas frente a las de forma aparasolada (Sanguinetti, 2008). La edad de los árboles madre es un factor importante a considerar, los ejemplares alcanzan su máxima altura (46 m para ejemplares de Argentina y 50 m en Chile) a los 250 años y presentan una longevidad máxima de 1000 años en Argentina (Burns, 1991) a 1300 años (registrada en Chile). Una vez alcanzada la madurez sexual, la producción de conos aumenta con la edad al aumentar el número de pisos y de ramas en el árbol y, con el tiempo, comienza a declinar la producción de conos debido a la pérdida de ramas y de volumen de copa (Sanguinetti, 2008).

Otro factor importante para la regeneración es el tamaño de la semilla. Las semillas grandes, como es el caso de *A. araucana*, presentan ventajas para el establecimiento y la supervivencia en los primeros estadios (Moles & Westoby, 2004; Baraloto *et al.*, 2005)

mientras que ciertas desventajas pueden asociarse a menor distancia de dispersión y mayor riesgo de predación (Harper *et al.*, 1970).

Las semillas de esta especie son recalcitrantes, lo cual implica otras limitaciones para la regeneración (Farnsworth, 2000). En estas semillas el embrión mantiene la actividad metabólica durante toda la ontogenia y emerge de los tejidos seminales poco después de la dispersión, por lo que en condiciones naturales pueden germinar rápidamente y no persisten en el banco (Farnsworth, 2000; Fenner & Thompson, 2005). Se ha mencionado que la viabilidad de semillas de *A. araucana* se reduce al alcanzar contenidos de humedad inferiores al 40% y resultan inviables por debajo del 20% (Tompsett, 1984), aunque puede mantenerse por cuatro meses o más si se las estratifica en sustrato húmedo y fresco (Montaldo, 1974; Tompsett, 1984). Dadas las condiciones climáticas del área de distribución de la especie, inmediatamente después del período de dispersión comienza a acumularse nieve que persiste hasta la primavera siguiente, por lo que se espera que se produzca naturalmente una estratificación fría de las semillas. Esto permite pensar que las semillas de pehuén bajo estas condiciones verán extendida su viabilidad, subsistiendo el período invernal bajo la nieve y germinando durante la primavera-verano posterior a su dispersión.

La lluvia de semillas de *A. araucana*, dispersadas por gravedad (barocoría), puede alcanzar hasta 13 metros desde el árbol materno, aunque posteriormente pueden ser transportadas más lejos por aves y mamíferos (Shepherd & Ditzgen, 2005, 2013; Sanguinetti, 2008; Sanguinetti & Kitzberger, 2008). Las semillas son consumidas antes de su dispersión por aves como la “cachaña” o “cotorra austral”, *Enicognathus ferrugineus*, y luego de su dispersión por un ensamble de roedores nativos y por fauna introducida como el ganado doméstico, ratas del género *Rattus* spp. o el “jabalí” (*Sus scrofa*) (Shepherd & Ditzgen, 2005, 2013; Shepherd *et al.*, 2008; Sanguinetti, 2008; Sanguinetti & Kitzberger, 2010). Las especies nativas y exóticas tienen diferentes efectos relativos sobre la depredación post-dispersión de semillas, en cuanto a la cantidad de semillas que consumen, la variación temporal y espacial y sus respuestas a la heterogeneidad de la vegetación. *E. ferrugineus* consume el 3% de semillas producidas en años de alta producción, y hasta el 20% años de baja producción (Shepherd *et al.*, 2008). Además, las distintas especies de roedores presentan diversas estrategias de manipulación de las semillas, por lo que difieren en su potencial como agentes de dispersión: *Chelemys macronyx* y la exótica invasora *Rattus norvegicus* remueven alrededor del 20% de las semillas ofrecidas en un año intermasting, y las depositan en grupos de 10 o más semillas en madrigueras subterráneas

que resultan desfavorables para el establecimiento de plántulas, mientras que *Abrothrix longipilis* remueve hasta el 43% y las dispersa hasta 40 m de distancia, depositándolas en micrositios favorables para el establecimiento (Shepherd & Ditgen, 2013).

Sanguinetti *et al.* (2001) estimaron que el consumo diario promedio de piñones por animales domésticos podría representar el 10 al 30% de la producción de un semillero en años muy productivos y el 30 al 50% en años de baja productividad. En sitios con pastoreo, el índice de remoción diario de semillas alcanzó el 60% (Shepherd & Ditgen, 2005). El jabalí consume entre el 10 y 30% de las semillas disponibles (Sanguinetti & Kitzberger, 2010). En términos relativos el consumo humano de semillas es menos significativo respecto al efecto inhibitorio sobre la regeneración que genera la fauna introducida (Sanguinetti, 2008, Sanguinetti & Kitzberger, 2010), e inclusive algunas de las prácticas de manejo de las comunidades indígenas Mapuche conducirían a un aprovechamiento sustentable del bosque (Herrmann, 2005).

Con estos antecedentes de bosques húmedos, se postula que la regeneración sexual de *A. araucana* en el bosque xérico estaría modulada por la producción de semillas y por la depredación pre y post-dispersión, pero el éxito del establecimiento depende además del destino de las semillas que logran superar ciertas constricciones y germinar, por lo cual es importante el estudio de su viabilidad y capacidad germinativa.

Existe diversa información respecto a la capacidad germinativa de esta especie, tanto de ensayos a campo como en vivero. Los valores reportados son muy variables, desde 2% en siembra directa y 33% en vivero (Echeverría *et al.*, 2004) hasta entre 60 y 95% a campo al excluir depredadores vertebrados (Sanguinetti & Kitzberger, 2009). Alfonso (1941) reportó un rendimiento del 70% en siembra directa en vivero y Montaldo (1974) en un ensayo obtuvo 100% de germinación en un período de 15 días en vivero. Este mismo autor reporta valores del 3 al 24% (media 9,1%) bajo distintos tratamientos pre-germinativos. Rechene y Bava (2003) obtuvieron valores de germinación a campo superiores a 94% luego de dos periodos vegetativos. Todos estos datos corresponden a semillas de bosques húmedos, con precipitaciones superiores a 2000 mm anuales.

La influencia de la temperatura en la germinación ha sido ampliamente estudiada. Las semillas de cada especie germinan dentro de un rango de temperaturas, por encima o por debajo de las cuales no se produce la germinación, que se definen como temperaturas cardinales (Meyer *et al.*, 1966; Bannister, 1976). Generalmente, el rango de temperaturas en las cuales se produce la germinación de una especie coincide con los intervalos de temperatura que caracterizan a la época del año más favorable para el establecimiento,

aunque esto puede variar entre años y a lo largo del área de distribución (Bannister, 1976; Fenner & Thompson, 2005; Meyer *et al.*, 1966). En un ensayo prospectivo con semillas de *A. araucana* del bosque xérico se registró un aumento en los porcentajes de germinación con el incremento de la temperatura, aunque variable entre individuos de una misma población; sin embargo, se registraron valores menores de germinación que los informados para poblaciones del bosque húmedo (Duplancic, 2011).

Otro factor que influye en la germinación es la presencia de tegumentos seminales impermeables que impiden la entrada de agua al embrión, imponiendo una dormición física, o bien permiten la imbibición, pero implican resistencia mecánica a la expansión del embrión (Fenner & Thompson, 2005; Meyer *et al.*, 1966). La presencia de la testa semi-leñosa en las semillas de *A. araucana* genera resistencia mecánica al crecimiento del embrión, por lo que cualquier tratamiento que debilite los tegumentos seminales aumentaría el porcentaje de germinación.

Hipótesis de trabajo

Existe una significativa variación interanual en la producción de conos, sincronizada entre los tres sitios xéricos evaluados.

La presión de granivoría es de tal magnitud que son escasas o nulas las semillas que ingresan al banco (transitorio) de semillas. Existiría una compensación en años *masting*, donde al producirse la saciedad de los granívoros, el excedente de semillas puede generar un pulso de regeneración.

La viabilidad de las semillas limita el éxito reproductivo.

Objetivos

1. Evaluar el esfuerzo reproductivo en tres unidades de bosque xérico a distintas latitudes y a corta escala temporal, con especial atención en la variación interanual en la producción de semillas para detectar eventos de *masting*, y a la morfometría de semillas en estos ambientes.
2. Evaluar la cantidad y viabilidad de semillas que ingresan al banco transitorio de semillas.
3. Evaluar la germinación en condiciones controladas (laboratorio) y el efecto de factores como edad de la planta madre, temperatura y tratamientos pre-germinativos.

El presente capítulo se organiza en tres secciones donde se desarrolla la metodología y resultados para cada uno de estos objetivos. Luego se expone la discusión.

3.1.

Esfuerzo reproductivo

Metodología

Para estimar el esfuerzo reproductivo, se relevaron 20 individuos femeninos en cada unidad de bosque (Caviahue, Chenque Pehuén y Primeros Pinos). Para cada árbol se registró su altura, DAP, diámetro de copa, forma de copa y número de conos del año en curso (Apéndice I). Mediante el recuento de ejes de conos vacíos de color negro y conos verdes se estimó la producción para el año anterior y posterior, respectivamente, para obtener una estimación de la producción de semillas en tres temporadas consecutivas (J. Sanguinetti, com. pers.). El conteo de conos se realizó empleando prismáticos y por cuarteo de la copa. En uno de los sitios (Caviahue) el registro de conos por semillero se extendió durante 4 temporadas. Además, se emplearon principalmente los datos de Hadad (2013) para la edad de las plantas madre, que se completaron en caso de ser necesario mediante la técnica dendrocronológica de Stokes & Smiley (1968). Se colectaron semillas para comparar su peso.

Si bien el período de registro es corto, para cada sitio y para el modelo global a partir del valor de la media y de su error estándar (EE) se clasificó la productividad de los años en "alta" (valores superiores a la media del período más 1 EE), "intermedia" (valores incluidos dentro del intervalo de la media ± 1 EE) y "baja" (valores inferiores a la media del período menos 1 EE), de acuerdo a lo propuesto por Sanguinetti (2014).

Resultados

En Caviahue se tiene registro del número de conos desde el año 2011 hasta la estimación de la producción 2015 (Tabla 3.1), aunque no se mantiene constante el tamaño muestral. El año 2013 fue de extraordinaria producción de semillas (Figura 3.1). Ese año, para 32 plantas relevadas, se contaron en total 2236 conos y 312 conos vacíos. Es decir que la producción fue 7 veces superior a la del año anterior.

Tabla 3.1. Producción de conos por semillero para el sitio Caviahue y clasificación del año de acuerdo a la productividad. Medias con letras iguales no difieren estadísticamente (Kruskal Wallis $p < 0,0001$).

Año	Clasificación	n	Media	D.E.	
2011	intermedia	11	32,73	17,51	<i>b</i>
2012	baja	32	9,75	6,66	<i>a</i>
2013	alta	42	63,81	53,88	<i>b</i>
2014	baja	10	9,60	8,68	<i>a</i>
2015	baja	10	6,80	6,27	<i>a</i>



Figura 3.1. Aspecto de los semilleros en distintos años de producción: arriba a la izquierda año 2010 (baja producción), arriba a la derecha año 2012 (baja producción, gran cantidad de conos en formación), abajo año 2013 (*masting*).

En las otras dos unidades de bosque se cuenta con la estimación de la producción de conos 2013 a 2015 (Tabla 3.2 y 3.3). En Chenque Pehuén no se detectó el evento de

producción masiva de semillas (*masting*) de la magnitud del observado en 2013 en Caviahue; sin embargo teniendo en cuenta la media y el EE para el período analizado, tanto los años 2013 como 2014 pueden clasificarse como de alta producción de conos. Se observó una reducción a la mitad en la estimación de producción de conos por semillero para el año 2015.

Tabla 3.2. Producción de conos por semillero para el sitio Chenque-Pehuén y clasificación del año de acuerdo a la productividad. Medias con letras iguales no difieren estadísticamente (Kruskal Wallis $p=0,0925$).

Año	Clasificación	n	Media	D.E.	
2013	alta	20	10,40	9,30	<i>a</i>
2014	alta	20	11,20	13,52	<i>a</i>
2015	baja	20	5,20	7,90	<i>a</i>

En Primeros Pinos también se detectó el evento de producción masiva de semillas observado en 2013 en Caviahue; además, se observó una reducción a un tercio de producción de conos por semillero para el año posterior al *masting*, e igual valor para la estimación 2015, resultando ambos años de baja producción.

Tabla 3.3. Producción de conos por semillero para el sitio Primeros Pinos y clasificación del año de acuerdo a la productividad. Medias con letras iguales no difieren estadísticamente (Kruskal Wallis $p<0,0001$).

Año	Clasificación	n	Media	D.E.	
2013	alta	20	35,60	14,79	<i>b</i>
2014	baja	20	11,60	9,35	<i>a</i>
2015	baja	20	11,60	11,08	<i>a</i>

Para evaluar la contribución de distintos componentes al evento *masting* (sincronía, variabilidad entre individuos, variabilidad poblacional) se representó proporcionalmente la producción anual de semillas de cada individuo (Figura 3.2) en los tres sitios estudiados. Si bien sólo para el período 2013-2015 se cuenta con registros completos para los tres sitios, resulta de interés destacar la diferente intensidad del evento *masting* de 2013 en cada bosque. En Caviahue, el registro del número de conos por semillero abarca 5 años, y no en todos los casos considerando los mismos árboles, se observa que el *masting* de 2013 es de gran intensidad y además aumenta la variabilidad entre individuos: se observan pocos

individuos con valores extremos de producción (hasta 200 conos por árbol), mientras que en algunos la producción de semillas es similar a la de otros años. Para Chenque Pehuén la intensidad del evento *masting* es menor en cuanto al valor absoluto en la producción de semillas, pero también con menor variabilidad entre individuos en un mismo año. Además, los individuos no producen semillas todos los años, sino que alternan años productivos con años de reposo (sin embargo, debería ampliarse el período de monitoreo y el número de individuos relevados). En Primeros Pinos el evento *masting* es de intensidad moderada, aunque con alta sincronía entre individuos.

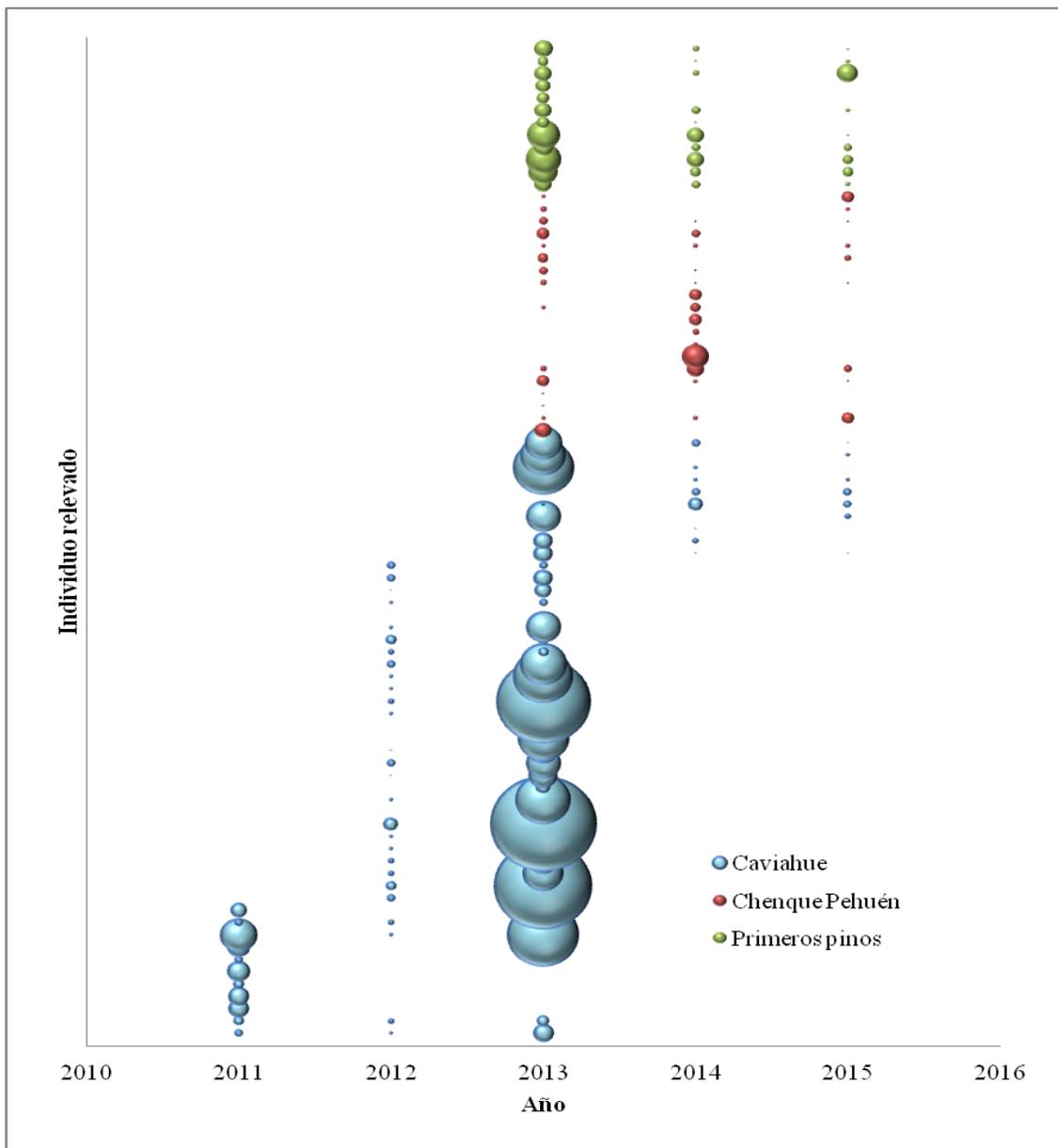


Figura 3.2. Producción relativa de conos por semillero (filas) y por año en los tres sitios estudiados. El tamaño de cada esfera es proporcional a la producción de conos de ese año para cada individuo.

Datos completos sólo para el período 2013-2015

Al analizar el patrón regional de producción de conos (Tabla 3.4) se observa que el año 2013 fue un año *masting*, donde la producción resultó 4 a 5 veces superior respecto a los dos años subsiguientes. Además, se observa en los valores de desvío estándar que en el año *masting* la variabilidad en la producción de conos por semillero es mayor.

Tabla 3.4. Producción anual de conos por semillero considerando tres unidades de bosque xérico.

***significativamente diferente (Kruskal Wallis $p < 0,0001$).

<u>Año</u>	<u>Clasificación</u>	<u>n</u>	<u>Media</u>	<u>D.E.</u>	<u>H</u>
2013***	alta	82	43,90	45,17	54,14
2014	baja	50	11,04	10,92	
2015	baja	50	8,08	9,37	

3.1.1. Morfometría de semillas

Para caracterizar con mayor detalle el esfuerzo reproductivo, y de manera prospectiva, se estudiaron las características morfométricas de semillas en bosques xéricos, ya que no se encontraron antecedentes bibliográficos referidos a estos ambientes, y pensando que las limitaciones ambientales pueden influir en la inversión energética de esta especie en la producción de semillas. Además, al detectarse un evento *masting* durante el desarrollo de la tesis, resultó de interés comparar el peso de las semillas entre años.

Metodología

En marzo de 2010 se colectaron semillas directamente desde los estróbilos de 12 pies femeninos en el sitio Caviahue. A cada semilla se le midió su longitud, peso, diámetro mayor y menor. Para el registro de estas variables se eliminó la bráctea leñosa. Para la cosecha se emplearon pértigas telescópicas, lazos y redes (Figura 3.3).

No se cuenta con registro de variables morfométricas para el año 2011, teniendo en cuenta que este fue un año de baja producción de semillas y no se logró colectar semillas de calidad para hacer su análisis comparable.



Figura 3.3. Colecta de conos utilizando pértiga telescópica.

Para los años 2012 y 2013 se exploró únicamente el peso (teniendo en cuenta que existe autocorrelación entre las variables morfométricas) de 106 y 242 semillas, respectivamente, provenientes de un pool de semillas de los sitios Caviahue, Chenque Pehuén y Primeros Pinos.

Para el año 2014 este estudio se realizó en 100 semillas de cada unidad de bosque mencionado separadamente. Además, en este caso se estimó el contenido de humedad promedio de las semillas.

Resultados

La evaluación de la morfometría de un gran número de semillas del sitio Caviahue permitió detectar que en esta unidad de bosque xérico las semillas son más pequeñas que lo reportado para poblaciones de bosques húmedos (Tabla 3.5).

Tabla 3.5. Valores medios (\pm desvío estándar) para variables morfométricas de semillas de *A. araucana* colectadas en el bosque xérico en este trabajo y en otros estudios en diferentes sitios.

*bosque húmedo

	Peso (g)	Longitud (mm)	Ancho (mm)	Humedad (%)
Datos propios	2,43 (0,80)	36,59 (4,37)	12,41 (1,63) 10,13 (1,64)	36,4
Tortorelli (1942)*	—	20 a 40	10 a 20	—
Montaldo (1974) *	3,49 (0,18)	44,5 (7)	14,6 (1,6)	26
Muñoz Ibáñez (1984) *	3,5	40 a 50	15	—
Tompsett (1984) *	3,25	53	13	38
Sanguinetti <i>et al.</i> (2001) *	3,9 (0,4)	—	—	—
Echeverría y Zamorano (2004) *	2,91 (año 2003) 4,11 (año 2004)	—	—	38 (año 2003) 41,2 (año 2004)

Por otra parte, al conocer el origen de cada semilla, se evaluó la variabilidad en la morfometría de las mismas entre individuos (n=12), que mostró diferencias significativas (ANAVA $p < 0,0001$) para las cuatro variables analizadas.

Al investigar la relación probable entre la edad de la planta madre y la morfometría de las semillas no se encontró relación entre ambos parámetros (Tabla 3.6).

Tabla 3.6. Coeficientes de correlación (Pearson) entre edad de la planta madre-morfometría de semillas de *A. araucana*.

	Diámetro	Espesor	Longitud	Peso	Edad
Diámetro	1,00	0,00	0,00	0,00	0,42
Espesor	0,37	1,00	$4,0 \times 10^{-5}$	0,00	0,04
Longitud	0,34	0,15	1,00	0,00	$4,2 \times 10^{-3}$
Peso	0,73	0,65	0,62	1,00	0,10
Edad	-0,03	-0,08	-0,10	-0,06	1,00

En cuanto a la variabilidad interanual del peso de las semillas de las tres unidades de bosque estudiadas, se detectaron diferencias significativas entre años (Tabla 3.7). Es de destacar que el año *masting* 2013 el peso de las semillas fue el más alto de todo el período analizado, con un incremento del 41,2% respecto al año anterior no *masting*.

Tabla 3.7. Peso de semillas de *A. araucana* de bosques xéricos en distintos años. Letras distintas indican diferencias significativas (Prueba de Kruskal Wallis $H = 156,16$; $p < 0,0001$).

Año	n	Peso (g)	D.E.
2010 <i>a</i>	1866	2,43	0,79
2012 <i>b</i>	106	2,23	0,52
2013 <i>c</i>	242	3,15	0,96
2014 <i>d</i>	300	2,69	0,61

3.2.

Banco transitorio de semillas

Las semillas de *A. araucana* son recalcitrantes, por lo que no forman banco de semillas permanente.

Metodología

Para la evaluación del banco transitorio de semillas se trabajó en Caviahue. Considerando que la dispersión de las semillas se produce entre los meses de febrero y junio, y que en años de alta producción puede extenderse hasta setiembre, además de la alta tasa de remoción de semillas del suelo por parte de roedores y otros granívoros, ganado y recolección de piñones por el hombre, el muestreo se realizó en el mes de abril, asumiendo un pico de liberación de semillas en esta fecha.

Se seleccionaron 10 pies femeninos separados al menos 30 metros entre sí (considerando el doble de la distancia máxima de dispersión según Sanguinetti, 2008) para evitar colectas de individuos cercanos, a partir de los cuales se trazaron cuatro transectas orientadas hacia los puntos cardinales, ajustando el largo de las mismas según el diámetro de la copa del árbol. Para esto se tuvieron en cuenta tres distancias de muestreo a lo largo de las transectas: 1) borde de la copa, 2) dos veces el radio de la copa y 3) tres veces el radio de copa (Tabla 3.8). Se tomaron muestras de suelo de 40x40x10 cm, y se tamizaron en laboratorio para el recuento de semillas.

Tabla 3.8. Diámetro de copa y distancias de muestreo respecto al fuste del semillero (m)

Individuo	Diám. de copa	Dist. 1	Dist. 2	Dist. 3
1	6,5	3,2	6,5	9,7
2	7	3,5	7	10,5
3	9,7	4,8	9,7	14,5
4	14	7	14	21
5	7	3,5	7	10,5
6	4	2	4	6
7	16	8	16	24
8	8	4	8	12
9	6	3	6	9
10	10	5	10	15

Se evaluó la viabilidad mediante colorimetría con tetrazolio (que permite detectar la actividad de la enzima deshidrogenasa en la respiración celular, ISTA, 2009). Mediante la eliminación de la testa seminal y disección de la sustancia de reserva (gametofito

femenino) se separaron los embriones que fueron sumergidos en una solución de 2,3,5 trifeniltetrazolio cloruro al 0,1%, a 25°C, durante 1 hora, protocolo que demostró ser el más eficiente para semillas de *A. angustifolia* (Oliveira *et al.*, 2009). El grado de tinción del embrión se clasificó en cuatro categorías: completamente teñido, parcialmente teñido, no teñido y embrión dañado o ausente (Figura 3.4).

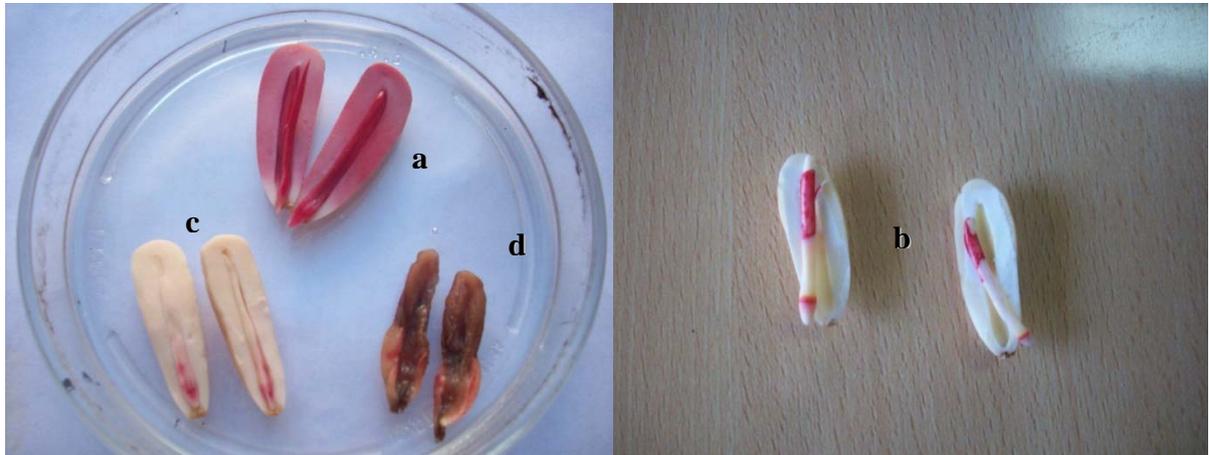


Figura 3.4. Distinto grado de tinción de embriones de *A. araucaria* en el test de tetrazolio.

a) completamente teñido, **b)** parcialmente teñido, **c)** no teñido y **d)** embrión dañado o ausente.

Resultados

En las 120 unidades de muestreo se encontraron 273 semillas, concentradas mayormente en el borde de la copa de los semilleros, distancia que varió entre 4 y 16 m de diámetro para los 10 individuos muestreados (Figura 3.5). A mayores distancias (dos y tres veces el radio de copa) se encontraron escasas semillas, excepto una unidad de muestreo que concentró 53 semillas, siendo todas ellas vanas, sin desarrollo de embrión ni sustancia de reserva, reunidas en tal cantidad probablemente por dispersión reciente de un cono completo (fragmento más claro de la barra en la Figura 3.5). Teniendo en cuenta el tamaño de las unidades de muestreo, y sin considerar el aporte excepcional de la mencionada unidad muestral en la distancia 3, la densidad de semillas bajo la copa de los semilleros (distancia 1) es de 26,4 semillas/m², y disminuye drásticamente a distancias mayores: 4,8 y 3,1 semillas/m² a distancias iguales a dos y tres veces el radio de copa del semillero, respectivamente (distancias 2 y 3).

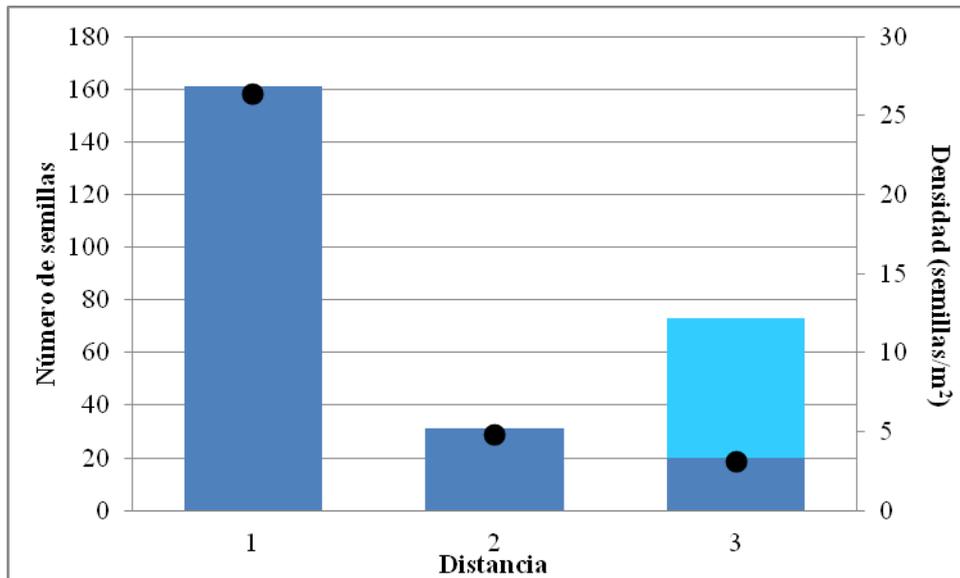


Figura 3.5. Abundancia (barras) y densidad (puntos) de semillas de *A. araucana* en el suelo (banco “transitorio” de semillas) en función de la distancia al semillero. 1: borde de la copa, 2: doble del radio de la copa y 3: triple del radio de copa. Ver distancias en Tabla 3.8. En 3, la fracción celeste corresponde a una unidad de muestreo que concentró 53 semillas, todas vanas (no se consideró para el cálculo de densidad).

Del pool de 273 semillas analizado, el 52,4% son vanas, sin desarrollo de embrión ni sustancia de reserva. De las restantes (130 semillas) el 73,8% resultó viable según el test de tetrazolio (Tabla 3.9).

Tabla 3.9. Test de tetrazolio para semillas de *A. araucana* colectadas desde el suelo en el bosque xérico luego de la dispersión. Las semillas completamente teñidas se consideran viables.

	Completamente teñidas	Parcialmente teñidas	No teñidas	Vanas
Nº de semillas	96	24	10	143

3.3.

Germinación en laboratorio

Se llevaron a cabo una serie de ensayos de laboratorio para probar el efecto de distintos factores sobre la germinación de *A. araucana* del bosque xérico.

3.3.1. Efecto de temperaturas alternantes y efecto materno

Para este ensayo se utilizaron semillas colectadas en mayo de 2010 en Caviahue, en el 40% de las plantas madres de una población de 63 individuos, 29 masculinos, 31 femeninos y 3 sin diferenciación.

Metodología

Las semillas se colectaron directamente desde los estróbilos de 12 plantas madres, 7 de ellas de edad conocida (determinada dendrocronológicamente, datos de M. Hadad). Se emplearon pértigas telescópicas, lazos y redes y se cubrió el suelo alrededor de cada planta con un plástico de 300 micrones. Las semillas fueron guardadas en bolsas de polietileno para evitar la deshidratación y se almacenaron en condiciones de laboratorio, abriendo las bolsas periódicamente para favorecer la respiración y controlar la presencia de hongos y coleópteros retirando la semilla afectada. Los ensayos se llevaron a cabo en agosto de 2010, sin previo tratamiento de frío.

Para la germinación se trabajó en cámaras de crecimiento, considerando dos tratamientos: 12 hs luz a 15°C -12 hs oscuridad a 5°C (tratamiento 15/5) semejando las condiciones ambientales extremas del período primaveral en el área de procedencia de las simientes, y 12 hs luz a 25°C -12 hs oscuridad a 15°C (tratamiento 25/15). Se realizaron tres réplicas de 25 semillas por cada planta madre y tratamiento. Las semillas se incubaron durante 40 días, registrando diariamente la cantidad de semillas germinadas (tomando como criterio la emergencia de la radícula en una longitud mayor a 2 mm), con extracción de la semilla germinada. Se calculó la capacidad germinativa (G: porcentaje de germinación) y el tiempo medio de germinación (MT: tiempo promedio en días para alcanzar la germinación máxima del lote de semillas), según Ranal & Garcia De Santana (2006).

Resultados

Para el tratamiento 25/15 se obtuvo un porcentaje de germinación promedio de 21,53% (DE=18,68) y un tiempo medio de germinación de 23,37 días (DE=3,71). Para el tratamiento 15/5 se obtuvo un menor porcentaje de germinación: 12,13% (DE=13,10), siendo el tiempo medio de germinación similar: 23,13 días (DE= 6,80).

Al analizar la capacidad germinativa por individuo (Figura 3.6), se observaron diferencias significativas ($p < 0,0001$) entre distintas plantas madre, con valores mínimos de 0% para ambos tratamientos a máximo de 68% (tratamiento 25/15) y 48% (tratamiento 15/5). Para dos individuos la germinación resultó nula. Al desglosar el análisis para cada tratamiento de temperatura, también se encontraron diferencias significativas para el tratamiento 15/5 ($p = 0,0015$) y para el 25/15 ($p < 0,0001$) para los porcentajes de germinación de semillas de distintas plantas madre (Figura 3.6). Los mayores valores de germinación correspondieron a plantas de 430 años (tratamiento 15/5: 30,67% y tratamiento 25/15: 45,33%) y 293 años (26,67% y 58,67%). Las semillas de la planta más vieja (588 años) no germinaron, mientras que la más joven (154 años) germinó un 6,67%.

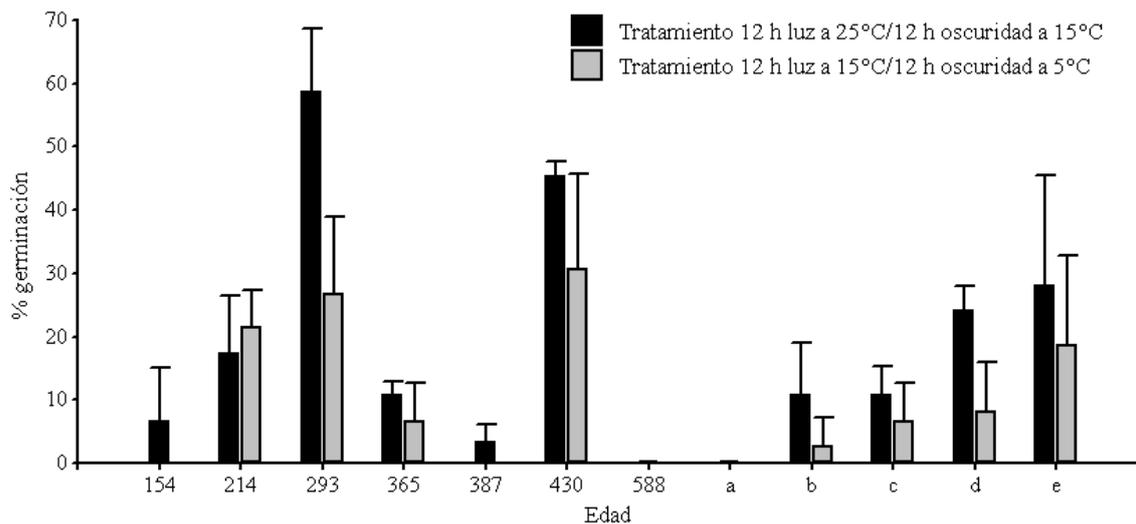


Figura 3.6. Porcentajes de germinación de semillas de *A. araucana* colectadas de 12 plantas madre.

Se muestra la edad de algunos de los individuos (Datos de edad: M. Hadad).

Por otra parte, se realizó una exploración prospectiva de la relación edad de las plantas madres – germinación, para aquellas plantas madres de edad conocida para lo cual se dispuso de los 7 individuos mencionados en la Figura 3.5 y de 10 pies femeninos más a los cuales se determinó su edad dendrocronológicamente ($n = 17$). Se observó que la

capacidad germinativa disminuye con la edad de la planta madre, desde un máximo de 50% de germinación promedio para una planta de 42 años a valores nulos para una planta de 588 años (Figura 3.7).

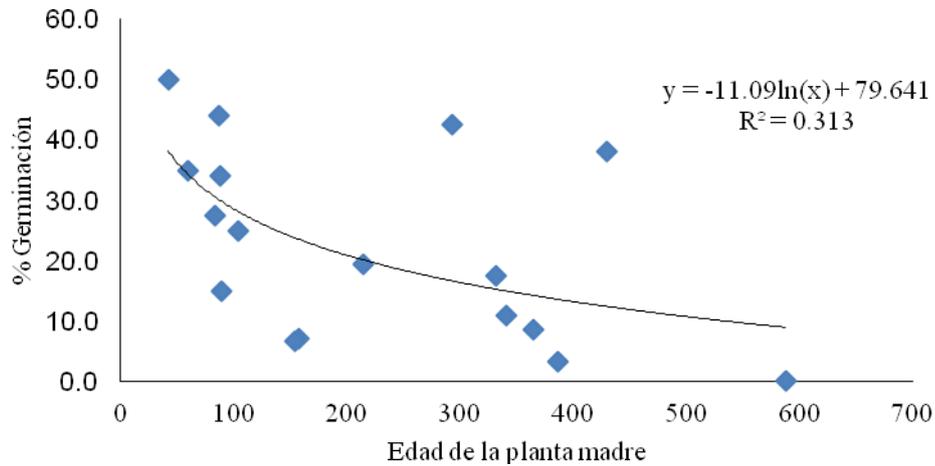


Figura 3.7. Relación edad de la planta madre-porcentaje de germinación. Se muestra la curva de ajuste logarítmico, la ecuación correspondiente y el valor de R^2 .

3.3.2. Efecto de la temperatura y tratamientos pre-germinativos

Se profundizó en la evaluación de la germinación en condiciones controladas. Se evaluó la germinación de semillas a distintas temperaturas para definir la temperatura óptima de germinación. Además, se evaluó el efecto de distintos tratamientos pre-germinativos.

Metodología

Se colectaron semillas de las localidades de Caviahue, Primeros Pinos y Chenque-Pehuén en el período estival 2011-2012. Las semillas fueron conservadas en frío, a 4°C, en bolsas plásticas perforadas para evitar la deshidratación hasta el momento de realizar los ensayos.

Para evaluar la respuesta a la temperatura se trabajó en cámaras de crecimiento a temperatura constante, considerando seis tratamientos: 10°C, 15°C, 20°C, 25°C, 30°C y 35°C. Se trabajó en cámaras sin control de fotoperiodo.

Para evaluar el efecto de tratamientos pre-germinativos, se aplicaron los siguientes tratamientos: imbibición en agua destilada durante 24 horas (I), escarificación mecánica total (EMT, eliminación completa de la cubierta seminal), escarificación mecánica parcial (EMP, raspado con lija de la cubierta seminal), escarificación química con ácido sulfúrico concentrado (98%) durante 15 minutos (EQ) y control (C) sin tratamiento pre-germinativo (Figura 3.8). Posteriormente todas se incubaron en sala de germinación a 23°C.

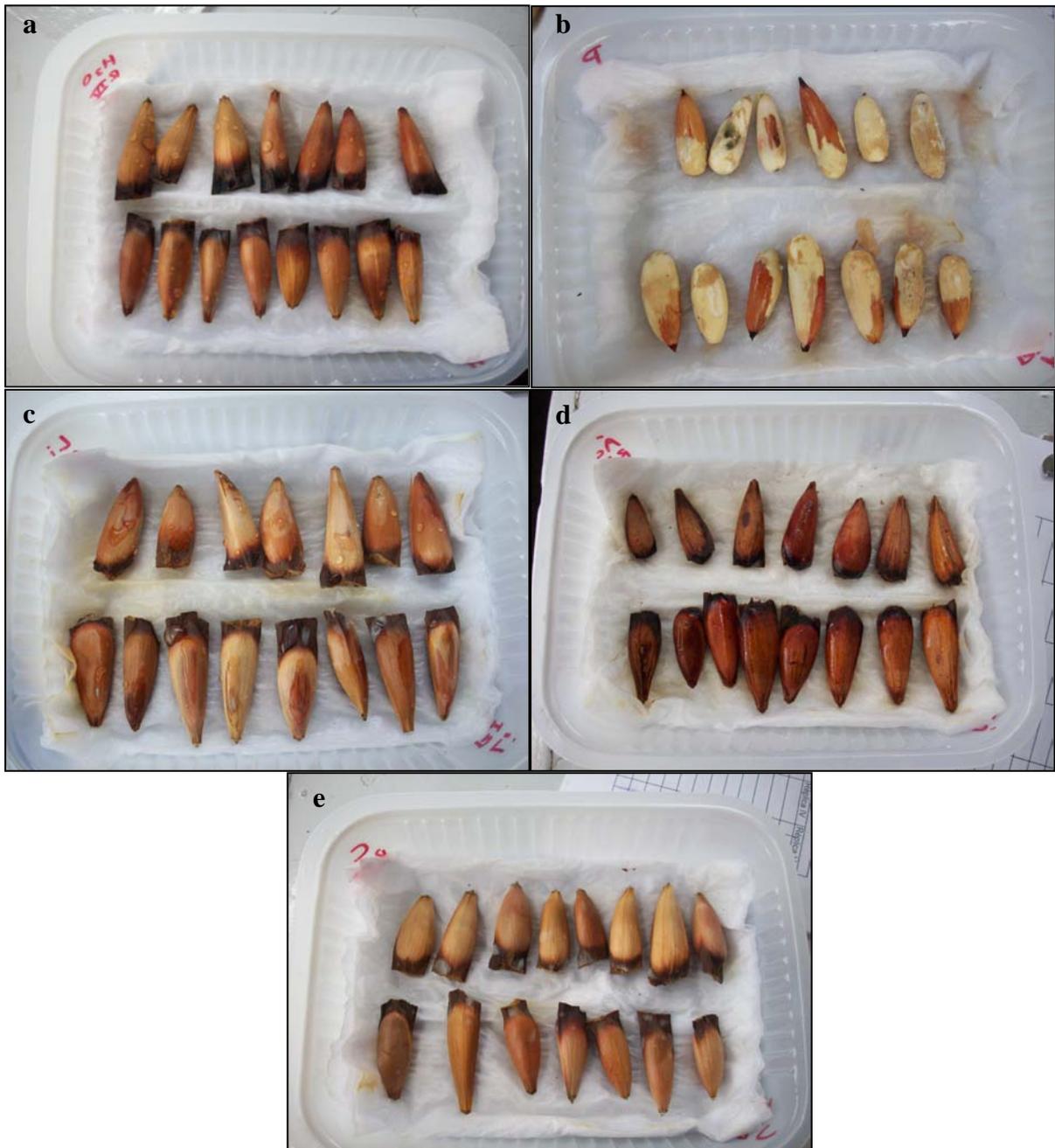


Figura 3.8. Tratamientos pre-germinativos: **a)** imbibición en agua destilada durante 24 horas; **b)** escarificación mecánica total: eliminación completa de la cubierta seminal; **c)** escarificación mecánica parcial: raspado con lija de la cubierta seminal; **d)** escarificación química con ácido sulfúrico concentrado (98%) durante 15 min, **e)** control sin tratamiento pre-germinativo.

Se emplearon bandejas plásticas de 10×15×3 cm y hojas de papel embebidas en agua destilada, cubiertas con film impermeable para evitar la deshidratación. Se mantuvo el papel humedecido y se controló cada dos días el número de semillas germinadas, tomando como criterio de germinación la emisión de la radícula con una longitud de 2 mm. El ensayo duró 30 días para respuesta a la temperatura y 40 días para tratamientos pregerminativos (cuando se observaron indicios evidentes de descomposición). Para el control de hongos se aplicó fungicida (Captan 1g/L y Carbendazim 1mL/L) y se cambió regularmente el papel. En todos los casos se realizaron 4 réplicas de 15 semillas por tratamiento.

Se calculó la capacidad germinativa (G: porcentaje de germinación) y el tiempo medio de germinación (MT: tiempo promedio en días para alcanzar la germinación máxima del lote de semillas), según Ranal & García De Santana (2006).

Se realizaron comparaciones de medias mediante test paramétricos (ANAVA) utilizando el software INFOSTAT versión 2011. Se comprobaron los supuestos de normalidad (test de Shapiro-Wilks modificado) y homogeneidad de las varianzas (prueba de Levene). Cuando no se cumplió con los supuestos la comparación entre medias se realizó mediante el test de Kruskal-Wallis.

Resultados

Respuesta a la temperatura

Las temperaturas cardinales para la germinación de semillas de pehuén abarcan desde 15°C a 30°C, siendo el óptimo (máximo porcentaje de germinación) a 25°C. A 10°C y 35°C no ocurre germinación (Tabla 3.10), por lo que estos tratamientos no fueron tenidos en cuenta para los análisis estadísticos. Considerando sólo el rango de las temperaturas cardinales, se observaron diferencias significativas entre el porcentaje de germinación a 15°C con respecto a 20°C y 25°C, que no difieren entre sí ni con el tratamiento a 30°C. El tiempo medio de germinación fue similar para todo el rango de temperaturas cardinales, entre 17 y 23 días (Tabla 3.10).

Tabla 3.10. Valores medios y desvío estándar (entre paréntesis) para el porcentaje de germinación (G) y el tiempo medio de germinación (MT) para ensayos de germinación de semillas de *A. araucana* a distintas temperaturas. Letras iguales no difieren significativamente (G: prueba de Kruskal Wallis H=8,31; p=0,0348 y MT: ANAVA F= 3,27; p= 0,0628).

Temperatura (°C)	G (%)	MT (días)
10	0	sd
15	10,00 (6,67) <i>a</i>	17,33 (3,01) <i>a</i>
20	26,67 (9,43) <i>b</i>	22,56 (1,67) <i>a</i>
25	28,33 (3,34) <i>b</i>	21,78 (2,57) <i>a</i>
30	21,67 (6,38) <i>ab</i>	22,06 (2,38) <i>a</i>
35	0	sd

En la Figura 3.9 se muestra la evolución del porcentaje acumulado de germinación en el tiempo, lo que permite evaluar el comportamiento germinativo de la cohorte de semillas a distintas temperaturas. Las semillas comienzan a germinar a partir del décimo día desde el comienzo del ensayo, independientemente de la temperatura. A 15°C la tasa de germinación es constante y muy baja durante todo el ensayo. Si bien en el rango entre 20°C y 30°C el porcentaje de germinación máximo alcanzado es similar, la pendiente de las curvas (es decir las tasas de germinación) son diferentes entre las distintas temperaturas evaluadas. A 20°C se observa un incremento de la tasa de germinación entre los 20 y 25 días, a 25°C una tasa elevada y constante durante todo el ensayo y a 30°C un incremento de la tasa entre los días 15 y 20, que luego disminuye.

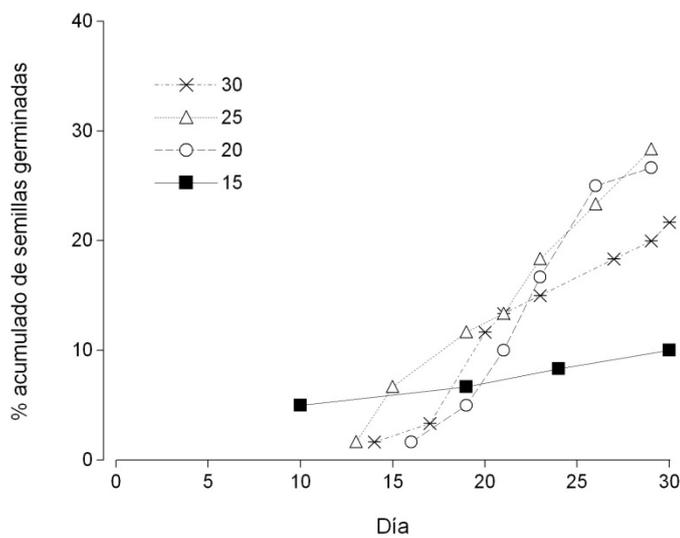


Figura 3.9. Germinación acumulada (%) de semillas de *A. araucana* a distintas temperaturas (°C) en función del tiempo (días).

Tratamientos pre-germinativos

Se encontraron diferencias significativas (ANAVA $F=5,92$; $p=0,0046$) entre el control y los tratamientos imbibición, escarificación mecánica parcial, escarificación mecánica total y escarificación química, que no presentaron diferencias entre sí (Tabla 3.11). La aplicación de cualquier tratamiento pre-germinativo duplicó el porcentaje de germinación respecto al control. El máximo porcentaje de germinación se alcanzó en el tratamiento escarificación mecánica total, con la desventaja que en estas semillas la descomposición por ataque de hongos fue muy rápida (20 días).

El tiempo medio de germinación varió según la aplicación de los distintos tratamientos (Tabla 3.11). En el control el tiempo promedio para alcanzar la germinación máxima fue de 28 días. El menor tiempo resultó con la completa eliminación de la cubierta seminal (EMT), y fue de casi 9 días. El empleo de ácido no produjo diferencias en el tiempo medio de germinación respecto al control, mientras que, tanto la imbibición como la escarificación mecánica parcial redujeron el tiempo medio de germinación entre 5 y 7 días respecto al control (Tabla 3.11).

Tabla 3.11. Valores medios y desvío estándar (entre paréntesis) para el porcentaje de germinación (G) y el tiempo medio de germinación (MT) de semillas de *A. araucana* sometidas a distintos tratamientos pre-germinativos (I: imbibición, EMP: escarificación mecánica parcial, EMT: escarificación mecánica total, EQ: escarificación química y C: control). Letras iguales no difieren significativamente (G: ANAVA $F=5,92$; $p=0,0046$ y MT: ANAVA $F= 18,34$; $p< 0,0001$).

Tratamiento	G (%)	MT (días)		
I	45,00 (8,39)	<i>b</i>	23,06 (4,84)	<i>c</i>
EMP	50,00 (11,55)	<i>b</i>	21,00 (4,37)	<i>c</i>
EMT	50,00 (12,77)	<i>b</i>	8,78 (1,68)	<i>d</i>
EQ	40,00 (7,70)	<i>b</i>	29,22 (3,51)	<i>e</i>
C	21,67 (6,38)	<i>a</i>	28,27 (3,93)	<i>e</i>

En cuanto a la evolución de las tasas de germinación para cada tratamiento pre-germinativo (Figura 3.10) se observa que en el control las semillas comienzan a germinar a partir del día 20. Para la EMT, la germinación comienza en los primeros cinco días con una tasa muy elevada al principio, durante 10 días aproximadamente, a partir de entonces cae y no se observan nuevas germinaciones debido a la descomposición total de las semillas. Las curvas para EMP e I son muy similares en cuanto a sus pendientes, con la diferencia que

las semillas comienzan a germinar antes en EMP; entre los días 30-35 ambas curvas se acercan a la asíntota. En el tratamiento EQ el porcentaje máximo alcanzado es similar a los otros tratamientos, la tasa de germinación inicial es muy baja los primeros días y luego aumenta entre los días 20-25, donde se estabiliza durante aproximadamente 10 días, para volver a incrementarse hacia el final del ensayo.

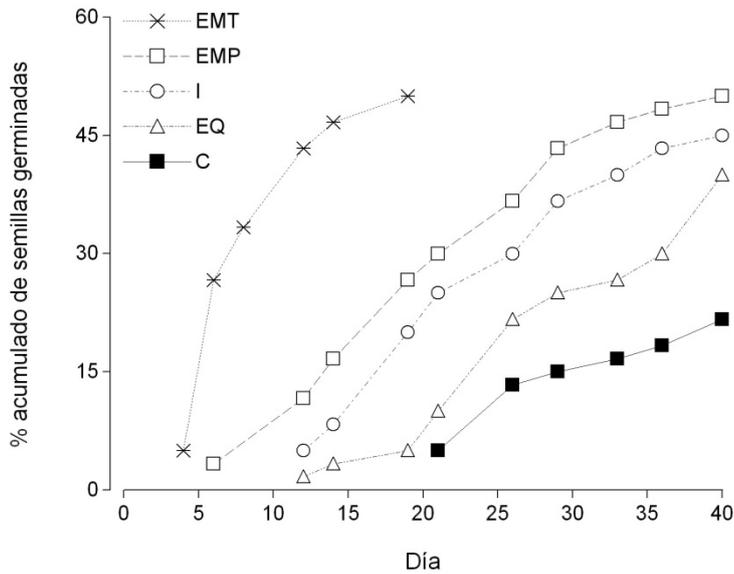


Figura 3.10. Germinación acumulada (%) en función del tiempo (días) para semillas de *A. araucana* sometidas a distintos tratamientos pre-germinativos (I: imbibición, EMP: escarificación mecánica parcial, EMT: escarificación mecánica total, EQ: escarificación química y C: control).

3.3.3 Ensayo de conservación refrigerada de semillas

Se ha reportado que las semillas de *A. araucana* son recalcitrantes, pero su viabilidad puede prolongarse con un adecuado almacenamiento (Montaldo, 1974; Tompsett, 1984). Sin embargo, no existe información sobre estas cualidades específicamente para semillas de ambientes xéricos.

Metodología

Las condiciones de almacenamiento consistieron en conservación en heladera a 4°C en bolsas plásticas perforadas durante un año. Las semillas son del mismo pool utilizado para los ensayos de la sección anterior. Transcurrido el tiempo de almacenamiento, se seleccionaron 100 semillas fisonómicamente sanas y 100 semillas con algún indicio de

daño (ablandamiento, ennegrecimiento). La viabilidad se evaluó mediante colorimetría con tetrazolio, según la técnica descrita en la sección 3.2.

Resultados

Luego de un año de almacenamiento, el 73% de las semillas fisonómicamente sanas resultó viable según el test de tetrazolio (embrión completamente teñido). El 18% se tiñó parcialmente, mientras que el 7% no se tiñó. Sólo el 2% de las semillas consideradas sanas poseía embrión dañado o ausente. Por otra parte, sólo el 13% de semillas con evidente daño resultó viable (Tabla 3.12).

Tabla 3.12. Test de tetrazolio para semillas de *A. araucana* sanas o con evidente daño. Datos en %.

Fisonomía	Completamente teñidas	Parcialmente teñidas	No teñidas	Embrión dañado/ausente
sanas	73	18	7	2
dañadas	13	20	26	41

Discusión

La reproducción mediante semillas asegura la permanencia, expansión y diversidad genética de las poblaciones vegetales y depende tanto de características propias de las semillas (viabilidad, vigor, entre otras) como del éxito de los estadios durante el crecimiento, hasta el establecimiento de los nuevos individuos.

Existe variación interanual en la producción de semillas de *A. araucana* a escala regional en los bosques xéricos, detectándose en el período estudiado (2010-2014) un evento *masting* en el año 2013, simultáneo en las tres unidades de bosque xérico estudiadas, aunque con diferente intensidad y sincronía entre individuos (Figura 3.1). Este patrón podría ajustarse a uno de los patrones ejemplificado por Koenig *et al.* (2003), donde en un período de registro de 15 años la variabilidad poblacional en la producción de semillas resultó moderada, dada una moderada variabilidad entre individuos y poca sincronía en la producción de frutos (Koenig *et al.*, 2003).

A nivel regional, la producción de conos fue 4 a 5 veces superior respecto a otros años, y además en el año *masting* aumentó la variabilidad en la producción de conos por individuo, proceso especialmente notorio en el sitio Caviahue. Considerando el rango de propuesto por Sanguinetti (2014) para clasificar a los años según la producción de conos en bosques húmedos, un valor de 10-11 conos por semillero como el registrado en Chenque Pehuén sería considerado de “baja”. Sin embargo, y atendiendo a la particularidad del bosque xérico, es posible que los valores de referencia deban ser definidos con precisión para bosques xéricos, ampliando el período de monitoreo.

En general, podemos concluir que el esfuerzo reproductivo fue similar al de otras poblaciones de *A. araucana*. En este trabajo, para el año 2013 el valor medio para la producción de conos en las tres unidades de bosque xérico estudiadas fue de 43,9 conos por semillero, valor que coincide con el promedio de 42,9 conos por semillero en años de alta productividad, en un período de 10 años de monitoreo en 7 poblaciones de bosque húmedo, reportado por Sanguinetti (2014); sin embargo, este mismo autor indica para el año 2013 una producción promedio de 65 conos por semillero, por lo que puede inferirse una menor intensidad del evento *masting* en bosques xéricos. Mientras que para años de baja producción de semillas los valores rondaron los 10 conos por semillero, tanto para este trabajo como lo reportado en la bibliografía (Sanguinetti & Kitzberger, 2008; Sanguinetti, 2014).

Es de destacar que en el año siguiente a un *masting*, en los bosques húmedos la producción de conos es muy baja, sólo 1 o 2 conos por semillero (Sanguinetti, 2014), mientras que no se observó esto en los sitios xéricos luego del 2013. Por otro lado, en los años de baja producción, los bosques húmedos producen 5 conos por árbol, incluso en los mismos años que los registrados en esta tesis (Sanguinetti, 2014) mientras que en sitios xéricos los valores fueron mayores a 10 conos por árbol.

Si bien a escala regional el evento *masting* en bosques xéricos se presenta atenuado en comparación a los sitios más húmedos, es significativo el aumento en el peso de las semillas, en valor porcentualmente similar al reportado por Echeverría & Zamorano (2004) en una población mélica de Chile. Además, aunque en el año *masting* se detectó este aumento en el peso de las semillas, las semillas de los ambientes xéricos son más pequeñas que las de sitios húmedos. Los mecanismos por los que se produce el *masting* son la acumulación de recursos durante varios años, o bien la desviación de recursos a la reproducción en vez de al crecimiento vegetativo, es por esto que puede darse la conjunción de eventos de alta producción de semillas e inversión en semillas grandes, lo que potencia las probabilidades de éxito reproductivo (Kelly, 1994). Probablemente las limitaciones ambientales en estos sitios xéricos (menor calidad del sitio, suelos con menos nutrientes y menor humedad en primavera-verano) presenten restricciones a la inversión energética que la especie realiza en producción de semillas (cantidad similar a la de sitios húmedos, pero de menor tamaño) y esto se vea revertido en el año de alta producción de semillas, donde se produce una doble inversión de recursos: abundante producción de semillas más grandes. Esto permitiría asegurar pulsos de regeneración donde la nueva cohorte cuente con reservas energéticas iniciales que permitan el establecimiento a pesar de las constricciones ambientales. Así, las plántulas originadas a partir de semillas más grandes se desempeñarán mejor en condiciones de deshidratación, deficiencia de nutrientes del suelo, defoliación y competencia con la vegetación establecida (Fenner & Thompson, 2005).

Las semillas de *A. araucana* se dispersan principalmente bajo la copa de los semilleros. En bosques xéricos se encontraron 26,4 semillas/m² bajo la copa de semilleros en un año de baja producción de semillas, siendo viables sólo un tercio de ellas. Es de destacar el alto porcentaje de semillas vanas en el suelo (53%), que puede estar indicando una limitación en la polinización en bosques xéricos, ya que en bosques húmedos es mínima la proporción de semillas vanas en el suelo, más allá de la preferencia que los granívoros puedan tener por semillas fértiles. El efecto de la granivoría inmediatamente

luego de la dispersión puede agotar hasta la totalidad de las semillas dispersadas, particularmente en años de baja producción (Shepherd & Ditzgen, 2005, 2013; Shepherd *et al.*, 2008; Sanguinetti, 2008; Sanguinetti & Kitzberger, 2010).

Se presentan los primeros datos sobre germinación *A. araucana* del bosque xérico. Estos resultados reafirman la baja capacidad germinativa de las semillas de esta especie en sitios xéricos, lo cual puede causar la escasa o nula regeneración natural por vía sexual de este bosque (Gallo *et al.*, 2004, 2005; Izquierdo, 2009). Es importante reconocer que los valores de germinación de semillas frescas o almacenadas en laboratorio no son necesariamente los mismos que para semillas que han residido en el banco de semillas (Abella *et al.*, 2013).

Además, se evaluó experimentalmente el efecto de la temperatura y tratamientos pre-germinativos sobre la germinación de semillas de pehuén de bosques xéricos, información de vital importancia en el desarrollo de planes de manejo que involucren revegetación.

El rango de temperaturas donde se produce germinación fue de 15°C a 30°C. Aunque no se detectaron diferencias significativas, la temperatura a la cual se alcanzó el máximo porcentaje de germinación fue 25°C (temperatura óptima). La temperatura media del mes más cálido (enero) del ambiente estudiado es de 19,8 °C (De Fina, 1992), mientras que el valor medio registrado a campo en verano en el bosque xérico (período 2012-2013, datos propios) fue de 23°C. En ambientes estacionales como los que corresponden a los bosques de pehuén, la temperatura es un buen indicador de la época del año en que se dan las condiciones ambientales apropiadas para la germinación (Fenner & Thompson, 2005).

Las semillas que permanecieron sin germinar en el ensayo a 35°C presentaron efectos deletéreos como ennegrecimiento y ablandamiento. Estos efectos también se observaron para otras especies con semillas con cubiertas duras como *Prosopis flexuosa* y *P. chilensis*, que al ser incubadas a 45°C producen la protrusión de la radícula de algunas semillas, pero luego no siguen creciendo, tomando un aspecto ennegrecido y acuoso (Cony & Trione, 1996). En un ensayo con semillas de *P. ferox* se detectó que la germinación no se produce a menos que las semillas se escarifiquen ya sea mediante tratamientos químicos o mecánicos (Ortega Baes *et al.*, 2002).

En este ensayo se observaron curvas asintóticas de germinación acumulada para los tratamientos de escarificación mecánica parcial e imbibición. En los otros tratamientos, incluso el control, se observaron tasas positivas hacia el final del ensayo, por lo que probablemente los porcentajes máximos alcanzados estuvieron limitados por la

descomposición de las semillas. Sería de interés procurar extender la duración de los ensayos incrementando las medidas de control de hongos, incluir reemplazo de semillas afectadas, etc. La escarificación química permite pensar en un efecto inhibitor del ácido sobre la germinación, que aparentemente se reduce a lo largo del ensayo por dilución con los sucesivos riegos. La eliminación completa de la cubierta seminal presentó la desventaja de la rápida descomposición de la sustancia de reserva. Los tratamientos de escarificación mecánica total y parcial alcanzaron las mejores tasas de germinación, por mejor imbibición y ruptura de la restricción mecánica que genera la testa semi-leñosa a la expansión del embrión. En condiciones naturales, y en particular en la zona de procedencia de las semillas, caracterizada por la presencia de afloramientos rocosos donde se instala el pehuén, la escarificación mecánica puede darse, en parte, por el golpe de las simientes contra el sustrato rocoso en la dispersión, o al ser arrastradas por el agua o nieve. Además, la acción de bacterias y hongos que en laboratorio produjo efectos indeseables, a campo podría favorecer la germinación al aumentar la permeabilidad de los tegumentos seminales al agua (Meyer *et al.*, 1966). El tratamiento de imbibición en agua destilada presentó buenos resultados en cuanto a tasas y porcentajes, indicando que la disponibilidad hídrica es crucial para la germinación, particularmente en cuanto a su estocacidad, ya que luego de la dispersión, al producirse la imbibición se desencadenan los mecanismos metabólicos y fisiológicos de la germinación.

En el caso de *A. araucana* el impedimento mecánico para la protrusión de la radícula parece ser el factor determinante del éxito de la germinación. La aplicación de tratamientos pre-germinativos duplicó el porcentaje de germinación respecto al control. Para incrementar la germinación se recomienda la imbibición en agua destilada por 24 h, ya que es un tratamiento sencillo, no costoso y tan efectivo como los otros ensayados, evitándose el daño químico por tratamiento con ácido y el tiempo que implica la escarificación mecánica.

Además, se realizó un ensayo de conservación refrigerada de semillas, donde se encontró que la viabilidad luego de un año de almacenamiento de semillas fisionómicamente sanas fue elevada (73%), incluso es un porcentaje mayor a los obtenidos en los ensayos de germinación, lo que puede deberse a la presencia de dormición física, que impide que semillas viables germinen, o bien que la estratificación sería beneficiosa para las semillas de esta especie. La posibilidad de almacenar semillas viables por periodos mayores a los reportados anteriormente (Montaldo, 1974; Tompsett, 1984) tiene importantes implicancias en la regeneración de las poblaciones naturales, conservación del

germoplasma y restauración de áreas degradadas (Farnsworth, 2000). El almacenamiento de semillas en bolsas plásticas (etil-vinil-acetato) a 0°C ha demostrado ser eficiente en semillas de *A. angustifolia* (Chaves *et al.*, 1999), manteniendo la viabilidad por más de nueve meses. Es posible conservar semillas viables de *A. araucana* por más de un año en bolsas plásticas perforadas, a 4 °C, siendo la fisiología un buen indicador de la viabilidad de las semillas.

En el bosque xérico la regeneración sexual es reducida (Gallo *et al.*, 2004, 2005; Izquierdo, 2009; Duplancic & Martínez Carretero, 2013), a pesar de que en condiciones controladas de laboratorio las semillas son capaces de germinar. Esto permite pensar que la presión de granivoría, sumada a las limitantes ambientales a nivel de micrositios de germinación son factores que regulan el establecimiento de plantas por semillas, por lo que en este tipo de bosque prospera principalmente la regeneración agámica. Esto puede tener implicancias respecto a variabilidad genética, reducción del área de distribución, estructura de edades y sexos, adaptaciones locales a condiciones ambientales, etc.; elementos a considerar para el manejo y conservación de los bosques xéricos, los cuales actualmente no se encuentran bajo sistemas de protección. En este tipo de bosque el proceso de *masting* se presenta atenuado en comparación con poblaciones de bosques húmedos, pero que resulta ser distintivo en estos ambientes, muestra sincronía a nivel regional (en las tres unidades de bosque xérico estudiadas en el período de tesis se detectó simultáneamente un año de alta producción de conos), pero distinta intensidad en cada unidad de bosque, posiblemente condicionado por factores locales. El *masting* podría ser particularmente importante, ya que el aumento en la cantidad de semillas disponibles permitiría compensar la baja capacidad germinativa que presentan las semillas de ambientes xéricos. Además, la combinación de eventos *masting* en coincidencia con años favorables, con buena disponibilidad hídrica y temperaturas elevadas podrían provocar pulsos de establecimiento.

Bibliografía

- Abella, S. R.; Chiquoine, L. P. & Vanier, C. H. 2013. Characterizing soil seed banks and relationships to plant communities. *Plant Ecol.* 214: 703-715
- Alfonso, J. L. 1941. El Pehuén, *Araucaria* o Pino del Neuquén en la Argentina. *Revista Ingeniería Agronómica* 14: 89-100
- Bannister, P. 1976. Introduction to physiological plant ecology. 273 pp. Blackwell Scientific Publications, Oxford
- Baraloto, C.; Forget, P. & Goldberg, D. E. 2005. Seed mass, seedling size and neotropical tree seedling establishment. *J. Ecol.* 93: 1156-1166
- Burns, B. R. 1991. The regeneration dynamics of *Araucaria araucana*, PhD. Thesis. University of Colorado (USA)
- Chaves, A.; Mugridge, A.; Fassola, H.; Alegranza, D. & Fernandez, R. 1999. Conservación refrigerada de semillas de *Araucaria angustifolia* (Bert.) O. Kuntze. *Bosque* 20(2): 117-124
- Cony, M. A. & Trione, S. O. 1996. Germination with respect to temperature of two Argentinian *Prosopis* species. *J. Arid Environm.* 33: 225-236
- De Fina, A. L. 1992. Aptitud Agroclimática de la Argentina. 402 pp y 23 mapas. Academia Nacional de Agronomía y Veterinaria, Buenos Aires
- Duplancic, M. A. 2011. Germinación de semillas de *Araucaria araucana* provenientes del bosque xérico nor-patagónico. *Multequina* 20: 113-115
- Duplancic, M. A. & Martínez Carretero, E. 2013. Vías de regeneración de *Araucaria araucana* en el bosque xérico de Caviahue, Neuquén. XXXIV Jornadas Argentinas de Botánica, La Plata, Buenos Aires, Argentina. *Bol. Soc. Argent. Bot.* 48 (Supl.): 62
- Echeverría, C.; Zamorano, C. & Cortés, M. 2004. Conservation and restoration of Monkey Puzzle (*Araucaria araucana*) forests in Chile. Global Trees Campaign. Final report. 17 pp
- Farnsworth, E. 2000. The ecology and physiology of viviparous and recalcitrant seeds. *Annual Rev. Ecol. Syst.* 31: 107-138
- Fenner, M. & Thompson, K. 2005. *The Ecology of Seeds*. Cambridge University Press, United Kingdom

- Gallo, L.A.; Izquierdo, F.; Sanguinetti, J.; Pinna, A.; Siffredi, G.; Ayesa, J.; Lopez, C.; Pelliza, A.; Strizler, N.; Gonzalez Peñalba, M.; Maresca, L. & Chauchard, L. 2004. *Araucaria araucana* forest genetic resources in Argentina. In: Challenges in managing forest genetic resources for livelihoods. Examples from Argentina and Brazil. Vinceti, B.; W. Amaral, & B. Meilleur (Eds.) 105-132. International Plant Genetic Resources Institute, Rome, Italy
URL: <http://www.biodiversityinternational.org/Publications>
- Gallo, L.; Marchelli, P.; Pastorino, M.; Izquierdo, F. & Azpilicueta, M. 2005. Especies forestales nativas patagónicas. Programa de Conservación y Utilización de los Recursos Genéticos. IDIA XXI 8: 151-157
- Hadad, M. A. 2013. Análisis florístico-dendrocronológico de los bosques xéricos de *Araucaria araucana* (Araucariaceae) en el contacto con la estepa patagónica en Neuquén, Argentina. Tesis de posgrado, Doctorado en Cs Biológicas. Universidad Nacional de Córdoba. Córdoba. Argentina. 155 pp
- Harper, J. L.; Lovell, P. H. & Moore, K. G. 1970. The shapes and sizes of seeds. Annual Rev. Ecol. Syst. 1: 327-356
- Herrmann, T. M. 2005. Knowledge, values, uses and management of the *Araucaria araucana* forest by the indigenous Mapuche Pewenche people: A basis for collaborative natural resource management in southern Chile. Natural Resources Forum 29: 120–134
- ISTA. 2009. International Rules for Seed Testing. International Seed Testing Association, Switzerland
- Izquierdo, F. C. 2009. Análisis de la diversidad y diferenciación genética del Pehuén (*Araucaria araucana*) Tesis de posgrado de Magíster en Ecología y manejo de sistemas boscosos. Escuela para Graduados Alberto Soriano. Universidad de Buenos Aires, Buenos Aires. Argentina. 68 p.p
- Kelly, D. 1994. The evolutionary ecology of mast seeding. TREE 9 (12): 465-470
- Koenig, W.D.; Kelly, D.; Sork, V. L.; Duncan, R.P.; Elkinton, J. S.; Peltonen, M. S. & Westfall, R. D. (2003) Dissecting components of population-level variation in seed production and the evolution of masting behavior. Oikos 102:581-591
- Meyer, B. S.; Andreson, D. B. & Böning, R. H. 1966. Introducción a la fisiología vegetal. 579 pp. Eudeba, Buenos Aires
- Moles, A. T. & Westoby, M. 2004. Seedling survival and seed size: a synthesis of the literature. J. Ecol. 92: 372-383

- Montaldo, P. R. 1974. La Bio-ecología de *Araucaria araucana* (Mol) Koch. Instituto Forestal Latino-Americano de Investigación y Capacitación. Boletín Técnico N° 46-48: 1-55. Mérida, Venezuela
- Muñoz Ibáñez, R. 1984. Análisis de productividad de semillas de *Araucaria araucana* (Mol.) C. Koch, en el área de Lonquimay- IX Región. Tesis de grado, Fac. Cs. Agrarias, Veterinarias y Forestales, Universidad de Chile. 98 pp
- Oliveira, L. M.; Köerich Souza, G.; Nicoletti, M. F.; Pereira Gomes, J. & Oliveira De Liz, T. 2009. Tetrazolium test in *Araucaria angustifolia* seeds. Actas XIII Congreso Forestal Mundial. Buenos Aires, Argentina
- Ortega Baes, P.; De Viana, M. & Sührling, S. 2002. Germination in *Prosopis ferox* seeds: effects of mechanical, chemical and biological scarificators. J. Arid Environm. 50:185-189
- Ranal, M. A. & Garcia De Santana, D. 2006. How and why to measure the germination process? Revista Brasil. Bot. 29: 1-11
- Rechene, C. & Bava, J. 2003. Estudios silvícolas y propuestas para su conservación y uso en Argentina. Parte II. En: Los bosques de *Araucaria araucana* en Chile y Argentina. Rechene, C.; Bava, J. & Mujica, R. 2003. Programa de Apoyo Ecológico (TÖB). Eschborn, pp 81-158
- Sanguinetti, J.; Maresca, L.; Lozano, L.; González Peñalba, M. & Chauchard, L. 2001. Producción bruta de piñones de *Araucaria* y estudio de la regeneración. Informe Programa Pehuén. Segundo Informe Noviembre 2001. INTA-APN. 51 pp
- Sanguinetti, J. 2008. Producción y predación de semillas, efectos de corto y largo plazo sobre el reclutamiento de plántulas. Caso de estudio: *Araucaria araucana*. Tesis de posgrado, Doctorado en Biología, Universidad Nacional del Comahue, 135pp
- Sanguinetti, J. & Kitzberger, T. 2008. Patterns and mechanisms of masting in the large-seeded southern hemisphere conifer *Araucaria araucana*. Austral Ecol. 33: 78-87
- Sanguinetti, J. & Kitzberger, T. 2009. Efectos de la producción de semillas y la heterogeneidad vegetal sobre la supervivencia de semillas y el patrón espacio-temporal de establecimiento de plántulas en *Araucaria araucana*. Revista Chilena Hist. Nat. 82: 319-335
- Sanguinetti, J. & Kitzberger, T. 2010. Factors controlling seed predation by rodents and non-native *Sus scrofa* in *Araucaria araucana* forests: potential effects on seedling establishment. Biological Invasions 12: 689-706

- Sanguinetti, J. 2014. Producción de semillas de *Araucaria araucana* (Molina) K. Koch durante 15 años en diferentes poblaciones del Parque Nacional Lanín (Neuquén – Argentina). *Ecología Austral* 24: 265-275
- Shepherd, J. D. & Ditgen, R. S. 2005. Human use and small mammal communities of *Araucaria* forests in Neuquén, Argentina. *Mastozool. Neotrop.* 12 (2): 217-226
- Shepherd, J. D. & Ditgen, R. S. 2013. Rodent handling of *Araucaria araucana* seeds. *Austral Ecol.* 38: 23-32
- Shepherd, J. D.; Ditgen, R. S. & Sanguinetti, J. 2008. *Araucaria araucana* and the Austral parakeet: pre-dispersal seed predation on a masting species. *Revista Chilena de Historia Natural* 81: 395-401
- Stokes, M. & Smiley T. 1968. An introduction to tree-ring dating. The University of Chicago Press, Chicago. 73 pp
- Tompsett, P. B. 1984. Desiccation studies in relation to the storage of *Araucaria* seed. *Ann. Appl. Biol.* 105: 581-586
- Tortorelli, L. A. 1942. La explotación racional de los bosques de araucaria de Neuquén. Su importancia económica. *Servir Año VI-Nº 63, 64, 66.* Buenos Aires. Argentina. 74 pp

Capítulo 4

Ensayos de germinación y supervivencia a campo

Introducción

El éxito de la regeneración en comunidades vegetales está determinado por un conjunto de factores como la fecundidad de los individuos, la depredación de semillas pre y post dispersión, la competencia por los recursos del medio físico (luz, humedad, nutrientes) y la provisión de refugios por parte de especies nodrizas. Además, la estructura de la vegetación afecta el microclima y la exposición a depredadores de semillas y plántulas. Es de destacar el efecto de factores tanto ambientales (intensidad y frecuencia de perturbaciones naturales) como históricos (historia de uso) en el éxito de la regeneración (Jovellar Lacambra *et al.*, 2013).

Los requerimientos ambientales varían entre los distintos estadios del ciclo de vida, particularmente los juveniles son más sensibles que los adultos de una misma especie (Jackson *et al.*, 2009). Harper *et al.* (1965) exponen que el tamaño de algunas poblaciones vegetales está determinado por la disponibilidad de “sitios seguros” donde puede ocurrir la germinación y el establecimiento.

Los resultados obtenidos por Sanguinetti *et al.* (2001) sobre la situación de la regeneración en los bosques de pehuén en el Parque Nacional Lanín (Neuquén, Argentina) indican que existen diferencias entre los niveles de regeneración observados entre bosques sin actividad ganadera histórica frente a bosques con actividad ganadera. Rechene & Bava (2003) encontraron una disminución de plantas de *A. araucana* de menos de 20 cm de altura en parcelas donde se aplicaron tratamientos silvícolas (de 5098 a 2058 pl/ha). Esto implica que en las parcelas intervenidas no hubo una adecuada germinación de pehuén.

Además, se ha observado que la regeneración en las zonas alteradas es casi totalmente agámica (vegetativa o asexual), mientras que en las zonas con mejor estado de conservación la regeneración es principalmente por semilla (Sanguinetti *et al.*, 2001; Rechene & Bava, 2003; Sanguinetti, 2008; Zamorano-Elgueta *et al.*, 2012). La producción de semillas sería el factor limitante para la regeneración de *A. araucana* en el bosque húmedo. Sanguinetti & Kitzberger (2009) postulan que el umbral mínimo de producción

de conos a nivel poblacional para compensar las pérdidas por depredación pre y post dispersión sería de 6 conos promedio por árbol. Superado este umbral, existe un rango en la productividad de conos donde la depredación de semillas regula la magnitud del establecimiento de plántulas (Sanguinetti & Kitzberger, 2009). Por lo tanto *A. araucana* podría establecerse por semilla en cualquier tipo de micrositio si la granivoría es excluida o minimizada. Por ejemplo, la regeneración en una parcela cercada desde hace 10 años para impedir el ingreso del ganado doméstico estuvo constituida en un 90% por individuos de hasta 15 cm de altura, que se establecieron con posterioridad al cercado. No se encontraron individuos con edades inferiores a los 80 años, debido a que la presencia constante de ganado impidió el establecimiento de la regeneración en ese lapso de tiempo (Rechene & Bava, 2003). Estos trabajos postulan que el reclutamiento de plántulas de *A. araucana*, en el bosque húmedo, estaría más limitado por la producción y depredación de semillas que por factores abióticos reguladores del establecimiento.

Los bosques xéricos presentan además otras limitaciones a la regeneración, tanto a nivel de factores ambientales (geomorfología, calidad y profundidad del suelo, estocabilidad de la disponibilidad hídrica, distribución y abundancia de sitios seguros para el establecimiento) como de factores bióticos (granivoría, pisoteo), relacionados con la ecología de esta especie en sitios xéricos que han sido abordados en capítulos anteriores (menor densidad de individuos por unidad de superficie, distribución agregada en parches asociados a afloramientos rocosos, menor producción de semillas, semillas más pequeñas, corta distancia de dispersión).

El destino de una semilla y la plántula que origine dependerá del micrositio donde se disperse, y por la tipología de los bosques xéricos de pehuén el microambiente bajo la copa de semilleros resulta heterogéneo (como se expondrá en el Capítulo 5). Por lo tanto resulta de interés evaluar experimentalmente a campo el éxito germinativo de semillas en distintos micrositos mediante ensayos de germinación, y dado el lento crecimiento de los renovales, evaluar experimentalmente utilizando plantines de vivero la supervivencia de los mismos en los diferentes micrositos evaluados.

Hipótesis de trabajo

Existen micrositos más favorables que otros para la germinación, el establecimiento y supervivencia de renovales. Superado el umbral en la producción de conos para compensar las pérdidas por granivoría, la germinación a campo y la

supervivencia de las plántulas están reguladas por características del micrositio donde se dispersan las semillas.

La herbivoría produce un efecto deletéreo sobre la supervivencia de renovales.

La supervivencia de renovales originados por semilla es escasa o nula.

Objetivos

Evaluar experimentalmente la viabilidad y germinación a campo con exclusión de granívoros y en distintos micrositios.

Evaluar experimentalmente el efecto de la exclusión de herbívoros mayores sobre la supervivencia de renovales de *A. araucana* en distintos micrositios.

Monitorear durante dos años la supervivencia de renovales naturales de origen sexual de *A. araucana*.

Metodología

Los ensayos se realizaron en el sitio Caviahue. Para evaluar la viabilidad y germinación de semillas a campo excluyendo a los granívoros, en abril de 2013 se colocaron 20 semillas frescas, obtenidas en el mismo sitio de estudio (bosque xérico), dentro de bolsas de tela metálica (tipo mosquitera) para evitar la predación (Figura 4.1). En muestreos anteriores no se tuvo éxito utilizando tela metálica romboidal de malla de 1x1 cm, ni bolsas de red plástica de malla inferior a 0,3 cm.



Figura 4.1. Bolsas de tela metálica para el ensayo de supervivencia de semillas. Detalle de su confección e instalación a campo.

Se colocaron 2 bolsas por micrositio, en 9 micrositios (tanto rocosos como esteparios, el detalle de los micrositios se aborda en el Capítulo 5), resultando un total 360 semillas. Se georreferenció cada bolsa para su evaluación luego de un año. Se contabilizó el número de semillas germinadas sobre el total (40 semillas por micrositio) y se evaluó la viabilidad de las semillas no germinadas mediante colorimetría con tetrazolio, según la técnica descrita en la sección 3.2.

Para evaluar experimentalmente la supervivencia de renovales a campo se utilizaron plantines de vivero. Dada la dificultad de producir plantines procedentes del área de estudio en el plazo de este trabajo, se utilizaron plantines de 2 a 4 años de edad, entre 14-15 cm de altura, considerando este tamaño adecuado para el trasplante. Los mismos fueron provistos en envases forestales plásticos por el vivero municipal de Villa Pehuenia, sin certificar procedencia. Se realizó riego de plantación.

En el sitio Caviahue se seleccionaron 6 ambientes representativos de distintos tipos de micrositios (Figura 4.2 y 4.3) donde se instalaron 10 clausuras de 1 m³ cada una para excluir predadores, confeccionadas con un marco de hierro y tela romboidal (malla 1x1 cm). En cada ambiente se colocaron una o dos clausuras conteniendo 6 plantines: 3 dentro y 3 fuera de cada una (total: 60 plantines). Debido a que frecuentemente se observó plantines de pehuén aparentemente secos rebrotando desde la base, se evaluó la supervivencia al segundo año de monitoreo considerando: plantas vivas, ya sea con meristema apical o rebrote basal, secas o ausentes.



Figura 4.2. Ensayo de supervivencia de plantines de pehuén en matorral de *A. boronioides*. Izquierda: clausura instalada. Derecha: plantines secos en pie, luego de remover la clausura.



Figura 4.3 Ensayo de supervivencia de plantines de pehuén en matorral de *C. culeou*. Izquierda: clausura instalada. Derecha: plantín vivo con meristema apical fuera de la clausura.

Además, para aportar información preliminar y exploratoria sobre la supervivencia de renovales de semilla establecidos naturalmente a campo, en un pie femenino se delimitó una parcela de 10 m² donde se encontraron 12 plantines de origen sexual (confirmado mediante excavación). Se registró la altura de cada uno (entre 3 y 11 cm; media 7,08; DE=2,12 cm), y se los identificó y marcó para controlar su supervivencia y crecimiento durante dos años. Todos estos plantines se ubican en el contacto afloramiento rocoso-estepa. Si bien el número de individuos es reducido, este experimento resulta de interés para entender la regeneración en condiciones naturales y comparar la supervivencia de estos plantines con la de los de vivero.

Resultados

En cuanto a la germinación a campo, el mayor porcentaje se observó en el matorral de *Adesmia boronioides* (40%). Se obtuvieron porcentajes de germinación superiores al 20% en el matorral de *Mulinum spinosum* y el peladal. La germinación fue baja en los otros micrositios esteparios, mientras que en los rocosos la germinación fue nula excepto en la fisura entre rocas (Tabla 4.1). El test de tetrazolio indicó que, transcurrido un año desde el inicio del ensayo, las semillas que no germinaron no serían viables.

Tabla 4.1. Porcentaje de germinación a campo de semillas de *A. araucana* en distintos micrositios.

Micrositio	% germinación
Suelo sobre afloramiento bajo <i>A. araucana</i>	0
Suelo desnudo sobre afloramiento	0
Fisura entre rocas	7,5
Matorral de <i>F. gracillima</i>	2,5
Matorral de <i>C. culeou</i>	7,5
Matorral de <i>A. boronioides</i>	40
Matorral de <i>M. spinosum</i>	22,5
Matorral de <i>B. patagonica</i>	5
peladal	25

En el ensayo de exclusión para evaluar la supervivencia de renovales, de los 60 plantines de vivero plantados sólo el 25% se encontró vivo: 8 con meristema apical (3 adentro y 5 fuera de las exclusiones) y 7 con rebrote basal (2 adentro y 5 fuera de las exclusiones). Luego de dos años de monitoreo la mitad de la plantas (31) se secaron aunque permanecieron en pie. Esta mortandad fue más evidente dentro de las clausuras (23 plantas). Las 14 plantas restantes estaban ausentes, o bien cortadas al ras, aparentemente por pisoteo (Tabla 4.2).

No se observó un efecto positivo de la clausura sobre la supervivencia de plantines, de las 15 plantas vivas 5 se encontraban protegidas en las clausuras y 10 sin protección.

El micrositio donde se produjo la mayor supervivencia de plantines fue el matorral de *C. culeou*, donde 7 de los 12 plantines sobrevivió al segundo año. En cambio sobre el afloramiento rocoso 11 plantines estaban secos o ausentes, y sólo 1 sobrevivió presentando rebrote basal.

Tabla 4.2. Supervivencia al segundo año de monitoreo de plantines de *A. araucana* provenientes de vivero plantados en distintos micrositios, dentro y fuera de clausuras metálicas protectoras.

Micrositio	Réplica	n° individuos con protección / sin protección			
		vivo c/ meristema apical	vivo c/ rebrote basal	seco	ausente
Suelo sobre afloram. bajo <i>A. araucana</i>	1	0 / 0	0 / 1	3 / 2	0 / 0
	2	0 / 0	0 / 0	3 / 0	0 / 3
Matorral de <i>F. gracillima</i>	1	0 / 0	0 / 0	3 / 3	0 / 0
	2	1 / 0	0 / 2	2 / 0	0 / 1
Matorral de <i>C. culeou</i>	1	1 / 2	1 / 0	0 / 0	1 / 1
	2	0 / 2	1 / 0	2 / 1	0 / 0
Matorral de <i>A. boronioides</i>		0 / 0	0 / 0	3 / 0	0 / 3
Matorral de <i>M. spinosum</i>	1	1 / 0	0 / 1	2 / 1	0 / 1
	2	0 / 0	0 / 0	2 / 1	1 / 2
peladal		0 / 1	0 / 1	3 / 0	0 / 1

Con respecto a la supervivencia de plantines a campo en condiciones naturales, se observó una gran mortalidad de renovales al segundo año de monitoreo. El 25% se encontró vivo con meristema apical y mínimo crecimiento en altura (menor a 0,5 cm). El 33% no sobrevive al segundo año. En el 42% restante se observó daño en el meristema apical y consecuente reducción en altura, aunque en estos casos es posible el posterior rebrote basal (Tabla 4.3).

Tabla 4.3. Monitoreo de la supervivencia y altura de 12 renovales naturales de *A. araucana*.

Renoval	Altura (cm)			Observaciones
	2012	2013	2014	
1	4,5	8	7	brote apical seco
2	11	11	9	brote apical seco
3	7	7,5	8	viva con meristema apical
4	7,5	10	10	viva con meristema apical
5	8	10	5	brote apical cortado
6	9	9	4	brote apical cortado
7	3	4,5	---	ausente
8	7	---	---	ausente
9	5	8	8,5	viva con meristema apical
10	7	---	---	ausente
11	8	9,5	5	brote apical seco
12	8	8	---	ausente

Se observó en esta parcela y en otros casos que la acumulación de mantillo es importante, especialmente en los bordes de los morros donde la pendiente es elevada (30-40°). Esto produce el enterramiento de los renovales, por lo que en algunos casos la medida de altura es igual que el año anterior. Se estima que el enterramiento con mantillo beneficiaría a los plantines al mantener la raíz cubierta, a partir de lo observado en vivero que al crecer la raíz protruye la planta hacia arriba descalzándola.

Estos datos contribuyen a la interpretación de los resultados del ensayo de supervivencia de plantines de vivero, indicando una supervivencia similar en el ensayo con respecto a lo observado en condiciones naturales.

Discusión

Las semillas germinan a campo con valores muy variables entre micrositios, y en algunos casos superan los porcentajes obtenidos en laboratorio (Capítulo 3). La presencia de la testa semi-leñosa dificulta la expansión del embrión, y esto puede verse exacerbado en ambientes xéricos por la limitación de la disponibilidad hídrica. El micrositio más favorable para la germinación a campo resultó el matorral de *A. boronioides*, que se ubica en el contacto entre los bosques xéricos de *A. araucana* y la estepa patagónica, formando grupos compactos en la parte inferior de las laderas de los afloramientos rocosos (Hadad, 2013), que puede ofrecer condiciones óptimas para la germinación del pehuén.

Los resultados de este trabajo reafirman que la mortandad de la regeneración sexual reciente es elevada: más del 75% de fracasa al segundo año desde su instalación, en el caso del experimento de plantación, y el mismo porcentaje se observó para una parcela monitoreada de individuos de regeneración natural. Si bien el diseño experimental presentó limitaciones en cuanto al tamaño muestral, imposibilidad de producir plantines *in situ* en los plazos de la tesis, logística para la instalación de clausuras, entre otras, el tamaño de muestra empleado era el posible; además, resulta de interés contar con datos de supervivencia a campo, que si bien prospectivos, aportan al conocimiento de la ecología de bosques xéricos de pehuén.

La supervivencia de los plantines de vivero no parece estar afectada por la depredación (herbivoría) sino por las condiciones de micrositio. Por ejemplo en micrositios muy expuestos como el peladal, los matorrales de vegetación baja o los afloramientos rocosos, donde el pisoteo por el ganado es intenso o las condiciones ambientales

(humedad, temperatura, insolación, entre otras) no son favorables, la supervivencia es muy baja. En micrositios muy expuestos el pisoteo sería el principal causante de mortalidad.

Se observó gran proporción de muerte por deshidratación. Es importante destacar la capacidad de rebrote vegetativo, que fue de importancia en este corto período de análisis. Considerando la longevidad de la especie, esta estrategia resultaría clave para la permanencia y expansión de poblaciones naturales en ambientes xéricos.

La supervivencia fue diferente entre micrositios. El matorral de *C. culeou* fue donde sobrevivió el mayor número de ejemplares. Este micrositio había resultado desfavorable para el establecimiento en estudios en bosques húmedos de pehuén (Sanguinetti & Kitzberger, 2009, 2010), relacionado a la intensa presión de depredación de roedores en este matorral, que en sitios húmedos tiene una fisionomía más densa y frondosa. En cambio en sitios xéricos, el matorral ralo de *C. culeou* actuaría como nodriza para los renovales de *A. araucaria*, posiblemente por una mayor retención de la humedad del suelo y menor estrés lumínico que compensarían los efectos deshidratantes de la insolación, que a su vez resultan en una mayor mortalidad de plantines en suelo desnudo o matorrales de otras especies.

Los resultados de este trabajo concuerdan con lo reportado para otras coníferas, y para el pehuén en otros ambientes. Para un ensayo de siembra directa y trasplante de plantines de dos años de vivero de *Pinus sylvestris* en Mongolia, Dulamsuren *et al.* (2013) encontraron que la regeneración en el ecotono bosque – estepa está inhibida por la pérdida de semillas por granivoría (50 a más del 90%) y daño por deshidratación (más del 50% de los plantines trasplantados) e infección por hongos en los plantines, pero no detectaron daños por herbivoría ni limitación por competencia con otras plantas en la instalación. Además, encontraron que las semillas que no son consumidas alcanzan hasta un 80% de emergencia en el ecotono bosque – estepa, particularmente cuando se adiciona riego, por lo que en años húmedos podrían producirse pulsos de establecimiento. Si bien estos autores no evaluaron la distancia de dispersión, reportan una evidente restricción de la distancia de instalación de la regeneración, limitada a la vecindad inmediata de rodales de *P. sylvestris*.

Estas limitaciones ambientales a la regeneración han sido reportadas para *A. araucana* por Echeverría *et al.* (2004) donde luego de 6 meses desde la plantación de ejemplares de dos años de vivero, la mortalidad alcanzó 16-18%, y el proceso de mortalidad resultó más rápido en una parcela abierta y plana, que en otra con pendiente pronunciada y protección de la canopia de árboles adultos.

Rechene & Bava (2003), en la evaluación de un ensayo de revegetación con pehuén en una zona de contacto bosque – estepa, con una densidad de plantación de 625 plantas/ha, encontraron que, luego de ocho años, la supervivencia fue del 58% y la altura de los plantines fue de 13 ($\pm 4,5$) cm (mín. 4; máx. 39 cm), aunque en este ensayo no se reporta la altura media inicial al momento de la plantación. Para los individuos sobrevivientes, observaron un 71% de casos con rebrotes de cuello (reiteraciones totales desde la base) y un 76% de plantas vivas con daños en el follaje, que los autores atribuyen a las condiciones ambientales del sitio en que se encuentra la plantación (insolación directa y vientos fuertes) que resultan desfavorables y se manifiestan en el éxito, la sanidad y el lento crecimiento de la plantación. Estos mismos autores probaron el establecimiento a campo mediante siembra directa y supervivencia de plantines de 2 y 4 años de vivero, en distintos sitios y condiciones de plantación. Los renovales originados a partir de las semillas sembradas alcanzaron valores de hasta el 70% de éxito al segundo año desde la siembra, con valores variables entre los sitios ensayados, pero sin efecto significativo de las condiciones de plantación (protección o presencia de cerco). La presencia de la clausura tampoco produjo un efecto positivo sobre la supervivencia de plantines (Rechene & Bava, 2003), mismo resultado al que arribamos en el presente trabajo. Estos autores consideran que valores de pérdidas superiores al 80% no serían aceptables para un plan de restauración, por lo que en el caso de los bosques xéricos, la alternativa es seleccionar micrositos de plantación que maximicen las posibilidades de instalación, como el matorral de *C. culeou*.

Como se discutirá en el próximo capítulo, las diferencias microambientales a escala de micrositos de regeneración pueden modelar el éxito de la instalación. Esto ha sido demostrado también para otras coníferas: Dulamsuren *et al.* (2013) evaluaron el éxito la regeneración de *P. sylvestris* en el ecotono bosque – estepa en función de algunos parámetros ambientales y detectaron diferencias microclimáticas entre estos ambientes en cuanto a la temperatura y humedad del suelo: el suelo es hasta 2,6°C más fresco y 5,2% más húmedo en el borde del bosque respecto a la estepa colindante. El éxito de la regeneración, en cuanto a emergencia de plántulas y supervivencia de plantines fue significativamente mayor en el bosque, ya que las condiciones microambientales generan limitaciones para la colonización de la estepa.

Bibliografía

- Dulamsuren, C.; Hauck, M. & Leuschner, C. 2013. Seedling emergence and establishment of *Pinus sylvestris* in the Mongolian forest-steppe ecotone. *Plant Ecol.* 214: 139-152
- Dybzinski, R. & Tilman, D. 2012. Seed and microsite limitation in a late-successional old field: the effects of water, adults, litter, and small mammals on seeds and seedlings. *Plant Ecol.* 213: 1003-1013
- Echeverría, C.; Zamorano, C. & Cortés, M. 2004. Conservation and restoration of Monkey Puzzle (*Araucaria araucana*) forests in Chile. Global Trees Campaign. Final report. 17 pp
- Hadad, M. A. 2013. Análisis florístico-dendrocronológico de los bosques xéricos de *Araucaria araucana* (Araucariaceae) en el contacto con la estepa patagónica en Neuquén, Argentina. Trabajo final para optar al grado de Doctor en Cs Biológicas. Universidad Nacional de Córdoba, 155 pp
- Harper, J. L.; Williams, J. T. & Sagar, G. R. 1965. The behavior of seeds in soil. I. The heterogeneity of soil surfaces and its role in determining the establishment of plants from seed. *J. Ecology* 53 (2): 273-286
- Jackson, S. T.; Betancourt, J. L.; Booth R. K. & Gray, S. T. 2009. Ecology and the ratchet of events: climate variability, niche dimensions, and species distributions. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 106 (2): 19685-19692
- Jovellar Lacambra, L. C.; Fernández de Uña, L.; Mezquita Santos, M.; Bolaños López de Lerma, F. & Escudero San Emeterio, V. 2013. Structural characterization and analysis of the regeneration of woodlands dominated by *Juniperus oxycedrus* L. in west-central Spain *Plant Ecol.* 214: 61-73
- Rechene, C. & Bava, J. 2003. Estudios silvícolas y propuestas para su conservación y uso en Argentina. Parte II. En: Los bosques de *Araucaria araucana* en Chile y Argentina. Rechene, C.; Bava, J. & Mujica, R. 2003. Programa de Apoyo Ecológico (TÖB). Eschborn, pp 81-158
- Sanguinetti, J.; Maresca, L.; Lozano, L.; González Peñalba, M. & Chauchard, L. 2001. Informe Programa Pehuén. Producción bruta de piñones de *Araucaria* y estudio de la regeneración. Segundo Informe Noviembre 2001. INTA-APN. 51pp
- Sanguinetti, J. 2008. Producción y predación de semillas, efectos de corto y largo plazo sobre el reclutamiento de plántulas. Caso de estudio: *Araucaria araucana*. Trabajo

final para optar al grado de Doctor en Biología, Universidad Nacional del Comahue, 135 pp

- Sanguinetti, J. & Kitzberger, T. 2009. Efectos de la producción de semillas y la heterogeneidad vegetal sobre la supervivencia de semillas y el patrón espacio-temporal de establecimiento de plántulas en *Araucaria araucana*. *Revista Chilena de Historia Natural* 82: 319-335
- Sanguinetti, J. & Kitzberger, T. 2010. Factors controlling seed predation by rodents and non-native *Sus scrofa* in *Araucaria araucana* forests: potential effects on seedling establishment. *Biological Invasions* 12: 689–706
- Zamorano-Elgueta, C.; Cayuela, L.; González-Espinosa, M.; Lara, A. & Parra-Vázquez, M. R. 2012. Impacts of cattle on the South American temperate forests: Challenges for the conservation of the endangered monkey puzzle tree (*Araucaria araucana*) in Chile. *Biological Conservation* 152: 110-118

Capítulo 5

Micrositios de regeneración en bosques xéricos de *A. araucana*

Introducción

Como se expuso en el capítulo introductorio, se ha propuesto que la limitación en el reclutamiento de nuevos individuos en bosques puede ser por escasez de semillas (poca producción, baja viabilidad, granivoría, ataque de hongos, etc.) o limitación a nivel de micrositios de regeneración (Hulme, 1996; Clark *et al.*, 1998, 1999, 2007; Turnbull *et al.*, 2000; Nathan & Muller-Landau, 2000).

A la escala de tamaño de las semillas la superficie del suelo es altamente heterogénea lo que provee micrositios con distintas condiciones para la germinación. Dado que las semillas tienen requerimientos específicos para germinar se espera que el éxito del establecimiento de plántulas de una especie esté determinado por el tipo de micrositio donde cada semilla se dispersa (Harper *et al.*, 1965).

En *A. araucana*, debido al peso de sus semillas, la regeneración se encuentra condicionada a un radio de dispersión máxima de 13 m, aunque probablemente aves y mamíferos representan un vector de dispersión a mayores distancias (Rechene & Bava, 2003; Shepherd & Ditgen, 2005, 2013; Sanguinetti, 2008; Sanguinetti & Kitzberger 2008). Además, se ha demostrado que la regeneración está limitada a micrositios favorables para la germinación, siguiendo el modelo Janzen - Connell de establecimiento de plántulas alrededor del árbol madre (Sanguinetti & Kitzberger, 2009).

La heterogeneidad microambiental es determinante en el éxito del establecimiento, principalmente debido a la modificación de las relaciones hídricas de las semillas y plántulas (Harper *et al.*, 1965). En comunidades boscosas, las características de la vegetación del sotobosque modulan el éxito de la regeneración. El balance entre las interacciones negativas (competencia) y positivas (facilitación) es el resultado de complejas combinaciones de múltiples factores de estrés (hídrico, térmico, luz, nutrientes). La importancia de estos dos procesos en la estructuración de las comunidades vegetales varía de acuerdo a gradientes de estrés abiótico, y entre diferentes etapas del ciclo de vida y densidades de las especies que interactúan (Callaway & Walker, 1997). En bosques

húmedos de pehuén la presencia de densas poblaciones del bambú *Chusquea culeou* obstaculizan la germinación y desarrollo de las plantas de *A. araucana* (Tortorelli, 1942; Rechene & Bava, 2003), y además la depredación de semillas en estos matorrales es mayor que en otros micrositios (Sanguinetti & Kitzberger, 2009, 2010). Sin embargo, en bosques xéricos se observó que la supervivencia de plantines de pehuén en los matorrales de *C. culeou* (de fisionomía rala en comparación con los matorrales de bambú de bosques húmedos) fue mayor que en otros micrositios (Capítulo 4).

Para otras coníferas se ha demostrado que la exposición a plena luz solar limita el establecimiento, ya que puede exacerbar el estrés hídrico y térmico (Gray & Spies, 1997; Germino *et al.*, 2002).

Hipótesis de trabajo

Aunque a escala regional las condiciones climáticas, génesis de suelos y procesos geomorfológicos y erosivos en los bosques xéricos de *A. araucana* son similares, a escala de micrositios de regeneración existen diferencias en las condiciones ambientales que regulan el éxito de la instalación de los renovales.

La disponibilidad de micrositios favorables bajo la copa de árboles semilleros modula la distribución espacial de la regeneración.

Objetivos

1. Caracterizar las condiciones ambientales de toda la variedad de micrositios presentes bajo la copa de árboles semilleros en el bosque xérico.
2. Determinar la abundancia de cada tipo de micrositio bajo la copa de árboles semilleros.
3. Determinar la relación entre la distribución espacial de la instalación de renovales de *A. araucana* y la disponibilidad de micrositios.

El presente capítulo se organiza en tres secciones donde se desarrolla la metodología y resultados para cada uno de estos objetivos. Luego se expone la discusión.

5.1.

Caracterización microambiental de micrositios de regeneración

Metodología

Se realizó un muestreo prospectivo para determinar los micrositios presentes en el área de estudio, en el sitio Caviahue. Se consideraron inicialmente dos ambientes: morros rocosos (afloramientos basálticos con roca expuesta y desarrollo de vegetación, donde se instala *A. araucana*) y estepa (sedimento cuaternario, suelo arenoso). Dentro de estos ambientes se clasificaron los micrositios en función de los elementos dominantes (roca, cobertura vegetal). Se consideró un tercer ambiente denominado peladal, que consiste en suelo desnudo sin cobertura vegetal en parches de estepa.

Se realizó una caracterización ambiental de los micrositios, considerando las variables: radiación fotosintéticamente activa (PAR), temperatura del aire a ras del suelo (entre 0 y 5 cm) y temperatura del suelo entre 0 y 5 cm de profundidad. Estas variables fueron registradas como datos puntuales simultáneamente en todos los micrositios (no más de 15 minutos de diferencia entre lecturas) en tres horarios: mañana, mediodía y tarde en un día típico de verano y de otoño, en dos años (los valores fueron promediados).

Se analizó el contenido de humedad, el pH, la conductividad eléctrica, la textura del suelo y contenido de nutrientes (N y P). Para análisis de suelo se tomaron dos muestras de 1 kg cada una por cada micrositio.

En laboratorio se homogeneizaron las dos muestras, y se calculó el contenido de humedad en una fracción de muestra de 0,8 dm³. Se pesó inmediatamente luego de su colecta, se llevó a estufa a 60°C durante 72 hs (hasta obtener peso constante) y se obtuvo su peso seco. Por diferencia se obtuvo el contenido porcentual de humedad.

Se separó otra fracción de aproximadamente 500 g que se dejó secar al aire por 72 h para luego preparar los extractos de saturación (al menos 50 ml por cada muestra).

Sobre estos extractos se midió pH (pHímetro digital marca HACH modelo sensINON+pH3) y conductividad eléctrica (conductivímetro marca WTW modelo LF91).

Se determinó el contenido de cationes Ca y Mg mediante complexometría con EDTA, el contenido de N por método Kjeldahl, de K por fotometría de llama, de P por extracción carbónica y la textura por volumen de sedimentación.

Resultados

Se determinaron 11 micrositios presentes en el área de estudio (Tabla 5.1).

Tabla 5.1 Denominación de los micrositios para los distintos ambientes del bosque xérico de *A. araucana*.

Ambiente	Micrositio	Descripción	Sigla
Afloramiento rocoso	roca bajo araucaria	Sustrato rocoso bajo la copa de <i>A. araucana</i>	RBA
	roca desnuda	Sustrato rocoso fuera de la copa de <i>A. araucana</i>	RD
	fisura entre rocas	Grieta entre bloques de roca sobre afloramiento, con o sin sombreado según horario	grieta
	suelo sobre afloramiento bajo araucaria	Desarrollo incipiente de suelo sobre el sustrato rocoso, de poca profundidad, bajo la copa de <i>A. araucana</i>	suelo aflor BA
	suelo desnudo sobre afloramiento	Desarrollo incipiente de suelo sobre el sustrato rocoso, de poca profundidad, fuera de la copa de <i>A. araucana</i>	suelo aflor D
Estepa	<i>Festuca gracillima</i>	Matorral de <i>F. gracillima</i> , sobre sedimento arenoso	Fg
	<i>Chusquea culeou</i>	Matorral de <i>C. culeou</i> , sobre sedimento arenoso	Cc
	<i>Adesmia boronioides</i>	Matorral de <i>A. boronioides</i> , sobre sedimento arenoso en margen de bosque	Ab
	<i>Mulinum spinosum</i>	Matorral de <i>M. spinosum</i> , sobre sedimento arenoso	Ms
	<i>Baccharis patagonica</i>	Matorral de <i>B. patagonica</i> , sobre sedimento arenoso	Bp
Peladal		suelo desnudo sin cobertura vegetal en parches de estepa	p

Para la caracterización ambiental se graficaron las diferencias de valores absolutos registrados respecto al peladal, que se tomó como referencia por considerarse un ambiente extremo en cuanto a las limitaciones ambientales para la instalación de la regeneración.

En verano, en cuanto a la radiación fotosintéticamente activa, en el peladal se registraron valores superiores a $2000 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ al mediodía; lo mismo ocurrió en los micrositio roca desnuda (RD) y suelo desnudo sobre afloramiento. En todos los otros casos, micrositios rocosos o esteparios, se registraron valores bajos de PAR, siendo el mediodía el momento más contrastante respecto al peladal. La sombra de las copas de

pehuén reduce los valores de insolación, como puede observarse en los micrositios roca bajo copa (RBA) y suelo sobre afloramiento bajo copa. Micrositios como el matorral de *C. culeou* o grieta llegaron incluso a presentar valores cercanos a cero en el momento de mayor insolación (Figura 5.1). Es de destacar que, en verano, en los micrositios roca desnuda, suelo desnudo sobre afloramiento y matorral de *B. patagonica* en la mañana se registraron valores levemente mayores de PAR que en el peladal, lo que permite pensar en la importancia del tipo de sustrato en los distintos micrositios en cuanto a la reflexión de la luz solar. En otoño resalta el matorral de *C. culeou* por presentar valores muy similares a los del peladal en los tres horarios analizados.

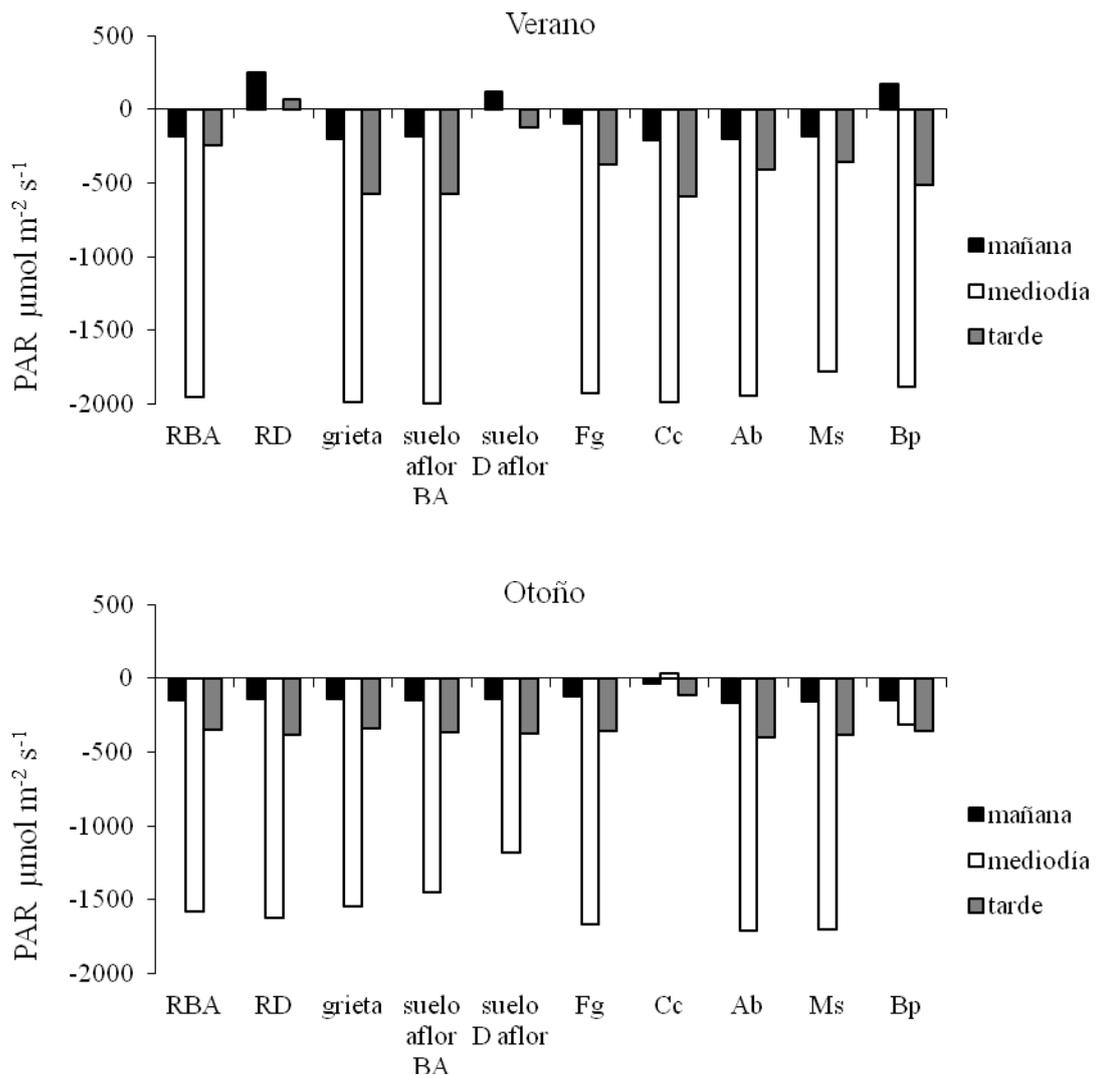


Figura 5.1. Radiación fotosintéticamente activa (PAR) en verano (arriba) y otoño (abajo) en tres horarios: mañana, mediodía y tarde en distintos micrositios del bosque xérico de *A. araucana*. Se muestran las diferencias respecto al peladal (siglas: ver tabla 5.1).

Para la temperatura del aire en verano se observó (Figura 5.2) que el matorral de *C. culeou* presentó en todos los horarios valores menores que el peladal. El patrón que se observa en los otros micrositios es que la temperatura del aire es mayor que el peladal en la mañana, menor al mediodía y muy similar en la tarde, excepto en el suelo sobre afloramiento, que las temperaturas son mayores al mediodía y a la tarde (datos faltantes para el horario de mañana). Las temperaturas más contrastantes respecto al peladal se registraron al mediodía, por ejemplo el matorral de *C. culeou* resultó casi 11°C más fresco. También la temperatura del aire fue menor en este horario en los otros matorrales esteparios y en algunos rocosos, como grieta y roca bajo la copa de pehuén. En otoño el comportamiento de la temperatura del aire en los distintos micrositios es similar al verano, aunque el rango de diferencias es menor (hasta 6°C). En otoño, el suelo sobre afloramiento bajo pehuén resultó más fresco que el peladal en todos los horarios (Figura 5.2).

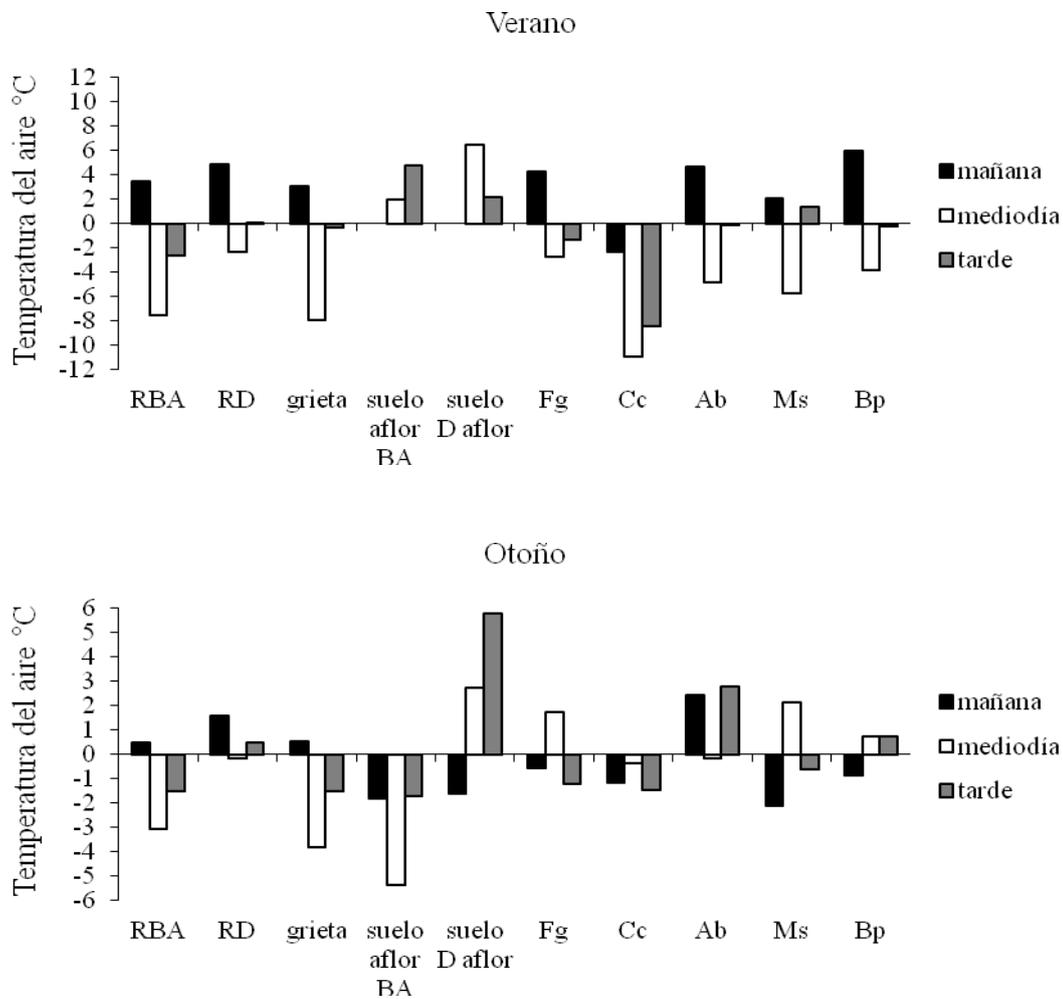


Figura 5.2. Temperatura del aire en verano (arriba) y otoño (abajo) en tres horarios: mañana, mediodía y tarde en distintos micrositios del bosque xérico de *A. araucana*. Se muestran las diferencias respecto al peladal (siglas: ver tabla 5.1).

Se observaron diferencias contrastantes en la temperatura del suelo en verano entre los distintos micrositios (Figura 5.3). En la mañana la temperatura del suelo en todos los micrositios resultó uniforme, detectándose alrededor de 2°C de diferencia respecto al peladal. Al mediodía el suelo en todos los micrositios de matorrales esteparios resultó entre 10 y 12°C más fresco que el peladal, mientras que en los afloramientos rocosos, bajo la copa de pehuén la temperatura del suelo es similar a la del peladal, y sin la cobertura de la copa es 6°C superior. En la tarde el suelo en todos los micrositios (salvo en el matorral de *A. boronioides*) se encuentra más fresco que el peladal, en el caso del matorral de *C. culeou* la diferencia de temperatura es casi tan acentuada como al mediodía. En otoño ocurre un patrón similar, excepto que la temperatura del suelo sobre afloramiento sin cobertura de pehuén es menor al mediodía y mayor en la tarde respecto al peladal.

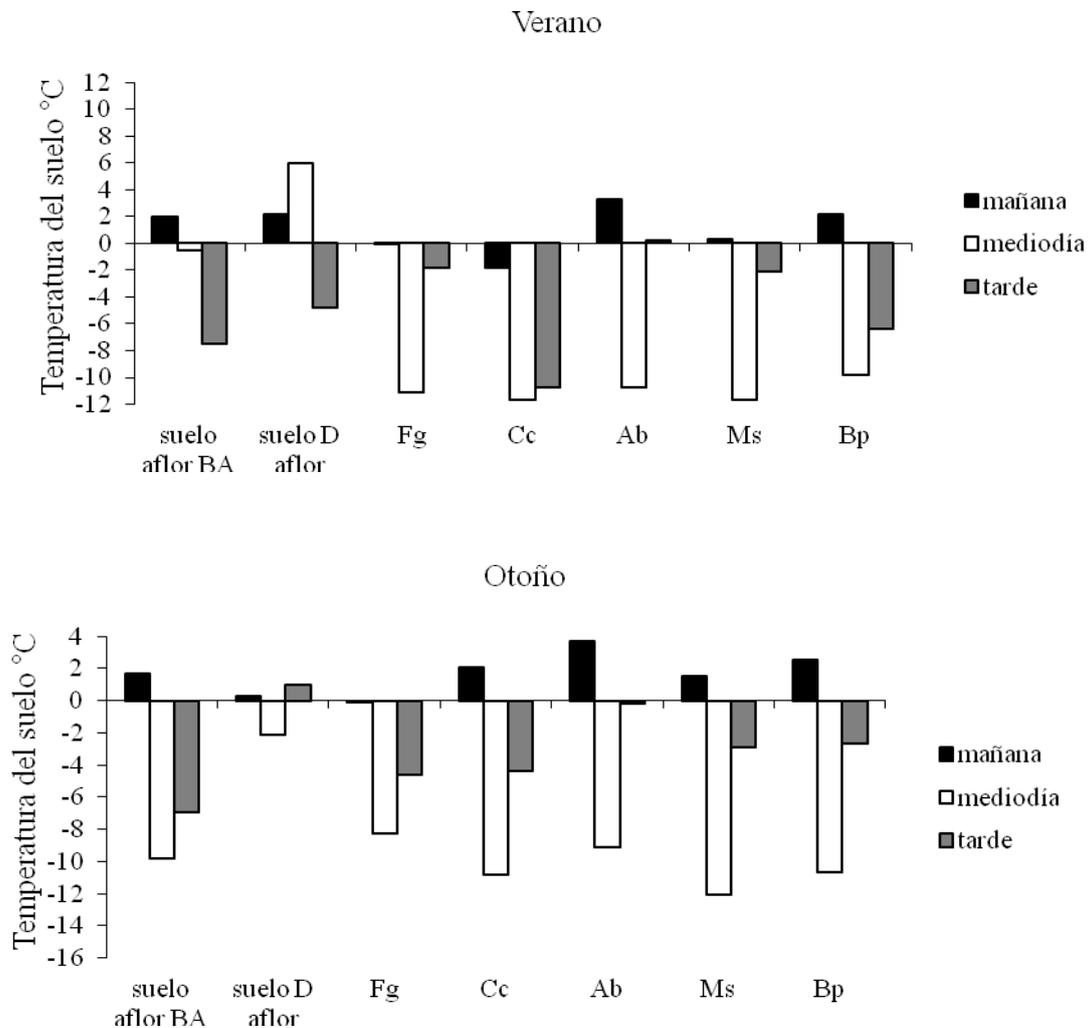


Figura 5.3. Temperatura del suelo en verano (arriba) y otoño (abajo) en tres horarios: mañana, mediodía y tarde en distintos micrositios del bosque xérico de *A. araucana*. Se muestran las diferencias respecto al peladal (siglas: ver tabla 5.1).

Los análisis químicos del suelo resultaron similares entre los distintos micrositios, pero considerando la escala de trabajo, pudieron detectarse diferencias en algunos parámetros (Tabla 5.2).

Tabla 5.2. Caracterización físico-química del suelo para los distintos micrositios del bosque xérico de *A. araucana*.

Micrositio	pH	conductividad ($\mu\text{S/cm}$)	Ca^{++} (mg/l)	Mg^{++} (mg/l)	N (%)	P (ppm)	K (ppm)	humedad (%)	textura
Suelo sobre afloramiento	6,60	264	48	14,6	0,39	2,63	312,8	8,10	franco-limoso
peladal	6,97	86	6	4,9	0,08	0,37	117,3	6,56	franco-arenoso
matorral <i>C. culeou</i>	6,63	163	20	2,4	0,29	0,75	391,0	19,33	franco-arcillo-limoso
matorral <i>F. gracillima</i>	6,67	141	12	8,5	0,18	0,87	195,5	19,11	franco
matorral <i>M. spinosum</i>	6,86	113	8	6,1	0,19	0,50	234,6	14,00	franco
matorral <i>A. boronioides</i>	6,56	243	24	7,3	0,14	1,00	78,2	7,05	franco-arenoso

En el análisis de componentes principales (Figura 5.4), donde se empleó el coeficiente de correlación como algoritmo de ordenamiento, puede observarse que el eje I separa el peladal del suelo sobre afloramiento, con los matorrales en posiciones intermedias, principalmente en relación al pH y nutrientes del suelo, lo que puede asociarse con la presencia/ausencia de mantillo en cada micrositio. El eje II separa el matorral de *Adesmia boronioides* de los otros matorrales, y en este caso el gradiente se relaciona más al contenido de humedad del suelo. Estos 2 ejes explican el 85 % de la varianza acumulada.

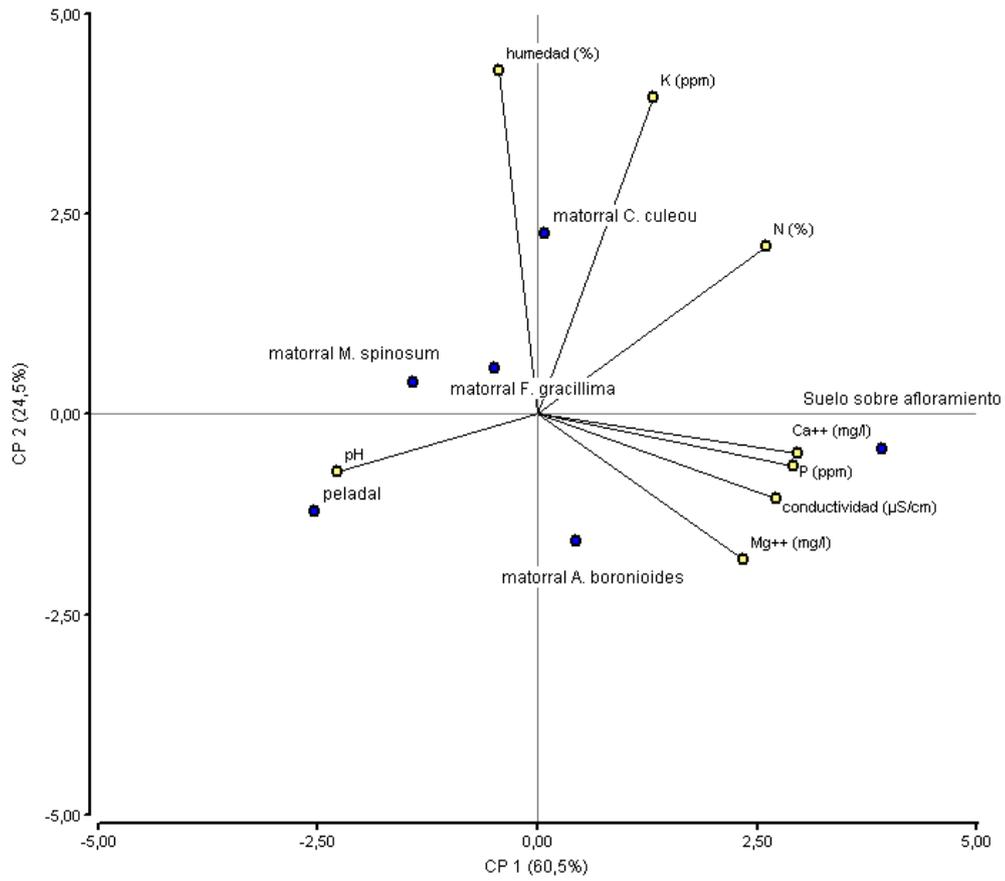


Figura 5.4. Análisis de componentes principales para distintos parámetros físico-químicos de suelos de distintos micrositios del bosque xérico de *A. araucana*.

5.2.

Abundancia de micrositios bajo la copa de semilleros

Metodología

Una vez identificados los tipos de micrositios, para cuantificar su disponibilidad bajo la copa de árboles semilleros, en cada parcela circular (núcleos de regeneración) definida para el recuento de renovales (capítulo 2) se estimó la abundancia de cada uno. Se trazaron cuatro transectas orientadas hacia los puntos cardinales donde se registró la cobertura de cada micrositio. El largo de las transectas de cada núcleo se ajustó según el diámetro de copa de cada árbol semillero analizado.

Resultados

Se presentan los resultados en gráficos de torta donde cada fracción corresponde a la proporción de cobertura en m^2 estimada para cada tipo de micrositio teniendo en cuenta el patrón global, y el de cada núcleo de regeneración. Para simplificar la interpretación, se agrupó toda la diversidad de micrositios (Tabla 5.1) en las tres categorías ambientales definidas inicialmente: matorral (incluye los micrositios esteparios), peladal y roca.

Caviahue

Según el patrón general de cobertura de micrositios en esta unidad de bosque (Figura 5.5), en los núcleos de regeneración analizados predominan los micrositios rocosos (68%) mientras que micrositios esteparios y peladal están representados por partes iguales (16% cada uno).

Pueden definirse tres patrones de disponibilidad de micrositios (Figura 5.5):

- Patrón 1 (proporción 3/10 casos) hasta 100% micrositios rocosos
- Patrón 2 (proporción 4/10 casos): más del 60% de micrositios rocosos
- Patrón 3 (proporción 3/10 casos) más de 50% micrositios esteparios y/o peladal.

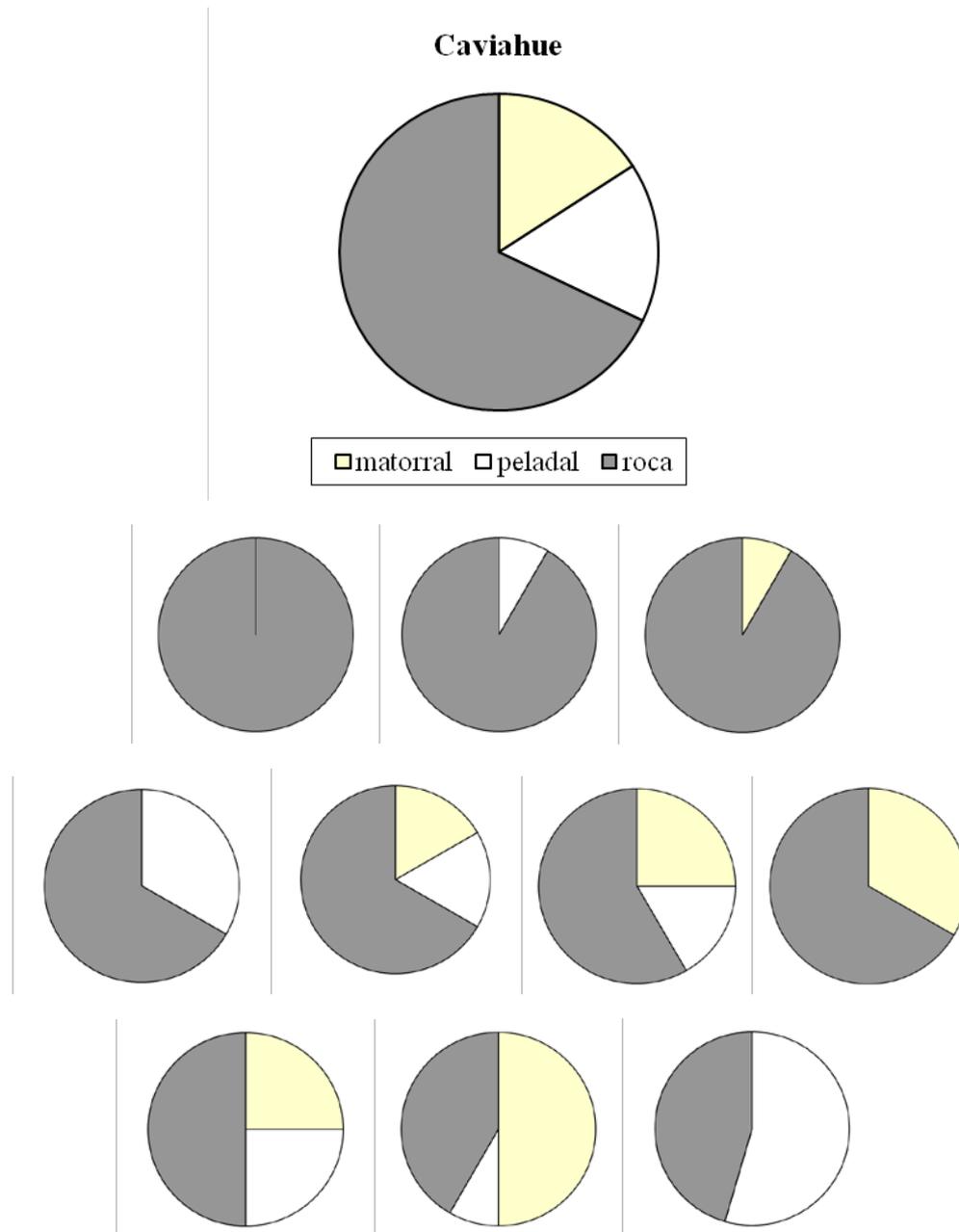


Figura 5.5. Patrón general de cobertura de micrositios (arriba) y patrón de cobertura de cada núcleo analizado (abajo) en Caviahue.

Chenque Pehuén

El patrón general de cobertura de micrositios es similar al de Caviahue, con mayor representación de micrositios esteparios en esta unidad de bosque. Predominan los micrositios rocosos (57%), los esteparios alcanzan el 30% y el peladal 13% (Figura 5.6).

También se encontraron 3 patrones de disponibilidad de micrositios, con ciertas diferencias en el patrón 3, que corresponde al mencionado en el capítulo 2, donde algunos individuos

aislados crecen en sectores de relleno cuaternario profundo, donde el afloramiento rocoso no se encuentra expuesto en superficie.

- Patrón 1 (proporción 4/11 casos) hasta 100% micrositios rocosos
- Patrón 2 (proporción 4/11 casos): más del 60% de micrositios rocosos
- Patrón 3 (proporción 3/11 casos) 100% matorrales esteparios y/o peladal

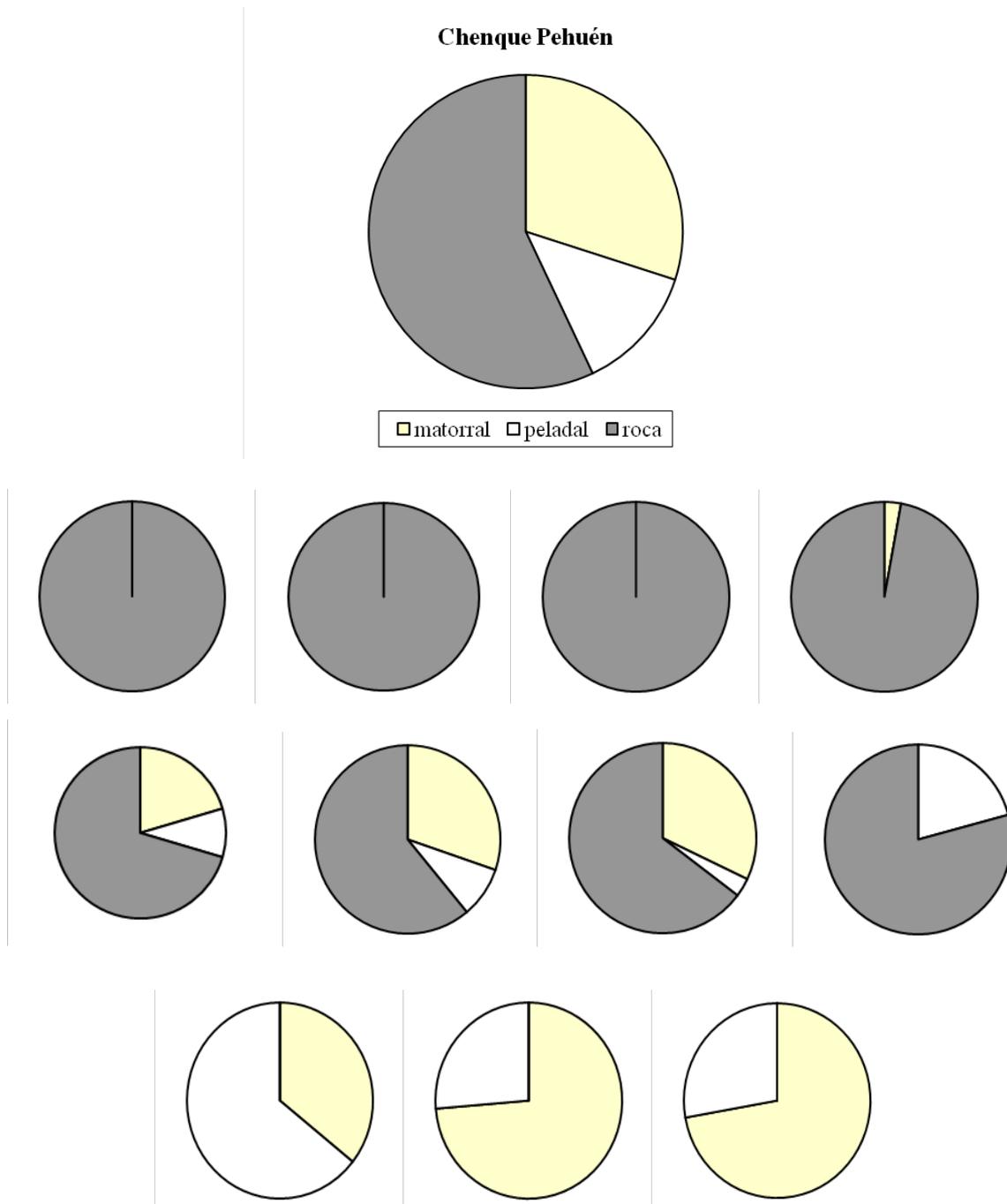


Figura 5.6. Patrón general de cobertura de micrositios (arriba) y patrón de cobertura de cada núcleo analizado (abajo) en Chenque Pehuén.

Primeros Pinos

En esta unidad de bosque se destaca la cobertura de los microsítios rocosos (83%), es escaso el peladal (5%) y los matorrales esteparios ocupan el 12% (Figura 5.7). Se definieron los mismos tres patrones de disponibilidad de microsítios que el Caviahue:

- Patrón 1 (proporción 4/10 casos) hasta 100% microsítios rocosos
- Patrón 2 (proporción 5/10 casos): más del 60% de microsítios rocosos
- Patrón 3 (proporción 1/10 casos) más de 50% microsítios esteparios

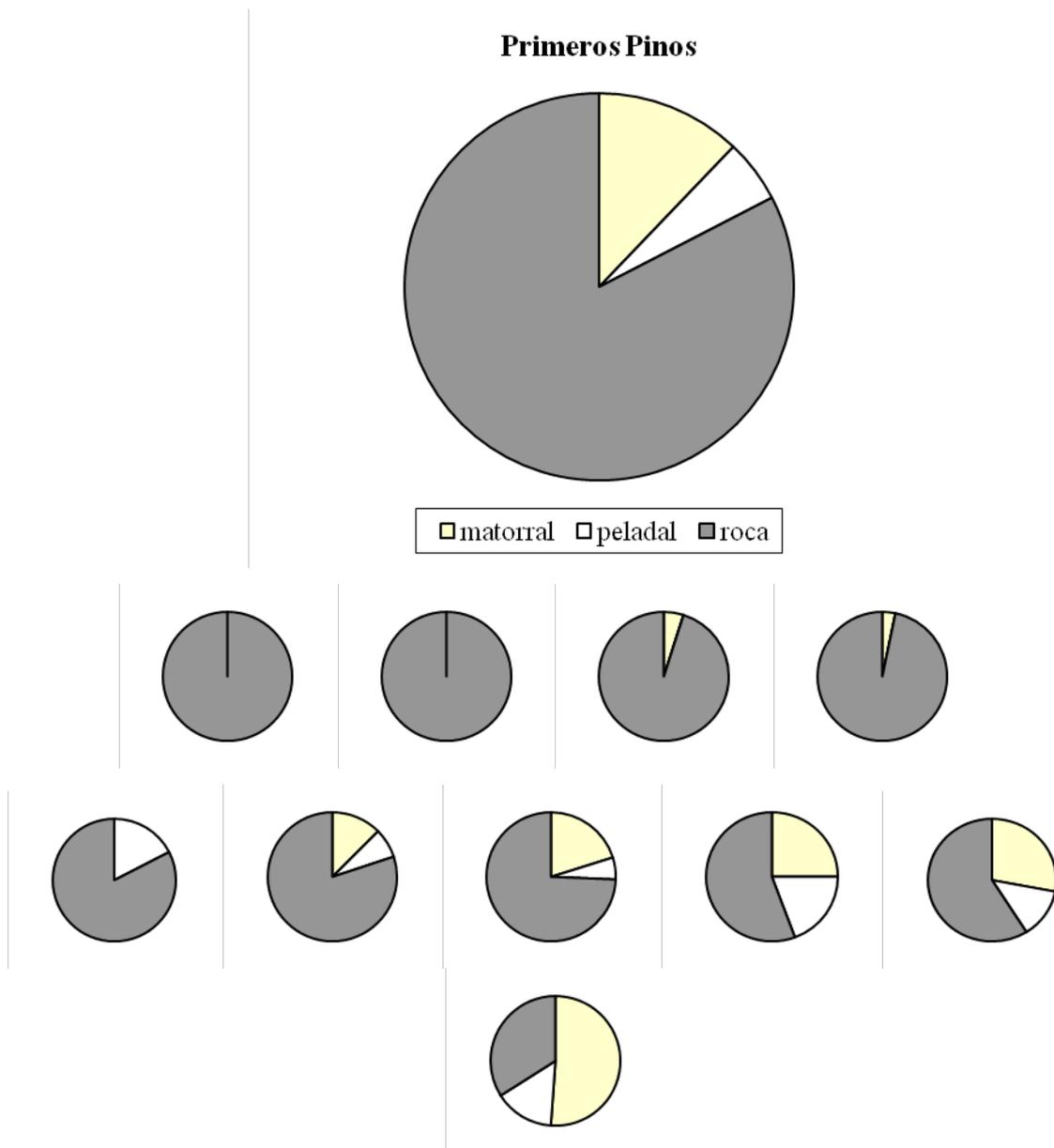


Figura 5.7. Patrón general de cobertura de microsítios (arriba) y patrón de cobertura de cada núcleo analizado (abajo) en Primeros Pinos.

5.3.

Análisis de distribución espacial de renovales

Metodología

En los diez núcleos de regeneración evaluados en cada unidad de bosque, se registró para cada renoval la distancia respecto al árbol central y el ángulo referido al norte. Estas distancias angulares se expresaron en distancias cartesianas. Se esquematizó la distribución espacial de los renovales en cada núcleo de regeneración considerando el origen de los mismos (vegetativo, de semilla o sin determinar) así como el tipo de micrositio donde se encontró. Para simplificar el análisis se agruparon los distintos tipos de micrositios en dos categorías: rocosos o esteparios.

Además, se comparó la distribución de los renovales en cada parcela con respecto a un modelo de distribución aleatoria, para detectar la posible existencia de un patrón de instalación. Se trabajó con modelos lineales randomizados, empleando técnicas Monte Carlo y bootstrap, utilizando como parámetro la Distancia Euclídea entre renovales. Se normalizó la distancia en función del radio de cada parcela para poder compararlas entre sí. Se realizó una simulación de distribución al azar de renovales en cada parcela (excluyendo el área correspondiente al tronco del árbol central) con 1000 iteraciones, se calculó la media de la distancia entre renovales para la muestra aleatoria y se comparó este valor con la media de la distancia observada considerando su error estimado a través de la técnica bootstrap.

Se estimó la probabilidad de que la distancia observada sea producto del azar (estadístico p) y se definió el valor de 0,05 para considerar la diferencia estadísticamente significativa. Para los análisis se utilizó el programa R (R Development Core Team, 2014). En la figura 5.8 se ejemplifica gráficamente el análisis, mostrando la distribución observada de 8 renovales en una parcela (arriba izquierda), una simulación de estos 8 renovales distribuidos al azar (arriba derecha) y un ejemplo de la randomización en la distribución de puntos en la parcela, considerando 5000 puntos para hacer visible las restricciones a la distribución de renovales dentro de la parcela (abajo).

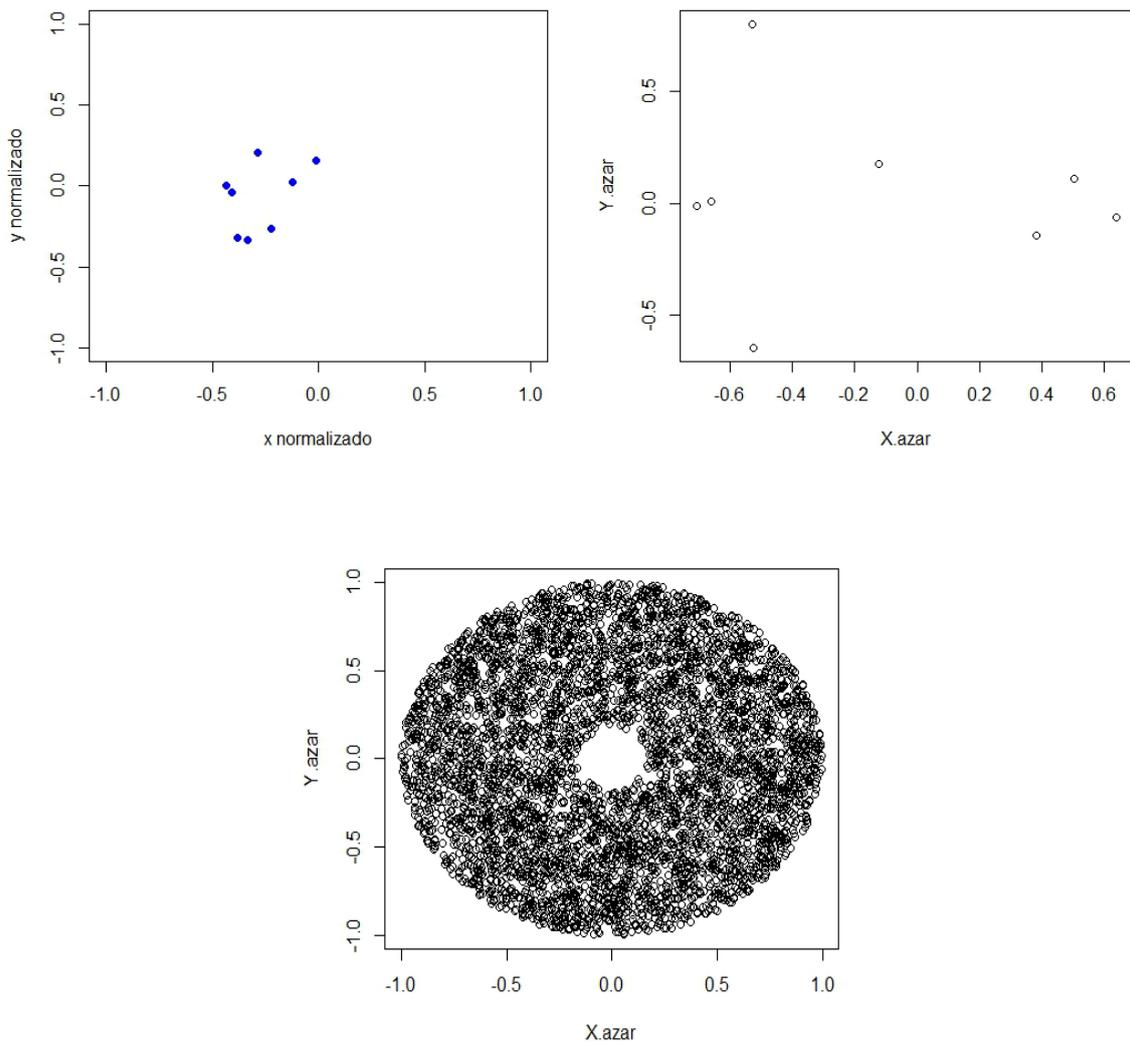


Figura 5.8. Ejemplo del análisis de distribución espacial de renovales de *A. araucaria* en una parcela de radio igual al diámetro de copa del árbol central. Las distancias fueron normalizadas según el diámetro de cada parcela. Arriba izquierda: distribución observada de 8 renovales en una parcela. Arriba derecha: simulación de distribución al azar de estos 8 renovales. Abajo: ejemplo de la randomización en la distribución de puntos en la parcela, considerando 5000 puntos para hacer visible las restricciones a la distribución de renovales dentro de la parcela.

Resultados

Chenque Pehuén

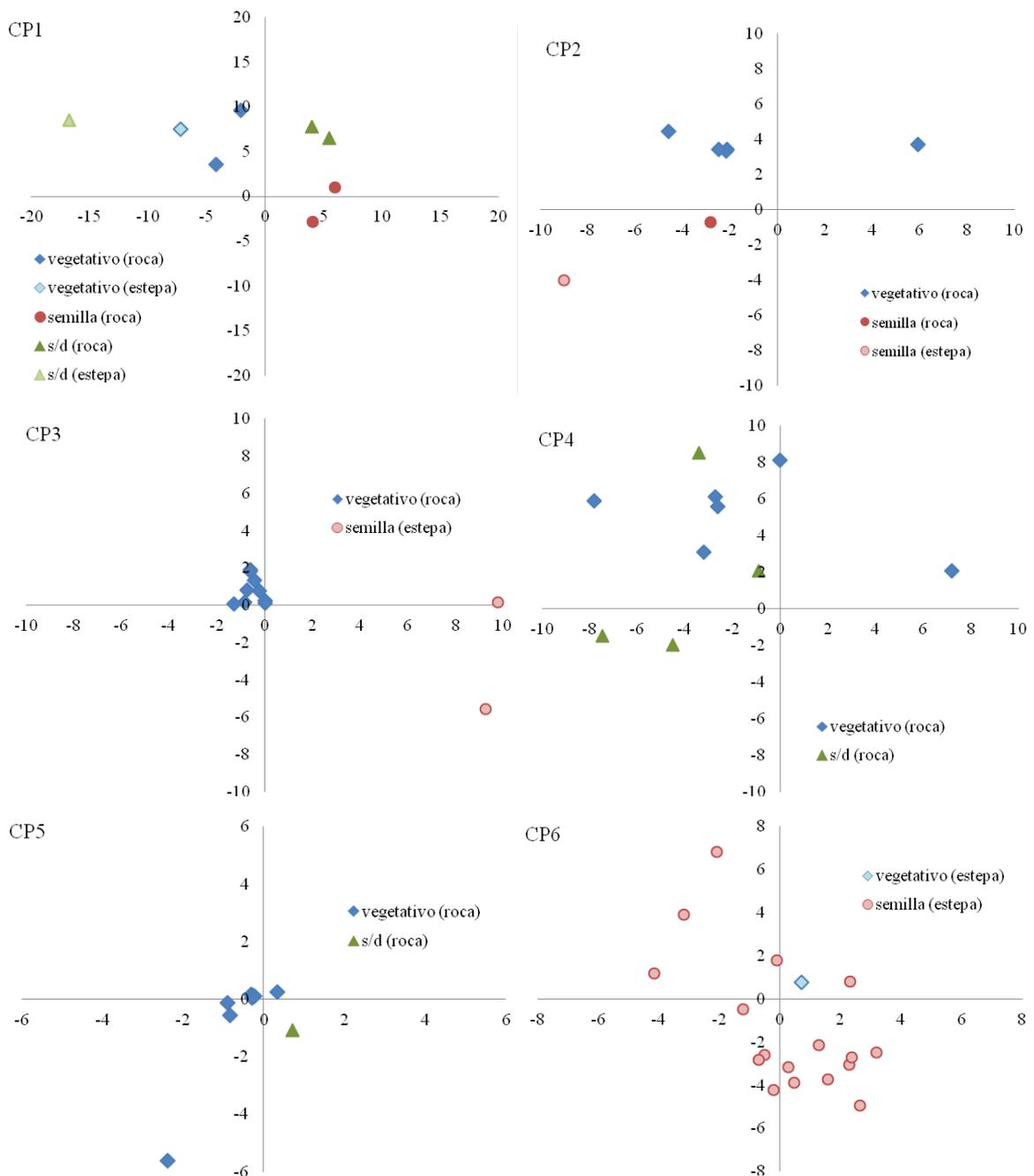
En general el patrón de distribución de renovales por micrositio (Tabla 5.3) se solapa al patrón de disponibilidad de micrositios presentado en la sección anterior. En las parcelas (núcleos de regeneración) donde abundan los micrositios rocosos, la regeneración ocupa este tipo de micrositio. En uno de los casos (núcleo CP7), la alternativa a micrositios

rocosos es el peladal, donde no sería viable la instalación de renovales de pehuén. En otros casos, aunque los microsítios de tipo estepario alcanzan una cobertura de hasta 30% bajo la copa de semilleros, más del 80% de la regeneración se distribuye sobre microsítios rocosos (CP1, CP2 y CP3). En esta unidad de bosque se encontraron algunos individuos sobre sectores de relleno cuaternario profundo, y en estos núcleos predomina la regeneración sexual, como en el caso del núcleo CP6, donde se concentran 17 renovales de semilla distribuidos en sectores esteparios que representan el 36% de la cobertura bajo la copa del árbol central, ya que el 64% restante está ocupado por el peladal.

Tabla 5.3. Relación entre el patrón de cobertura de cada tipo de microsítio y el patrón de instalación de renovales por microsítio en 11 núcleos de regeneración en Chenque Pehuén.

Núcleo	Microsítio	% Cobertura	% Renovales
CP1	rocoso	70,5	75
	estepario	20,5	25
	peladal	9	0
CP2	rocoso	61	86
	estepario	30	14
	peladal	9	0
CP3	rocoso	65	82
	estepario	32	18
	peladal	3	0
CP4	rocoso	100	100
	estepario	0	0
	peladal	0	0
CP5	rocoso	97	100
	estepario	3	0
	peladal	0	0
CP6	rocoso	0	0
	estepario	36	100
	peladal	64	0
CP7	rocoso	79	100
	estepario	0	0
	peladal	21	0
CP8	rocoso	100	100
	estepario	0	0
	peladal	0	0
CP9	rocoso	100	100
	estepario	0	0
	peladal	0	0
CP10	rocoso	0	0
	estepario	74	100
	peladal	26	0
CP11	rocoso	0	0
	estepario	72	100
	peladal	28	0

Se representó gráficamente la distribución espacial de los renovales en cada núcleo (Figura 5.9), distinguiendo su origen (vegetativo o de semilla) así como el tipo de micrositio en donde se encontró (rocoso o estepario). Del análisis gráfico puede observarse que los renovales de origen sexual pueden alcanzar mayores distancias y en algunos casos se ubican preferentemente en micrositios esteparios (CP2, CP3 y CP6). En otros casos se ubican agregados cerca del tronco (CP6 y CP11), coincidiendo con alta cobertura de micrositios esteparios. El vínculo con la planta madre es evidente para los renovales vegetativos (CP2, CP5, CP7 y CP9), pudiendo extenderse las raíces que los vinculan hasta cerca de 20 metros desde el árbol central (CP 9).



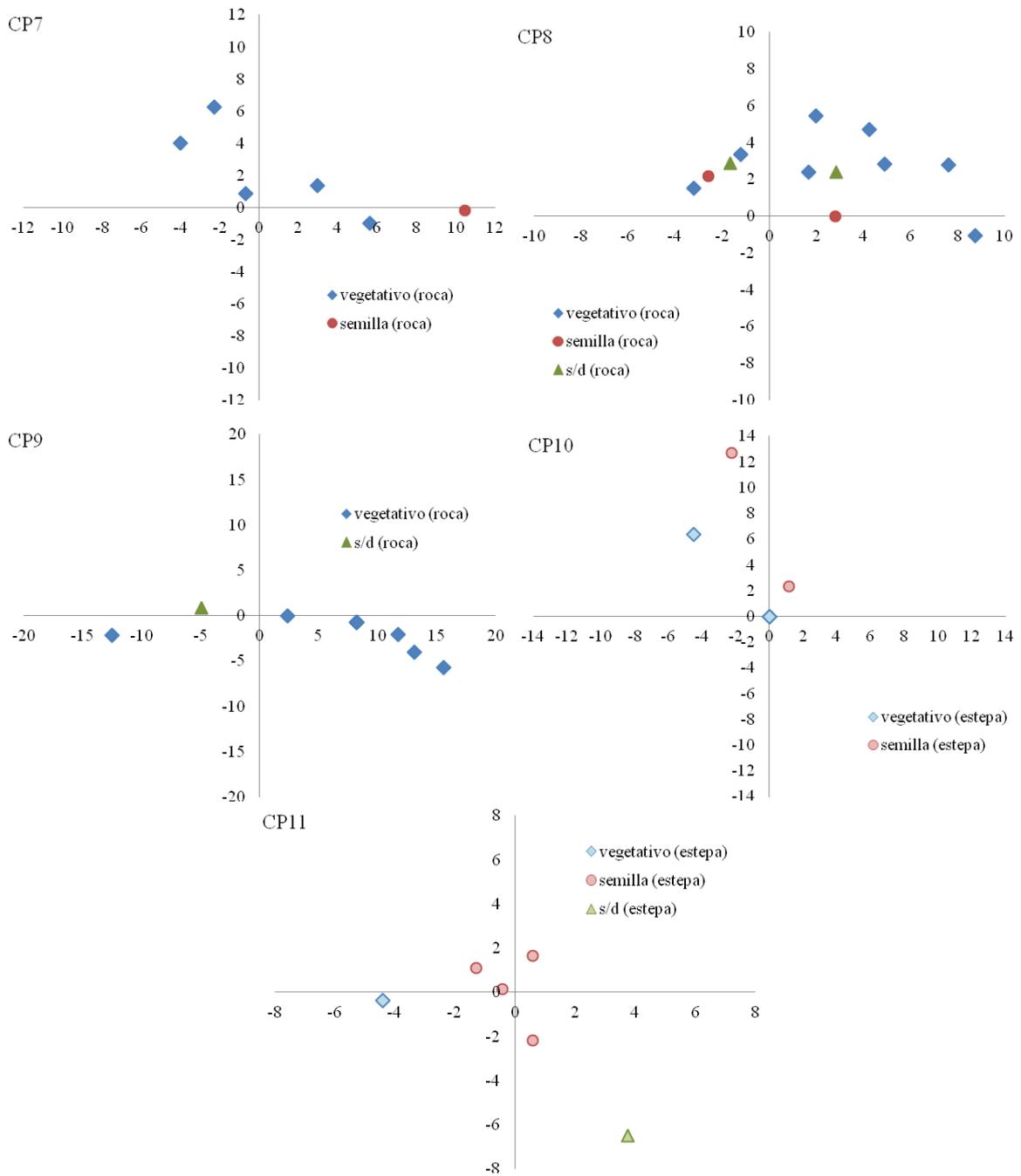


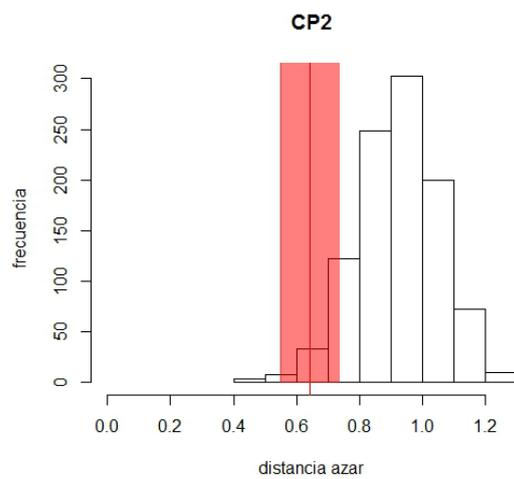
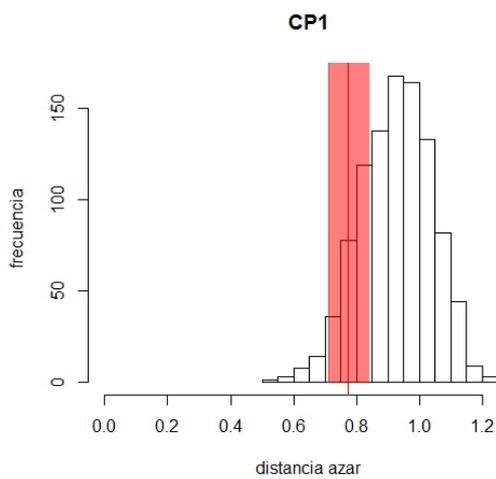
Figura 5.9. Esquemas de distribución de renovales de *A. araucana* en 11 núcleos de regeneración en Chenque Pehuén. El radio de estas parcelas circulares corresponde al diámetro de copa del árbol central (medido en m), ubicado en el eje (0,0) de los esquemas. Se indica el origen de cada renoval (vegetativo, semilla o sin determinar) y el tipo de micrositio donde se encuentra (rocoso o estepario).

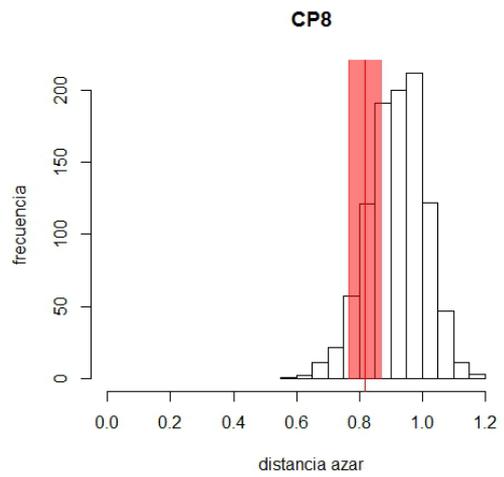
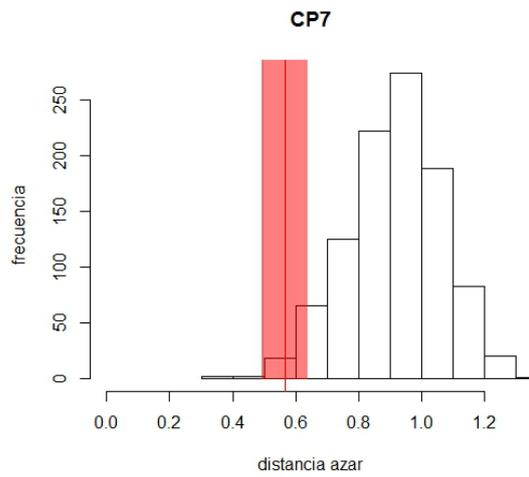
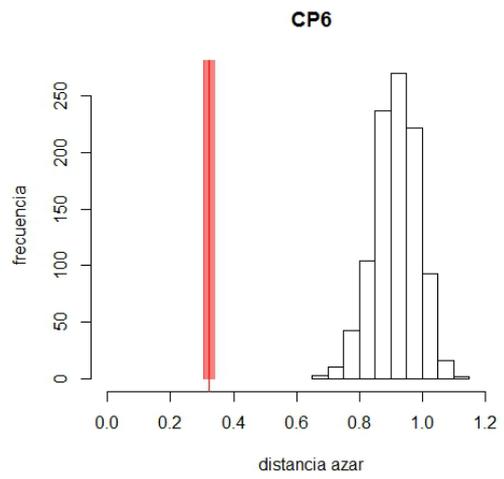
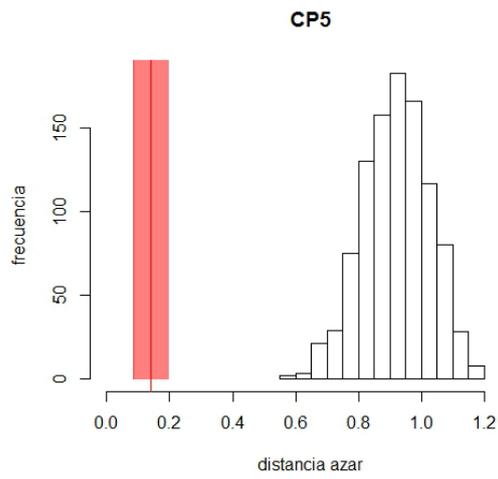
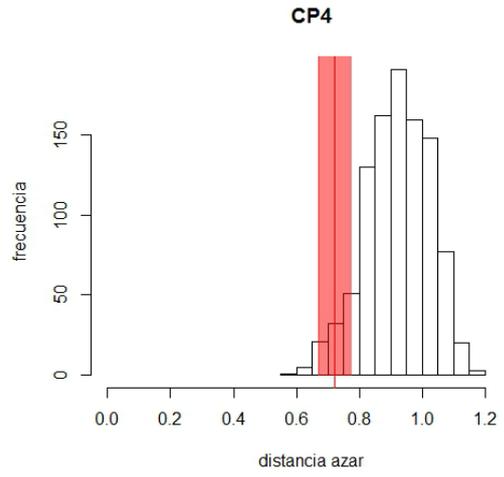
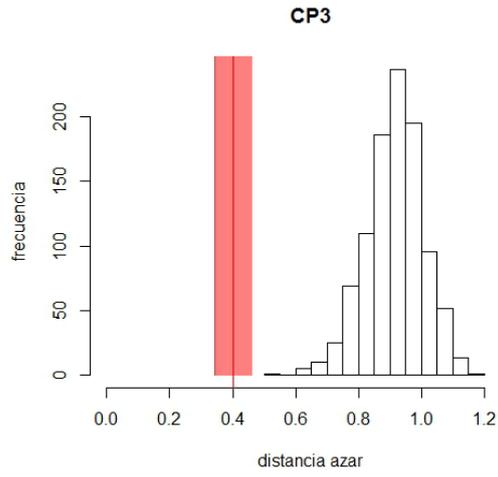
En cuanto al análisis de distribución espacial, en 9 de las 11 parcelas estudiadas la distancia entre renovales es significativamente menor a la esperada por azar (Tabla 5.4 y

Figura 5.10), es decir que puede inferirse una distribución agregada de los renovales de pehuén en los núcleos de regeneración.

Tabla 5.4. Valor medio de la distancia normalizada entre renovales de *A. araucana* y de la distancia normalizada esperada en una distribución aleatoria (1000 iteraciones).

Núcleo	Distancia observada	Distancia esperada por azar	P
CP1	0,77	0,92	0,09
CP2	0,64	0,92	0,02
CP3	0,40	0,92	<0,001
CP4	0,72	0,92	0,04
CP5	0,14	0,92	<0,001
CP6	0,32	0,92	<0,001
CP7	0,57	0,92	0,01
CP8	0,82	0,92	0,14
CP9	0,73	0,92	0,03
CP10	0,41	0,92	0,002
CP11	0,37	0,91	<0,001





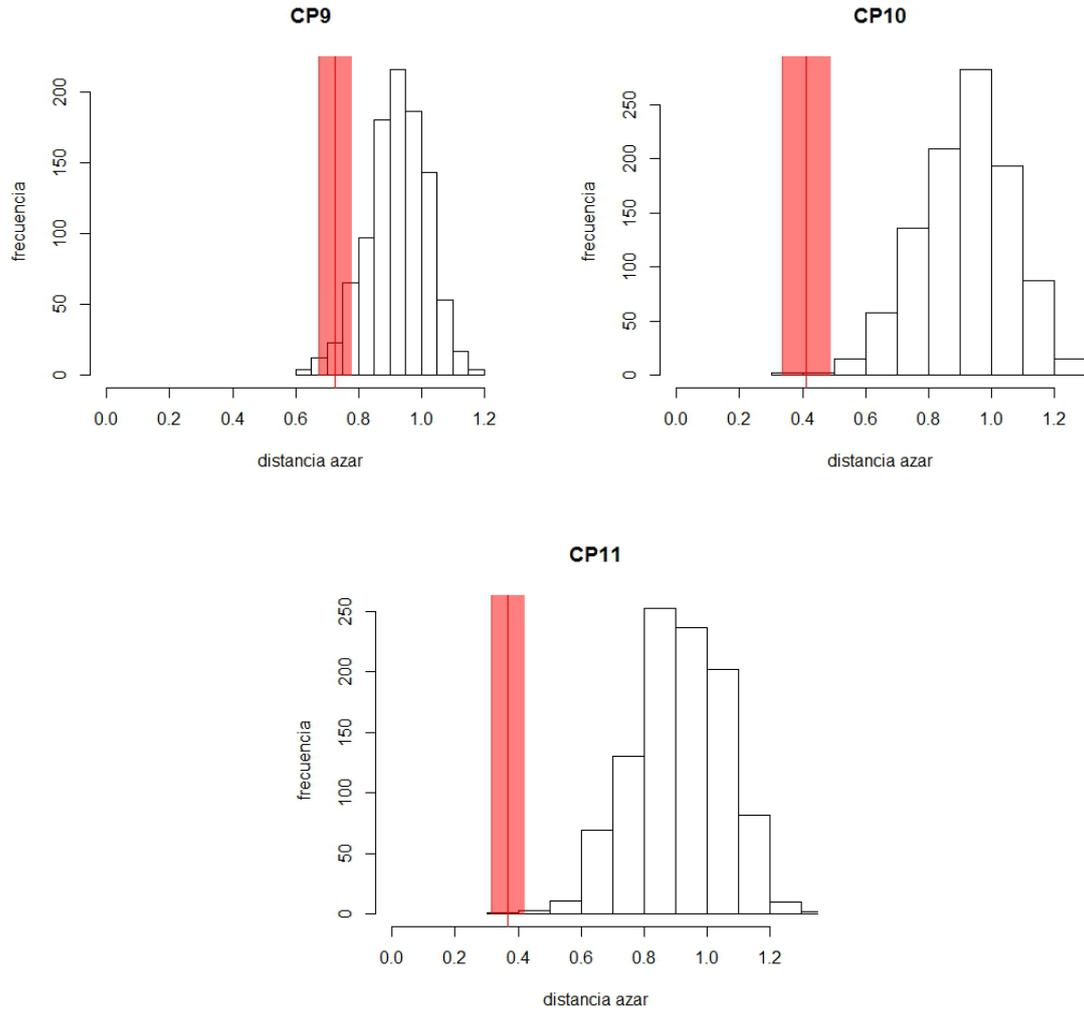


Figura 5.10. Distribución de frecuencias de distancia entre renovales esperada por azar (1000 simulaciones) para 11 núcleos de regeneración en Chenque Pehuén. Se muestra la media de las distancias observadas (línea roja) y su error estimado con la técnica bootstrap (barra sombreada roja).

Primeros Pinos

En esta unidad de bosque no se encontraron renovales en el período analizado. Entonces, para estimar el potencial de regeneración agámica, se relevó la cobertura de raíces expuestas (Capítulo 2).

El patrón de distribución de raíces expuestas por micrositio se solapa al patrón de disponibilidad de micrositios presentado en la sección 5.2 (Tabla 5.5). Este bosque se desarrolla sobre bloques de afloramiento basáltico de gran extensión, por lo que dominan ampliamente los micrositios rocosos. En ocho de los diez núcleos relevados el total de las raíces expuestas se encontró sobre micrositios rocosos. En una de las parcelas (núcleo PP1)

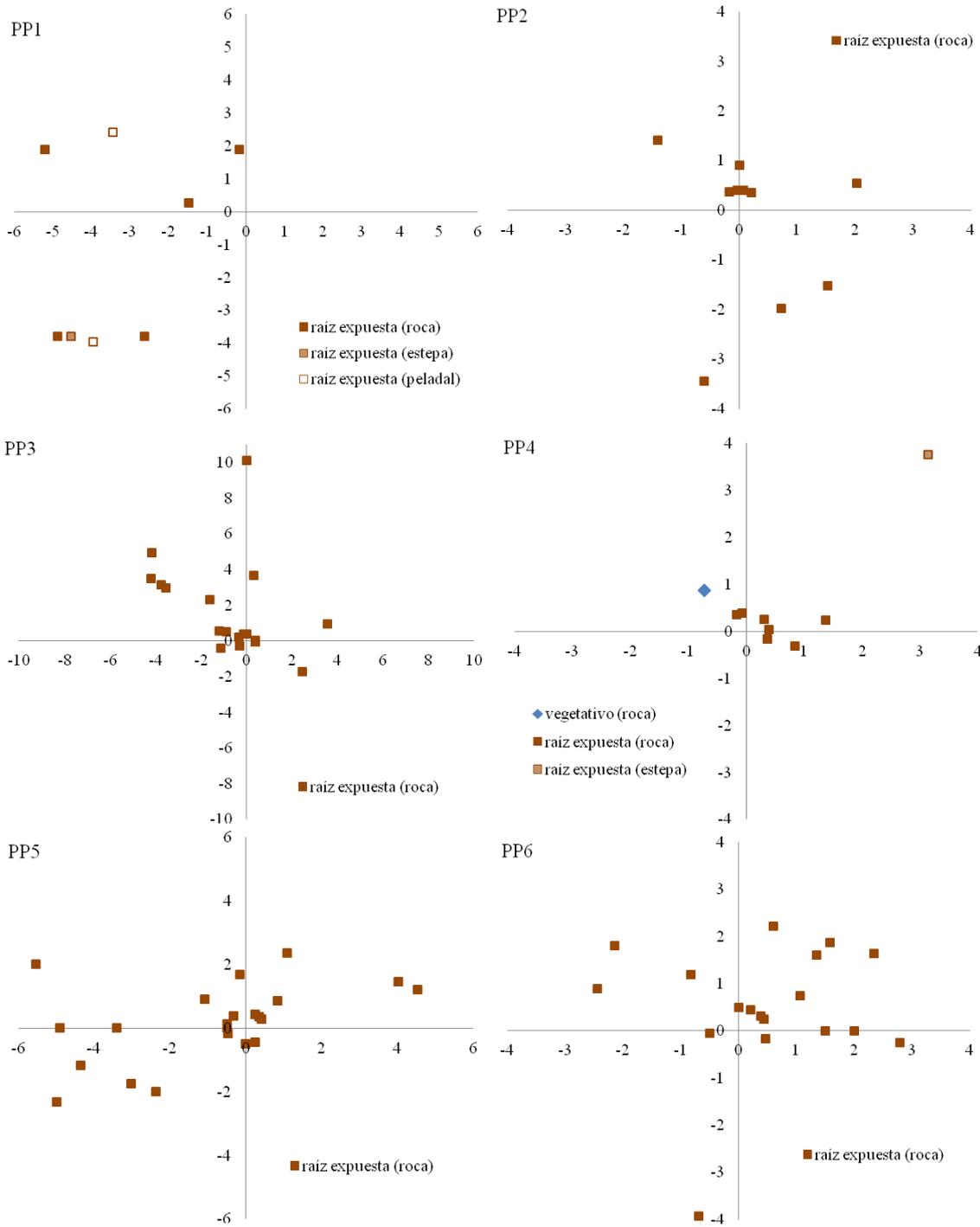
el 50% de las raíces expuestas se encontró sobre el peladal, micrositio donde no sobrevive la regeneración.

Tabla 5.5. Relación entre el patrón de cobertura de cada tipo de micrositio y el patrón de raíces expuestas por micrositio en 10 núcleos de regeneración en Primeros Pinos

Núcleo	Micrositio	% Cobertura	% Raíces expuestas
PP1	rocoso	55,7	37,5
	estepario	25	12,5
	peladal	19,3	50
PP2	rocoso	80	100
	estepario	12,5	0
	peladal	7,5	0
PP3	rocoso	74,4	100
	estepario	20,1	0
	peladal	5,5	0
PP4	rocoso	34	88,9
	estepario	51,1	11,1
	peladal	14,9	0
PP5	rocoso	95,1	100
	estepario	4,9	0
	peladal	0	0
PP6	rocoso	100	100
	estepario	0	0
	peladal	0	0
PP7	rocoso	96,7	100
	estepario	3,3	0
	peladal	0	0
PP8	rocoso	100	100
	estepario	0	0
	peladal	0	0
PP9	rocoso	82,6	100
	estepario	0	0
	peladal	17,4	0
PP10	rocoso	59	100
	estepario	28	0
	peladal	13	0

Se representó gráficamente la distribución espacial de los fragmentos de raíz expuesta en cada núcleo, distinguiendo el tipo de micrositio en donde se encontró (rocoso o estepario).

Del análisis gráfico (Figura 5.11) puede observarse que los fragmentos de raíz expuesta, los cuales pueden dar origen a renovales de origen asexual, se ubican agregados cerca del tronco (por ejemplo núcleos PP8 y PP9). También pueden alcanzar mayores distancias, hasta 10 m del árbol central (PP1 y PP3).



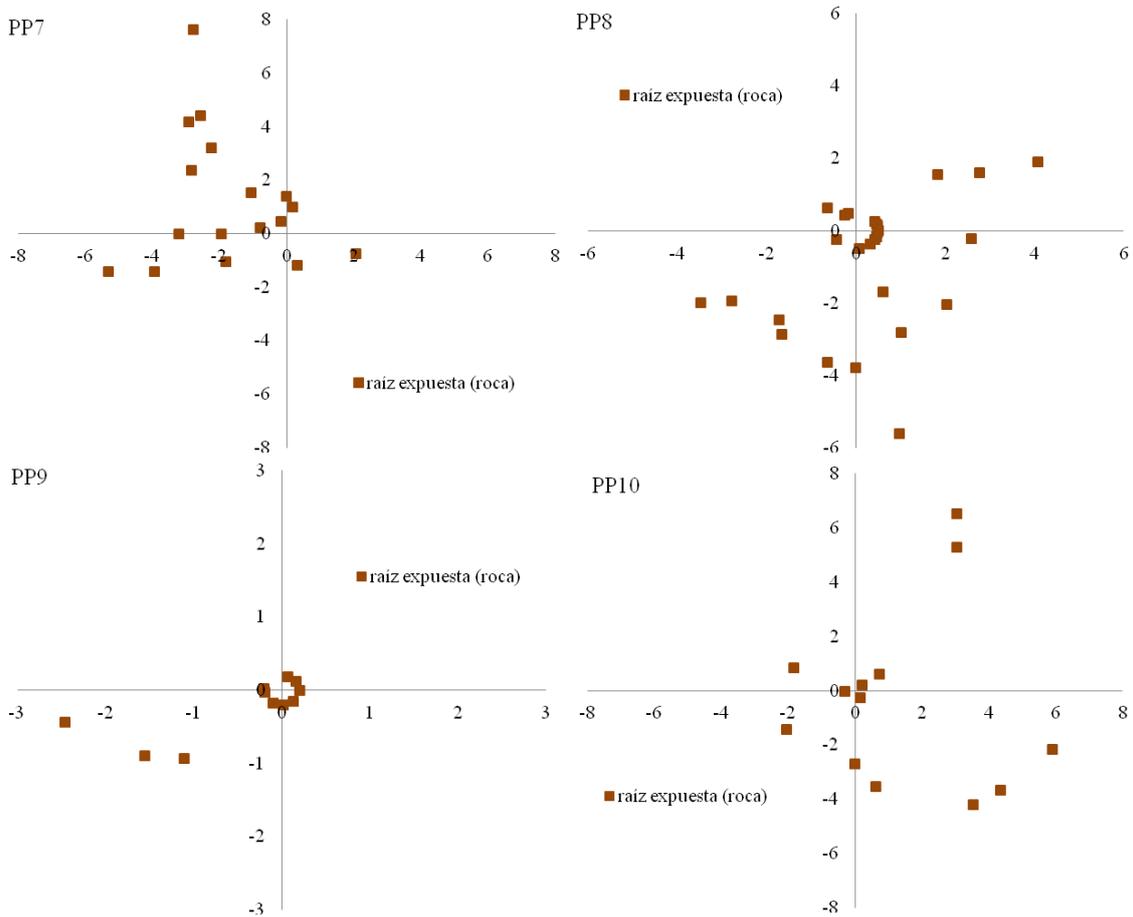
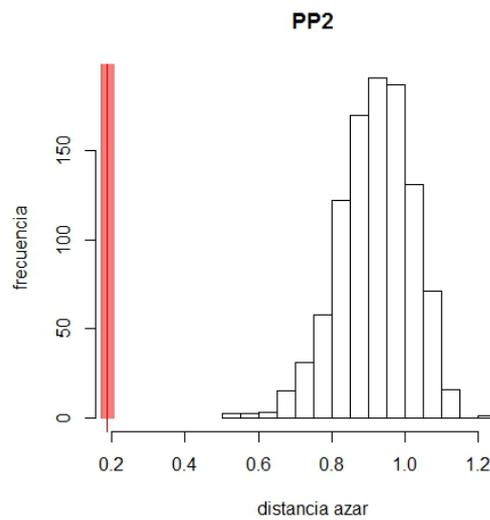
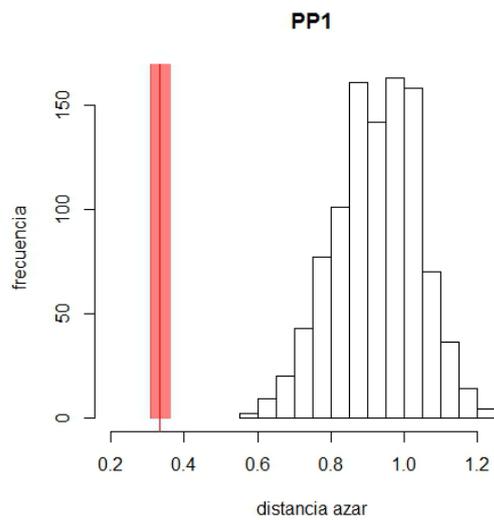


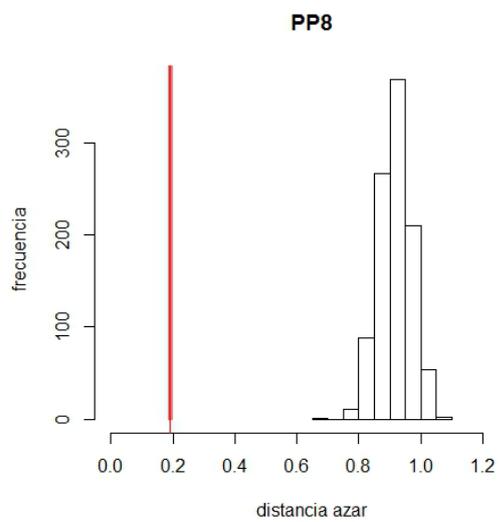
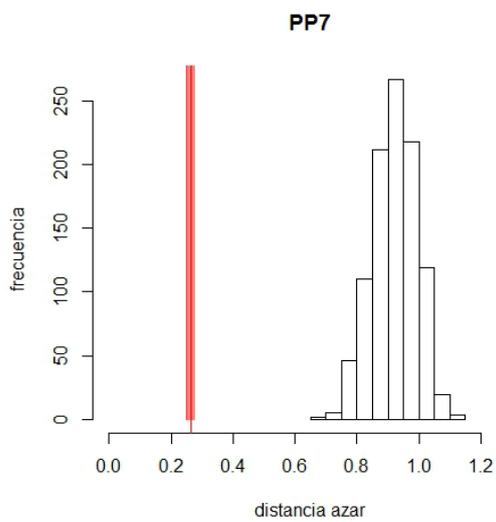
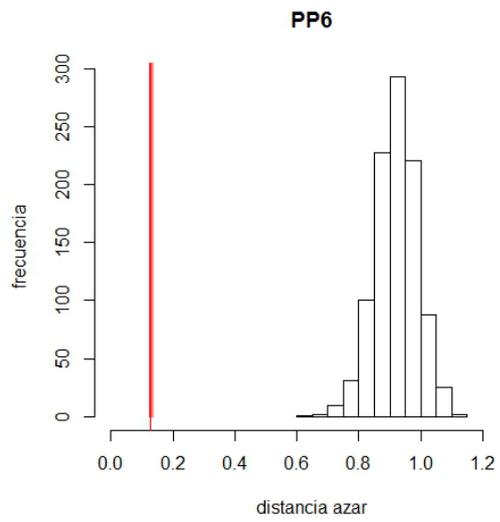
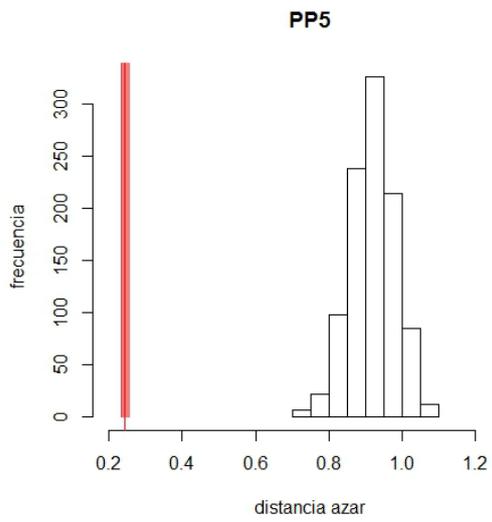
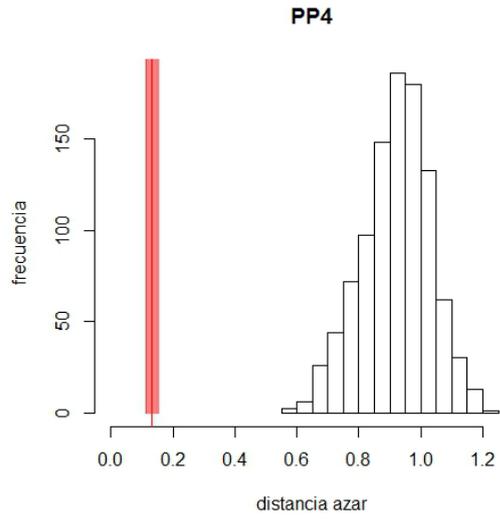
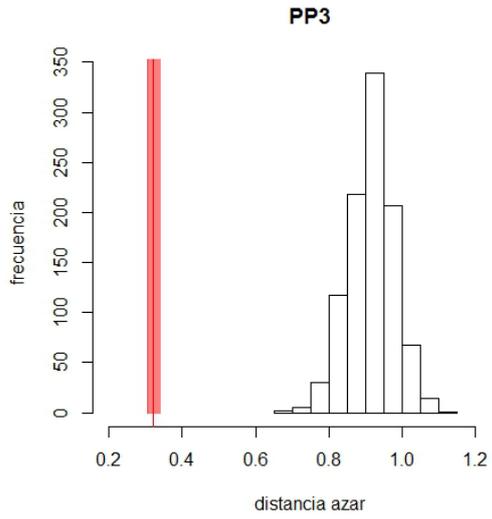
Figura 5.11. Esquemas de distribución de fragmentos de raíz de *A. araucana* expuesta en 10 núcleos de regeneración en Primeros Pinos. El radio de estas parcelas circulares corresponde al diámetro de copa del árbol central (medido en m), ubicado en el eje (0,0) de los esquemas. Se indica el tipo de micrositio donde se encuentra (rocoso o estepario).

En cuanto al análisis de distribución espacial, en todas las parcelas estudiadas la distancia entre fragmentos de raíz expuesta es significativamente menor a la esperada por azar (Tabla 5.6 y Figura 5.12), es decir que puede inferirse una distribución agregada de los potenciales renovales de pehuén de origen agámico en los núcleos de regeneración. Además en este bosque, donde no se encontraron renovales, el factor de agregación es más marcado, la distancia observada es hasta 7 veces menor que la esperada por azar.

Tabla 5.6. Valor medio de la distancia normalizada entre fragmentos de raíz expuesta de *A. araucana* y de la distancia normalizada esperada en una distribución aleatoria (1000 iteraciones)

Núcleo	Distancia observada	Distancia esperada por azar	P
PP1	0,33	0,92	<0,001
PP2	0,19	0,92	<0,001
PP3	0,32	0,92	<0,001
PP4	0,13	0,92	<0,001
PP5	0,24	0,92	<0,001
PP6	0,13	0,92	<0,001
PP7	0,26	0,92	<0,001
PP8	0,19	0,92	<0,001
PP9	0,13	0,92	<0,001
PP10	0,75	0,92	0,039





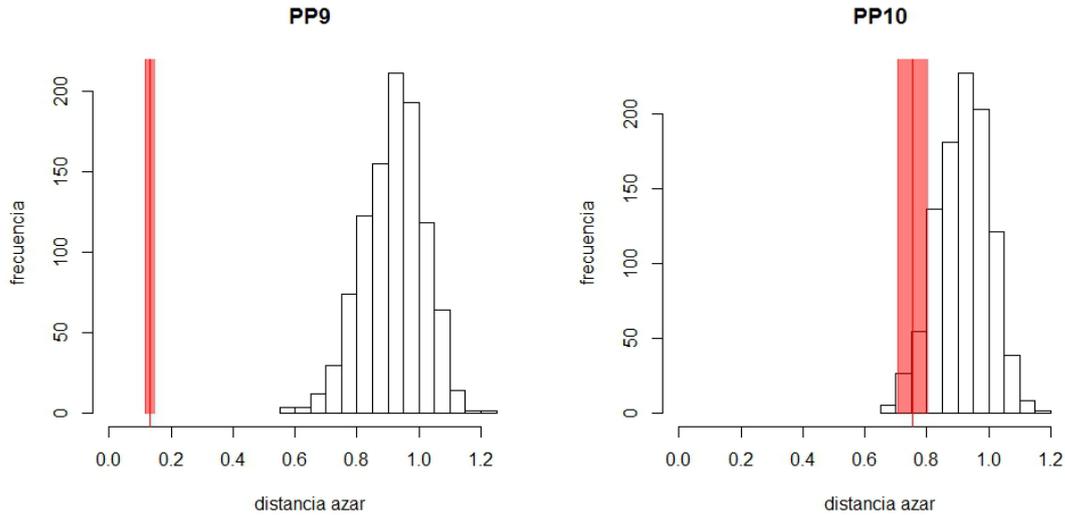


Figura 5.12. Distribución de frecuencias de distancia entre fragmentos de raíz expuesta esperada por azar (1000 simulaciones) para 10 núcleos de regeneración en Primeros Pinos. Se muestra la media de las distancias observadas (línea roja) y su error estimado con la técnica bootstrap (barra sombreada roja).

Caviahue

En esta unidad de bosque el estudio se abordó desde otra metodología, considerando transectas en fajas concéntricas alrededor del árbol semillero central. El ancho de la faja se ajustó según el radio de copa del árbol central, y según la distancia máxima de dispersión de semillas se relevaron 2 transectas por árbol.

De los 93 renovales encontrados, el 71 % se concentra en la faja 1 (Tabla 5.7), es decir la más cercana al árbol central, a una distancia no mayor al radio de copa del mismo. El 65% de estos renovales son originados a partir de semillas. El resto de los renovales se distribuye en la segunda faja, hasta una distancia igual a dos radios de copa del árbol central (variable entre 7 y 13,5 m) y a estas distancias están representados en partes iguales los renovales de origen sexual y vegetativo. Además, en esta unidad de bosque se comprobó que la regeneración sexual no prospera, los individuos juveniles de semilla mueren a edades no mayores a los 7 años, y los que sobreviven hacia estadios mayores son de origen vegetativo (Capítulo 2).

Tabla 5.7. Distribución espacial de renovales de *A. araucana* en 10 núcleos de regeneración en Caviahue, considerando dos fajas de ancho igual al radio de copa del árbol central

Núcleo	Faja 1	Faja 2	origen
C1	0	1	semilla
	0	1	vegetativo
C2	1	0	semilla
	0	0	vegetativo
C3	2	2	semilla
	0	0	vegetativo
C4	9	3	semilla
	1	0	vegetativo
C5	5	7	semilla
	0	0	vegetativo
C6	7	0	semilla
	2	0	vegetativo
C7	1	0	semilla
	4	0	vegetativo
C8	8	0	semilla
	0	0	vegetativo
C9	12	0	semilla
	0	0	vegetativo
C10	0	0	semilla
	14	13	vegetativo

Discusión

En los distintos micrositios de regeneración existen diferencias en cuanto al grado de insolación, inercia térmica, contenido de humedad y nutrientes. En la escala del análisis, estas diferencias pueden ser determinantes del éxito de germinación de semillas y establecimiento de nuevos individuos.

Para la germinación, la disponibilidad hídrica para las semillas en relación a la textura del suelo (suelo franco a franco-arenoso) podría ser determinante en el éxito de la germinación, que alcanzó valores similares a los obtenidos en laboratorio en matorrales esteparios de *A. boronioides*, *M. spinosum* y el peladal (Capítulo 4). Para la supervivencia a campo serían importantes la humedad y fertilidad del suelo, y el efecto nodriza de la vegetación, por ejemplo en el matorral de *C. culeou*, que resultó tener el mayor contenido de humedad del suelo y buenos valores de fertilidad, y ser el micrositio más fresco (temperatura del aire y del suelo) en verano en todos los horarios.

Se ha mencionado la dificultad operativa de medir parámetros microambientales, excepto en condiciones controladas de laboratorio (Harper *et al.*, 1965). Es por eso que las

diferencias detectadas en el presente trabajo en variables ambientales registradas a campo a escala de micrositios contribuyen al entendimiento de la dinámica de regeneración de los bosques xéricos de pehuén.

En cuanto a la caracterización de las condiciones ambientales de micrositios, observamos que tanto el tipo de sustrato como la cobertura vegetal, modulan el patrón de insolación y la temperatura del aire y del suelo a esta escala de análisis. Dentro de un mismo tipo de ambiente, por ejemplo rocoso, pueden encontrarse diferencias extremas en micrositios bajo la copa (PAR cercana a cero al mediodía) o fuera de la influencia copa de pehuén (que recibe tanta insolación como el peladal). En general cualquier tipo de cobertura (sombra de pehuén, de matorrales arbustivos o herbáceos, e incluso sombra de las rocas en las grietas) disminuye la cantidad de radiación solar que alcanza la superficie del suelo en los distintos micrositios.

Gray & Spies (1997) en un estudio sobre la regeneración en relación a la dinámica de claros y el papel de los micrositios en bosques de coníferas, encontraron que el establecimiento resultó diferente en distintos micrositios, por ejemplo fue mayor sobre madera en descomposición que en el mantillo o en el suelo mineral, y fue muy bajo en zonas abiertas, expuestas a la insolación directa. En áreas abiertas la principal causa de mortalidad es la deshidratación. En general el sombreado facilita la instalación de renovales, ya sea artificial, de tocones, o la vegetación del sotobosque, que a su vez puede competir localmente por la humedad y nutrientes del suelo, reduciendo el efecto de facilitación que ejerce el sombreado (Gray & Spies, 1997).

Las diferencias microambientales a escala de micrositios de regeneración pueden modelar el éxito de la instalación. Esto ha sido demostrado también para otras coníferas: Dulamsuren *et al.* (2013) evaluaron el éxito de la regeneración de *P. sylvestris* en el ecotono bosque – estepa en función de algunos parámetros ambientales y detectaron diferencias microclimáticas entre estos ambientes en cuanto a la temperatura y humedad del suelo: el suelo es hasta 2,6 °C más fresco y 5,2% más húmedo en el borde del bosque respecto a la estepa colindante. El éxito de la regeneración, en cuanto a emergencia de plántulas y supervivencia de plantines fue significativamente mayor en el bosque, ya que las condiciones microambientales generan limitaciones para la colonización de la estepa (Dulamsuren *et al.*, 2013).

La temperatura del aire y del suelo es más moderada en ambientes esteparios que en el peladal, manteniéndose por debajo de la temperatura de este ambiente considerado

extremo, y con menos fluctuaciones entre horarios. El matorral de *C. culeou* resultó ser el más fresco en todos los horarios.

Dada la corta capacidad de dispersión de las semillas, la probabilidad de una semilla de caer en uno u otro micrositio es distancia-dependiente. Bajo la copa de los semilleros predominan los micrositos rocosos, como se observa en el patrón de disponibilidad de micrositos, donde más del 60% de la superficie bajo la copa de semilleros está constituida por ambientes rocosos, entre un 15 y un 30% micrositos esteparios y no más de 15% peladal. Estas proporciones variaron levemente entre las tres unidades de bosque estudiadas, principalmente en función de las características geomorfológicas de cada unidad. Caviahue se caracteriza por presentar afloramientos rocosos aislados, con grandes bloques de basalto expuestos en superficie. En cambio, Chenque Pehuén presenta una fisonomía de ladera rocosa, donde se ha producido la acumulación de material erosivo cuaternario, que en algunos casos cubre la roca madre con una profundidad no superior a los 40-50 cm. Sobre este sedimento, mayormente arenoso, se instalan los matorrales esteparios. En el contacto entre los afloramientos rocosos y los matorrales esteparios se encuentran sectores de peladal, es decir suelo estepario sin cobertura vegetal. Primeros Pinos también se caracteriza por presentar afloramientos rocosos extensos, parcialmente cubiertos por material arenoso poco profundo; los matorrales de *C. culeou* abundan en los sectores más llanos.

Puede concluirse, tanto del análisis espacial complejo realizado en el sitio Chenque Pehuén, como del enfoque más sencillo de transectas en fajas concéntricas planteado en Caviahue, que el patrón de distribución de los renovales alrededor del árbol madre es agregado, y que la reproducción por semillas no garantiza mayores distancias de dispersión que la vegetativa.

El cuello de botella para la regeneración sexual sería el establecimiento (instalación exitosa), modulado por la existencia de micrositos de regeneración. La regeneración no ocurre aleatoriamente sino que se observa un patrón de distribución agregada de los renovales, tanto de origen sexual o asexual. La regeneración agámica ocurre preferentemente en micrositos rocosos, posiblemente por la existencia de raíces expuestas que pueden originar nuevos individuos. En algunos casos se observó instalación de renovales de semilla en sustrato estepario, pero como se expuso en el capítulo 2, la regeneración sexual no prospera y los individuos juveniles de semilla mueren a edades no mayores a los 7 años.

Bibliografía

- Callaway, R. M. & Walker, L. R. 1997. Competition and facilitation: a synthetic approach to interactions in plant communities. *Ecology* 78 (7): 1958-1965
- Clark, J. S.; Macklin, E. & Wood, L. 1998. Stages and spatial scales of recruitment limitation in southern Appalachian forests. *Ecological Monographs* 68: 213-235
- Clark, J.S.; Beckage, B.; Camill, P.; Cleveland, B.; Hillerislambers, J.; Lichter, J.; McLahlan, J; Mohan, J. & Wyckoff, P. 1999. Interpreting recruitment limitation in forest. *American Journal of Botany* 86: 1-16
- Clark, C.J.; Poulsen, J.R.; Levey, D.J. & Osenberg, C.W. 2007. Are plant populations seed limited? A critique and meta-analysis of seed addition experiments. *The American Naturalist* 170: 128-142
- Dulamsuren, C.; Hauck, M. & Leuschner, C. 2013. Seedling emergence and establishment of *Pinus sylvestris* in the Mongolian forest-steppe ecotone. *Plant Ecol.* 214: 139-152
- Germino, M. J.; Smith, W. K. & Resor, A. C. 2002. Conifer seedling distribution and survival in an alpine-treeline ecotone. *Plant Ecology* 162: 157-168
- Gray, A. N. & Spies, T. A. 1997. Microsite controls on tree seedling establishment in conifer forest canopy gaps. *Ecology*, 78(8): 2458-2473
- Harper, J. L; Williams, J. T. & Sagar, G. R. 1965. The behavior of seeds in soil. I. The heterogeneity of soil surfaces and its role in determining the establishment of plants from seed. *J. Ecology* 53 (2): 273-286
- Hulme, P. E. 1996. Natural regeneration of yew (*Taxus baccata* L.): microsite, seed or herbivore limitation? *Journal of Ecology*, Vol. 84 (6): 853-861
- Nathan, R. & Muller-Landau, H. C. 2000. Spatial patterns of seed dispersal, their determinants and consequences for recruitment. *TREE* 15 (7): 278-285
- R Development Core Team. 2014. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. ISBN 3-900051-07-0, URL <http://www.Rproject.org/>
- Rechene, C. & Bava, J. 2003. Estudios silvícolas y propuestas para su conservación y uso en Argentina. Parte II. En: Los bosques de *Araucaria araucana* en Chile y Argentina. Rechene, C.; Bava, J. & Mujica, R. 2003. Programa de Apoyo Ecológico (TÖB). Eschborn, 81-158 pp

- Sanguinetti, J. 2008. Producción y predación de semillas, efectos de corto y largo plazo sobre el reclutamiento de plántulas. Caso de estudio: *Araucaria araucana*. Trabajo final para optar al grado de Doctor en Biología, Universidad Nacional del Comahue, 135 pp
- Sanguinetti, J. & Kitzberger, T. 2008. Patterns and mechanisms of masting in the large-seeded southern hemisphere conifer *Araucaria araucana*. *Austral Ecol.* 33: 78-87
- Sanguinetti, J. & Kitzberger, T. 2009. Efectos de la producción de semillas y la heterogeneidad vegetal sobre la supervivencia de semillas y el patrón espacio-temporal de establecimiento de plántulas en *Araucaria araucana*. *Revista Chilena de Historia Natural* 82: 319-335
- Sanguinetti, J. & Kitzberger, T. 2010. Factors controlling seed predation by rodents and non-native *Sus scrofa* in *Araucaria araucana* forests: potential effects on seedling establishment. *Biological Invasions* 12: 689-706
- Shepherd, J. D. & Ditgen, R. S. 2005. Human use and small mammal communities of *Araucaria* forests in Neuquén, Argentina. *Mastozool. Neotrop.* 12 (2): 217-226
- Shepherd, J. D. & Ditgen, R. S. 2013. Rodent handling of *Araucaria araucana* seeds. *Austral Ecol.* 38: 23-32
- Tortorelli, L. A. 1942. La explotación racional de los bosques de araucaria de Neuquén. Su importancia económica. *Servir Año VI-Nº 63, 64, 66.* Buenos Aires. Argentina. 74 pp
- Turnbull, L. A.; Crawley, M. J.; & Rees, M. 2000. Are plant populations seed-limited? A review of seed sowing experiments. *Oikos* 88: 225-238

Capítulo 6

Conclusiones generales y aportes de la tesis

El presente trabajo de tesis doctoral fue guiado por la siguiente hipótesis de investigación: “la regeneración de *Araucaria araucana* en los bosques xéricos en el noroeste extra-andino de la Patagonia argentina se produce principalmente por vía asexual”.

Esta hipótesis predice la prevalencia de un mecanismo de regeneración de los bosques xéricos de pehuén. Para ponerla a prueba se planteó el primer objetivo, donde se trabajó a escala regional. Se buscaron sitios de bosque xérico donde se pudiera contrastar el modelo de regeneración hipotetizado. Esta hipótesis puede darse como validada con los resultados obtenidos en el Capítulo 2.

La segunda hipótesis planteaba que “la regeneración sexual de *Araucaria araucana* en los bosques xéricos está limitada por: (i) la viabilidad de las semillas y/o (ii) la depredación de semillas y plántulas y/o (iii) factores ambientales que limitan la germinación de semillas y el establecimiento de plantas”.

En esta hipótesis se consideran algunos de los posibles factores que limitan la regeneración por semillas. Para ponerla a prueba se trabajó con experimentos a campo y en laboratorio que buscaron entender el mecanismo por el cual cada factor influye, y la posible interacción entre ellos. La escala de trabajo fue más acotada, a nivel de micrositios de regeneración. A esta escala se abarcó toda la diversidad de micrositios presentes en el bosque xérico, en un primer nivel a escala de unidades geomorfológicas/topográficas definidas al comienzo del estudio: afloramiento rocoso (morro) y estepa. Estas unidades luego fueron subdivididas a escalas de mayor percepción, teniendo en cuenta el tipo de sustrato y cobertura vegetal.

La hipótesis II.i fue validada, ya que se realizaron distintos ensayos de germinación en laboratorio y a campo, y en todos los casos se corroboró la baja capacidad germinativa de semillas de pehuén de bosques xéricos.

La hipótesis II.ii resultó validada, ya que las semillas son ampliamente consumidas por granívoros y el efecto deletéreo de los herbívoros sobre las plántulas estaría relacionado con el pisoteo.

La hipótesis II.iii se consideró validada, ya que existe limitación por micrositios.

La tesis fue organizada en capítulos que desarrollaron los objetivos diseñados para probar las hipótesis planteadas. En el capítulo 1 se expuso la introducción general, breve descripción de la especie y del área de estudio, se planteó el problema de investigación, las hipótesis de trabajo y los objetivos de la tesis.

En el capítulo 2 se abordó el tipo de mecanismo reproductivo observado en los bosques xéricos, buscando responder a la pregunta: ¿cuál es la vía de reproducción predominante en los bosques xéricos? Las tres unidades de bosque xérico estudiadas presentaron escaso o nulo reclutamiento de individuos juveniles. Se concluyó que en los bosques xéricos de *A. araucana* el reclutamiento de individuos por vía sexual es escaso, en cambio predomina la vía asexual.

En el capítulo 3 se evaluaron distintos aspectos en relación a la regeneración sexual en bosques xéricos, para ello se buscó responder a las preguntas: ¿cuántas semillas se producen?, ¿cuántas de esas semillas ingresan al banco?, ¿estas semillas son viables?, ¿germinan en condiciones de laboratorio?

Se observó la existencia de variación interanual en la producción de semillas de *A. araucana* a escala regional en los bosques xéricos, detectándose en el período estudiado (2010-2014) un evento *masting* en el año 2013, donde la producción de conos fue 4 a 5 veces superior respecto a otros años, y además en el año *masting* aumentó la variabilidad en la producción de conos por individuo y el peso de las semillas, aunque en estos ambientes xéricos las semillas son más pequeñas que las de sitios húmedos. La intensidad del evento *masting* resultó diferente en las tres unidades de bosque estudiadas. El *masting* en bosques xéricos se presenta atenuado con respecto al reportado en bosques húmedos tanto en intensidad (con un 50% menos de conos), como en variabilidad entre años (diferencia entre años de alta y de baja producción). Esto tiene importantes implicancias ecológicas, por ejemplo en la capacidad de saciar a los granívoros.

Las semillas de *A. araucana* se dispersan por gravedad principalmente bajo la copa de los semilleros. En bosques xéricos la densidad de semillas en el suelo es alta en el borde de la copa, y disminuye drásticamente en pocos metros. Además, son viables sólo un tercio de las semillas en el suelo, lo que puede deberse a factores asociados a la biología reproductiva en sitios xéricos, y puede estar indicando limitaciones en la formación de

óvulos o en la polinización, o bien ser el resultado de la selección por los granívoros de las semillas viables (por los recursos que representan el endosperma y embrión).

Se presentan los primeros datos sobre germinación *A. araucana* del bosque xérico. Estos resultados reafirman la baja capacidad germinativa de las semillas de esta especie en sitios xéricos, lo cual puede causar la escasa o nula regeneración natural por vía sexual en estos ambientes.

En el bosque xérico, a pesar de que en condiciones controladas de laboratorio las semillas son capaces de germinar, el reclutamiento de plantas de semilla es escaso, y la mortalidad de estos individuos juveniles es alta en los primeros años. El proceso de *masting* en este tipo de bosque podría ser particularmente importante, ya que el aumento en la cantidad de semillas disponibles permitiría compensar, por un lado, la baja capacidad germinativa de las mismas, y por otro, la pérdida de semillas por granivoría que, si bien no fue evaluada en esta tesis, puede consumir hasta el 100% de las semillas dispersadas en años de baja producción (Shepherd & Ditgen, 2005, 2013; Shepherd *et al.*, 2008; Sanguinetti, 2008; Sanguinetti & Kitzberger, 2010). Además, la combinación de eventos *masting* en coincidencia con años favorables, con buena disponibilidad hídrica y temperaturas elevadas podrían provocar pulsos de establecimiento de regeneración sexual, que por la longevidad de la especie pueden no haber sido registrados en el transcurso de este trabajo, que aseguran así la diversidad genética que ha sido reportada para estos bosques (Gallo *et al.*, 2005; Moreno, 2012).

En el capítulo 4 se evaluó el efecto de la herbivoría y de las condiciones microambientales sobre la germinación y supervivencia de renovales de pehuén, mediante ensayos a campo. Se planteó un ensayo con exclusión total de granívoros para poder evaluar el efecto de las condiciones de micrositio sobre la germinación. Las preguntas que se abordaron son: ¿las semillas germinan a campo?, ¿los renovales de pehuén son consumidos por herbívoros?, ¿la germinación y supervivencia varían en distintos micrositios?

En estrecha relación a los capítulos anteriores, en el capítulo 5 se presentó la caracterización ambiental y se interpretó la existencia de micrositios de regeneración en función de la cobertura de cada tipo de micrositio y la presencia de renovales en cada uno. Las preguntas que se abordaron fueron: ¿existen distintos micrositios de regeneración en los bosques xéricos?, ¿cuál es la abundancia de cada micrositio?, ¿cuáles son sus características microambientales?, ¿qué relación existe entre la instalación de renovales de pehuén y la disponibilidad de micrositios?

Se diferenciaron 11 micrositios, tanto rocosos como esteparios. En los distintos micrositios existen diferencias en cuanto al grado de insolación, inercia térmica, contenido de humedad y nutrientes. A la escala del análisis, estas diferencias pueden ser determinantes del éxito de germinación de semillas y establecimiento de nuevos individuos, como se desprende de los resultados de los ensayos de germinación y supervivencia a campo. Se encontró que las semillas germinan a campo con porcentajes muy variables entre micrositios, con valores que en algunos casos superan los obtenidos en laboratorio. Para la germinación, la disponibilidad hídrica para las semillas en relación a la textura del suelo (suelo franco a franco-arenoso) podría ser determinante en el éxito de la germinación, que alcanzó valores similares a los obtenidos en laboratorio en matorrales esteparios de *A. boronioides*, *M. spinosum* y en el peladal. Es decir, que si la producción de conos supera el umbral de consumo por granivoría, y las semillas logran acceder (ya sea por dispersión primaria o secundaria) a micrositios favorables como por ejemplo el matorral de *A. boronioides*, ubicado sobre suelos arenosos en el borde de los morros rocosos, las semillas de pehuén allí dispersadas pueden recibir aporte hídrico de la escorrentía de la roca adyacente y germinar. Además, la cobertura vegetal reduce la insolación y las temperaturas son más moderadas. Así, las semillas podrían germinar exitosamente, al menos en las proporciones que muestran los ensayos de germinación en laboratorio y a campo.

Por otra parte, no se observó un efecto positivo de la exclusión de herbívoros sobre la supervivencia de renovales, es decir que una vez establecida la plántula no sería consumida por herbívoros. En cambio, en estos bosques xéricos se presentan limitantes a la supervivencia a mediano-largo plazo de los renovales de origen sexual, lo cual fue explorado tanto para plantines de vivero como para plántulas naturales. Estas limitaciones estarían relacionadas a requerimientos microambientales que parecen ser distintos a los observados con las semillas. Para la supervivencia a campo serían importantes la humedad y fertilidad del suelo, y el efecto nodriza de la vegetación, por ejemplo en el matorral de *C. culeou* que resultó tener el mayor contenido de humedad del suelo y buenos valores de fertilidad, y ser el micrositio más fresco (temperatura del aire y del suelo) en verano en todos los horarios. Más de la mitad de los plantines trasplantados fracasó por deshidratación, y en micrositios muy expuestos el pisoteo sería una importante causa de mortalidad. Es de destacar la capacidad de rebrote vegetativo, que fue notoria en este corto período de análisis. Considerando la longevidad de la especie esta estrategia es clave para la permanencia y expansión de poblaciones naturales en ambientes xéricos.

Para entender las interacciones ecológicas y evolutivas que gobiernan la dinámica de estos bosques xéricos, que claramente son diferentes a los procesos que ocurren en bosques húmedos de pehuén, se propone un modelo que describe la autoecología de los bosques xéricos de *A. araucana* en el noroeste extra-andino de Patagonia (Figura 6.1).

A escala regional, estos bosques se desarrollan en un bioclima xérico, sobre la vertiente oriental de los Andes integrando la Diagonal Árida Argentina. Existe un marcado gradiente de precipitaciones oeste-este, que en pocos kilómetros se reducen de más de 2000 a 500 mm anuales. En cuanto a la historia geológica, la región presenta características de paisaje compuesto, con modelado exógeno (fluvial, glaciario y remoción en masa) y endógeno (volcanismo), que resultan en un paisaje de afloramientos basálticos de superficie variable donde se instala el pehuén, en contacto con una matriz de suelo cuaternario ocupada por vegetación esteparia. La dinámica de estos rodales está asociada a grandes perturbaciones ambientales como incendios, volcanismo y movimientos en masa, y a la historia de uso de los bosques, con la influencia de perturbaciones antrópicas directas (extracción de leña, recolección de piñones, ganadería trashumante) e indirectas (modificación del uso de la tierra, desertificación, entre otras).

A pesar de las limitaciones metodológicas de algunos de los ensayos a campo, se propone que la regeneración sexual en bosques xéricos de pehuén está limitada por la combinación de factores como la baja capacidad germinativa, semillas pequeñas y por lo tanto menos adaptadas a condiciones estresantes, fuerte presión de granivoría que, si bien no se evaluó en forma directa, puede verse exacerbada en estos ambientes en relación a la disponibilidad de semillas (estructura del bosque en parches pequeños, baja densidad de semilleros y por ende escasa densidad de semillas por hectárea para garantizar la saciedad de los granívoros, incluso en años de *masting*). Además, la baja supervivencia de renovales de origen sexual a los dos años, en particular en los micrositios rocosos que son los que dominan bajo la copa de los semilleros, y por lo tanto son en los que las semillas tienen más probabilidades de ser dispersadas. Según el ensayo de germinación a campo las semillas de pehuén no germinan en estos micrositios rocosos, y a su vez la baja capacidad de dispersión primaria impide que las semillas lleguen a micrositios favorables para la germinación. Por ejemplo, en los matorrales esteparios de contacto con los morros rocosos las semillas germinan, probablemente debido a que la vegetación se comporta como nodriza, moderando las condiciones de luz y temperatura, y además realiza aporte de materia orgánica que mejora la fertilidad y la estructura del suelo.

Por otra parte, en los bosques xéricos no habría micrositios aptos para la supervivencia de plántulas en las etapas posteriores de su desarrollo. Aunque se encontraron buenos porcentajes de supervivencia en micrositios como el matorral de *C. culeou* que presenta características microambientales favorables (sombra, humedad del suelo, nutrientes, temperaturas moderadas), además de su forma biológica (matorral bajo pero de difícil tránsito), que favorece la supervivencia al estar menos expuesto al pisoteo del ganado doméstico que otros micrositios.

Otro factor a tener en cuenta es la distribución espacial de la regeneración, y su relación con la disponibilidad de micrositios. Dada la corta capacidad de dispersión de las semillas, la probabilidad de una semilla de caer en uno u otro micrositio es distancia-dependiente. Bajo la copa de los semilleros abundan los micrositios rocosos, por lo que la mayoría de las semillas se dispersan en este tipo de ambiente, que resulta desfavorable para la germinación y el establecimiento. Si bien hubo micrositios con condiciones ambientales más óptimas para el establecimiento de renovales de semilla, estos resultaron escasos en los núcleos de regeneración evaluados, y se evidenció que *A. araucana* se establece y sobrevive hacia clases de edad (o de tamaño) superiores principalmente por vía asexual a través de rebrotes de raíces expuestas en los afloramientos rocosos. La regeneración no se instala aleatoriamente sino que presenta un patrón agregado bajo la copa de los semilleros. Por lo que se postula que en los bosques xéricos existe limitación por micrositios.

Ambos modos de reproducción aportan a estrategias evolutivas diferentes: la asexual apunta a la estrategia de permanencia a largo plazo de estas poblaciones, asegurando la persistencia. En cambio la reproducción sexual a una estrategia de regeneración que aumente la diversidad genética de la población que, dada la longevidad de la especie, puede darse estocásticamente como respuesta a una señal ambiental que gatilla una movilización de recursos hacia la producción de conos (*masting*) y pueden ocurrir pulsos de regeneración. La presión de uso a la que han sido sometidos estos bosques en los últimos 150 años puede estar afectando la dinámica natural y, de no cesar este impacto y considerar promover estrategias de conservación, el pehuén corre riesgo de desaparecer de estos ambientes.

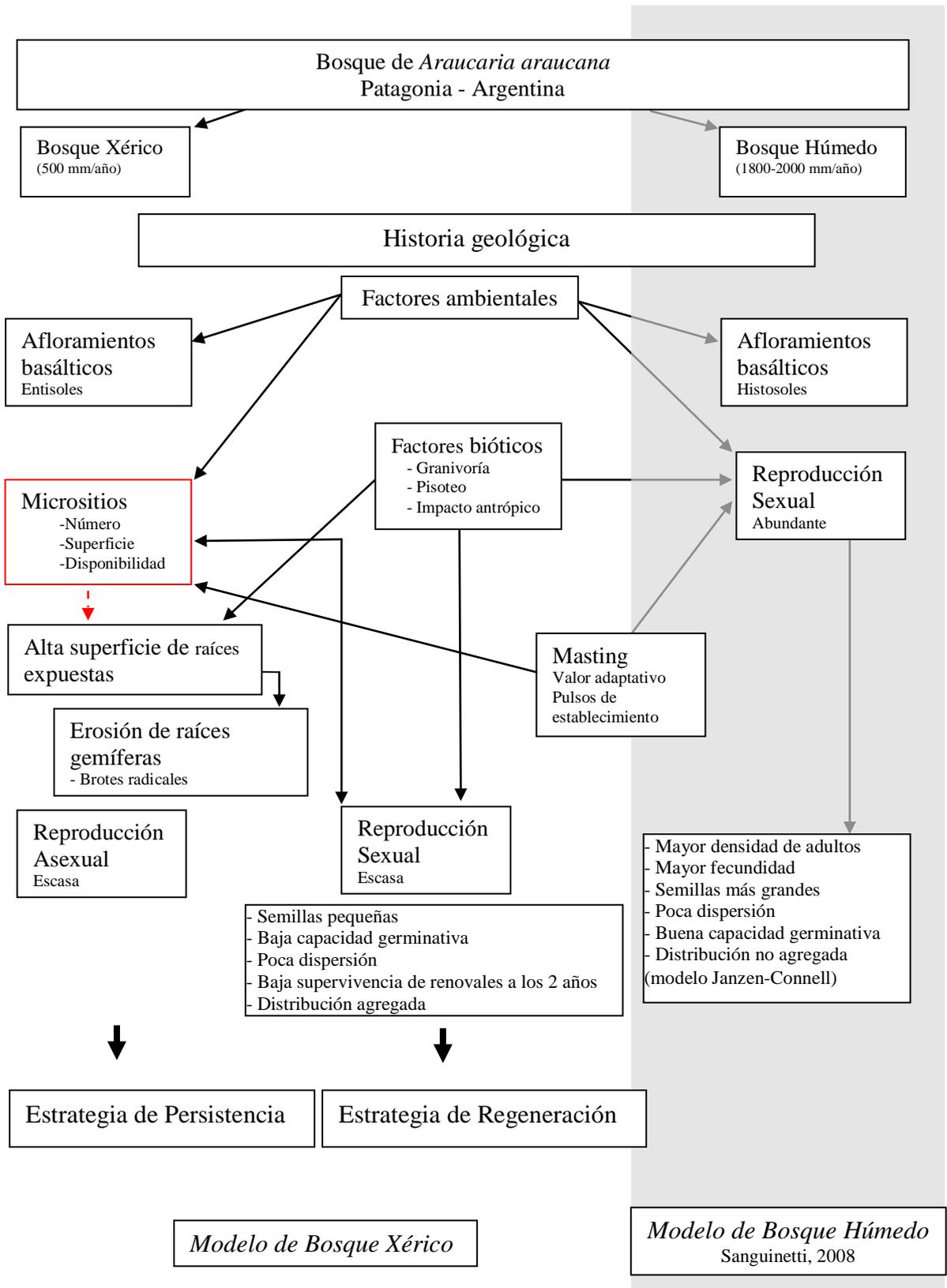


Figura 6.1. Modelo conceptual del bosque xérico de *A. araucana*

Conclusión

La regeneración natural de *A. araucana* en el bosque xérico es escasa. El reclutamiento de individuos por vía sexual es prácticamente nulo, en cambio predomina la vía asexual. La capacidad germinativa es reducida, y el éxito en la germinación depende de la probabilidad de que las semillas sean dispersadas a los escasos micrositios aptos para el establecimiento y supervivencia en los primeros años. Existen años de alta producción de semillas (eventos *masting*) de intensidad variable entre las tres unidades de bosque xérico evaluadas, aunque dada la conformación espacial de estos bosques es posible que no se logre la saciedad de los granívoros y el consecuente escape espacial de semillas para que ocurra la germinación y el establecimiento, lo que produciría pulsos de reclutamiento asociados al *masting*.

En la época de dispersión se observó muy poca persistencia de semillas viables en el suelo. Si bien no se planteó un ensayo de remoción de semillas, todas las semillas (con y sin exclusión de depredadores mayores) fueron consumidas por predadores naturales (principalmente roedores), ganado doméstico y colecta por el hombre para su consumo y venta.

Debido a la corta distancia de dispersión primaria de las semillas, la variación microambiental (temperatura del aire y suelo, PAR y características fisicoquímicas del suelo) dada por los distintos micrositios es un limitante/facilitador para la instalación de renovales. Los plantines de *A. araucana* no son consumidos por herbívoros, aunque el daño está asociado al pisoteo, modificación de la cobertura de especies arbustivas e incremento de la erosión superficial.

La restricción en la dispersión de semillas, la baja capacidad germinativa, la presión de granivoría, sumado a la incapacidad de las plántulas de sobrevivir una vez establecidas en micrositios esteparios, impiden que la especie colonice los sitios adyacentes a los morros rocosos. Sin embargo, los sitios estudiados tienen siglos de impactos humanos directos e indirectos que impiden conocer la dinámica natural de la especie y de su ambiente sin esta interferencia antrópica. Una mayor supervivencia de semillas, las que no consumirían el ganado y el hombre, ayudaría a una mayor diversidad genética de esta especie en ambiente xérico soportando la estrategia de regeneración.

El trabajo constituye un aporte al conocimiento de la autoecología de *A. araucana* en ambientes xéricos, donde ha sido escasamente estudiada. También aporta a comprender

la estrategia de regeneración de la especie bajo condiciones de xericidad. Se propone una metodología y un análisis novedoso para evaluar la distribución espacial de renovales, aplicable a esta y otras comunidades vegetales. Los resultados del presente estudio son aplicables en planes de conservación y manejo de la especie.

Líneas de trabajo futuro y recomendaciones

Es de interés profundizar en el estudio de la ecofisiología de *A. araucana* en bosques xéricos y su comparación con poblaciones de bosques mésicos, con especial atención a las distintas etapas del ciclo de vida. Pensamos que pueden darse adaptaciones locales a condiciones de xericidad a nivel de anatomía foliar, eficiencia del uso de agua, entre otras.

Resultará de interés evaluar la relación embrión/sustancia de reserva por densitometría y viabilidad de las semillas (en ejecución).

Se sugiere ampliar el registro y monitoreo de la producción de conos por semillero, número de semillas por cono y peso de las semillas entre años, dado que en el corto período de análisis se detectó un año de alta producción de semillas y un coincidente incremento en el peso de las mismas.

Se propone como línea de investigación el estudio del patrón espacio-temporal de la supervivencia de semillas frente a la granivoría, a distintas escalas (individuo, morro rocoso y entre morros) para determinar la identidad de los granívoros, las tasas de consumo y posible la existencia de escape espacial de semillas (asociado a eventos *masting*), y a qué escala ocurre dicho escape (semillero y/o morro).

Además es relevante profundizar el conocimiento sobre los factores que limitan la supervivencia de plántulas más de 2 años, con especial atención en el efecto nodriza de vegetación nativa en sitios xéricos.

En programas de recuperación de unidades de bosque xérico, pueden plantearse tareas de revegetación. La información generada en este trabajo de tesis doctoral sobre temperatura, tratamientos pre-germinativos y condiciones de almacenamiento de las semillas es de utilidad para la producción de plantines, que se recomienda sean de procedencia conocida (considerando las adaptaciones locales a condiciones de xericidad), preferentemente semillas de años *masting* que son más grandes por lo que pueden originar plántulas más vigorosas. Se recomienda seleccionar micrositos adecuados para el trasplante, como el matorral ralo de *C. culeou* que ejercería efecto nodriza en estos bosques

xéricos. Es fundamental la exclusión de herbívoros mayores y ganado domestico por el efecto deletéreo del pisoteo sobre los renovales, consumo de piñones y degradación del suelo.

Se hace evidente la necesidad de incluir poblaciones de bosque xérico bajo algún sistema de protección. Son genéticamente más diversas (Izquierdo, 2009; Moreno 2012), florísticamente distintivas (Gandullo, 2003; Hadad, 2013), ecológicamente vulnerables (Roig *et al.*, 2013) y paisajísticamente llamativas.

Bibliografía

- Gallo, L.; Marchelli, P.; Pastorino, M.; Izquierdo, F. & Azpilicueta, M. 2005. Especies forestales nativas patagónicas. Programa de Conservación y Utilización de los Recursos Genéticos. IDIA XXI 8: 151-157
- Gandullo, R. 2003. Fitosociología de los matorrales de “Ñire” (*Nothofagus antarctica*), con bosque de “Pehuén” (*Araucaria araucana*), del Parque Provincial Copahue. I. Interpretación Sintaxonómica. Candollea 58: 163-181
- Hadad, M. A. 2013. Análisis florístico-dendrocronológico de los bosques xéricos de *Araucaria araucana* (Araucariaceae) en el contacto con la estepa patagónica en Neuquén, Argentina. Trabajo final para optar al grado de Doctor en Cs Biológicas. Universidad Nacional de Córdoba, 155 pp
- Izquierdo, F. C. 2009. Análisis de la diversidad y diferenciación genética del Pehuén (*Araucaria araucana*) Tesis de posgrado de Magíster en Ecología y manejo de sistemas boscosos. Escuela para Graduados Alberto Soriano. Universidad de Buenos Aires, Buenos Aires. Argentina. 68 pp
- Moreno, A. C. 2012. Estudio del flujo génico mediado por polen en poblaciones fragmentadas de *Araucaria araucana*. Tesis Doctoral, Director: Gallo L. A. Universidad Nacional del Comahue. 137 pp
- Roig, F. A.; Hadad, M.; Moreno, C.; Gandullo, R. J.; Piraino, S.; Martínez Carretero, E.; González Loyarte, M.; Arco, J. G.; Bendini, M.; Boninsegna, J. A.; Peralta, I.; Barrio, E.; Bottero, R.; Patón Domínguez, D.; Juaneda, E.; Trevizor, T. & Duplancic, A. 2013. Hiatos de regeneración del bosque de *Araucaria araucana* en patagonia: vinculaciones al uso de tierras y desertificación regional. Revista Zonas Áridas 15(2): 326-348. Universidad Nacional Agraria La Molina, Lima, Perú. ISSN 1013-445X (versión impresa) ISSN 1814-8921 (versión electrónica)
- Sanguinetti, J. 2008. Producción y predación de semillas, efectos de corto y largo plazo sobre el reclutamiento de plántulas. Caso de estudio: *Araucaria araucana*. Tesis de posgrado, Doctorado en Biología, Universidad Nacional del Comahue, 135 pp
- Sanguinetti, J. & Kitzberger, T. 2010. Factors controlling seed predation by rodents and non-native *Sus scrofa* in *Araucaria araucana* forests: potential effects on seedling establishment. Biological Invasions 12: 689-706

- Shepherd, J. D. & Ditgen, R. S. 2005. Human use and small mammal communities of *Araucaria* forests in Neuquén, Argentina. *Mastozool. Neotrop.*12 (2): 217-226
- Shepherd, J. D. & Ditgen, R. S. 2013. Rodent handling of *Araucaria araucana* seeds. *Austral Ecol.* 38: 23-32
- Shepherd, J. D.; Ditgen, R. S. & Sanguinetti, J. 2008. *Araucaria araucana* and the Austral parakeet: pre-dispersal seed predation on a masting species. *Revista Chilena de Historia Natural* 81: 395-401

Apéndice I: morfometría de individuos femeninos y producción de conos

Caviahue

Individuo	DAP (cm)	Altura (m)	Ø copa (m)	Forma de copa	Edad	2011	2012	2013	2014	2015
1	39	4,1	6,5	50% cónica	214	16	8	40	s/d	s/d
2	74	7,7	7	50% cónica	147	20	12	24	s/d	s/d
3	73	10,2	9,7	aparasolada	470	40	s/d	s/d	s/d	s/d
4	85	11,9	14	aparasolada	358	40	s/d	s/d	s/d	s/d
5	85	11,2	7	aparasolada	704	20	s/d	s/d	s/d	s/d
6	127	19,2	17	aparasolada	485	44	s/d	s/d	s/d	s/d
7	44	7,7	4	aparasolada	459	16	s/d	s/d	s/d	s/d
8	98	12	16	50% cónica	271	44	s/d	s/d	s/d	s/d
9	64	6,4	8	100% cónica	149	72	8	140	s/d	s/d
10	47	4,8	6	50% cónica	107	16	12	16	s/d	s/d
11	101	11,2	10	aparasolada	415	32	s/d	s/d	s/d	s/d
12	53	8,8	8,4	50% cónica	s/d	s/d	16	136	s/d	s/d
13	96	10,6	13,1	aparasolada	s/d	s/d	20	192	s/d	s/d
14	82	12,8	11,4	aparasolada	s/d	s/d	12	80	s/d	s/d
15	63	7,2	9	50% cónica	144	s/d	12	56	s/d	s/d
16	95	12,8	11,4	aparasolada	365	s/d	8	92	s/d	s/d
17	107	12	13,5	aparasolada	s/d	s/d	8	56	s/d	s/d
18	100	9,6	13,5	aparasolada	236	s/d	28	208	s/d	s/d
19	23	3,6	3,2	50% cónica	28	s/d	0	8	s/d	s/d
20	82	10,4	8	50% cónica	154	s/d	8	108	s/d	s/d
21	66	8,8	7,1	aparasolada	387	s/d	0	28	s/d	s/d
22	62	11,2	8,5	aparasolada	s/d	s/d	4	56	s/d	s/d
23	160	15,3	12,6	aparasolada	s/d	s/d	16	68	s/d	s/d
24	53	0,8	8,6	aparasolada	s/d	s/d	4	60	s/d	s/d
25	107	12,8	11,4	aparasolada	583	s/d	0	100	s/d	s/d
26	31	2,8	3	aparasolada	s/d	s/d	0	16	s/d	s/d
27	80	11,9	12,8	aparasolada	s/d	s/d	8	120	s/d	s/d
28	75	12,7	11,2	aparasolada	210	s/d	12	184	s/d	s/d
29	58	6,8	7,1	50% cónica	150	s/d	8	28	s/d	s/d
30	100	13,6	15	aparasolada	s/d	s/d	8	116	s/d	s/d
31	53	8,5	9,1	aparasolada	s/d	s/d	16	92	s/d	s/d
32	73	13	10,8	aparasolada	s/d	s/d	12	20	s/d	s/d
33	93	14,4	11,2	aparasolada	s/d	s/d	20	20	s/d	s/d
34	86	10,6	10,4	aparasolada	s/d	s/d	8	68	s/d	s/d
35	42	5,95	6,5	50% cónica	s/d	s/d	0	4	s/d	s/d
36	34	5,1	5,2	50% cónica	s/d	s/d	8	16	s/d	s/d
37	90	13,6	8	aparasolada	s/d	s/d	4	32	s/d	s/d
38	33	7,65	6,2	50% cónica	s/d	s/d	16	36	s/d	s/d
39	74	11,05	s/d	aparasolada	s/d	s/d	16	16	s/d	s/d
40	s/d	s/d	s/d	s/d	s/d	s/d	s/d	36	4	4
41	s/d	s/d	s/d	s/d	s/d	s/d	s/d	36	12	0

42	s/d	0	4	0						
43	s/d	68	0	12						
44	s/d	8	28	16						
45	s/d	0	16	16						
46	s/d	16	8	8						
47	s/d	120	8	0						
48	s/d	88	0	8						
49	s/d	72	16	4						

Chenque Pehuén

Individuo	DAP (cm)	Altura (m)	Ø copa (m)	Forma de copa	2013	2014	2015
1	93,1	11,8	13	50% cónica	32	0	0
2	66,5	6,2	10	50% cónica	8	8	24
3	77,4	12	11,5	aparasolada	4	0	0
4	83	11,4	10,3	aparasolada	4	0	0
5	91,5	12,4	14	aparasolada	24	8	4
6	68	10,6	14	50% cónica	12	32	16
7	89,1	11,4	13,7	aparasolada	0	52	0
8	38,8	5,2	5,2	aparasolada	0	8	0
9	54,1	8	7,4	aparasolada	0	12	0
10	102	12,8	15,3	50% cónica	0	24	0
11	87,5	12,2	13,5	50% cónica	8	20	0
12	45,5	6,1	7,4	50% cónica	0	24	0
13	84,3	12,2	13,18	50% cónica	12	4	4
14	63,7	7,9	12,1	aparasolada	16	4	0
15	51,9	9,6	7,8	50% cónica	20	0	12
16	66,5	10,5	11,2	50% cónica	8	8	8
17	82,8	10,5	12,2	50% cónica	24	16	0
18	41,4	4,8	7	50% cónica	16	4	4
19	44,6	6,4	6,2	50% cónica	12	0	8
20	64,9	7	9,5	50% cónica	8	0	24

Primeros Pinos

Individuo	DAP (cm)	Altura (m)	Ø copa (m)	Forma de copa	2013	2014	2015
PP1	79,5	8,6	11,9	aparasolada	32	16	8
PP2	81,2	14,4	11,8	aparasolada	56	20	20
PP3	76,3	8,4	11,8	50% cónica	68	32	20
PP4	89,5	9	13,1	aparasolada	36	16	16
PP5	93,5	13	14,3	aparasolada	64	32	4
PP6	109,5	13,2	18,5	aparasolada	24	4	0
PP7	94	14,4	14,6	aparasolada	32	16	8
PP8	104,6	11,4	14,3	aparasolada	24	0	0
PP9	46	7,8	7,9	aparasolada	28	0	0
PP10	54	10,8	6,7	50% cónica	32	12	40
PP11	58	9,2	9,3	50% cónica	20	4	8

PP12	70	8,2	10,4	50% cónica	36	12	4
PP13	86	7	11,9	50% cónica	36	12	32
PP14	101	11,4	16,9	aparasolada	36	20	8
PP15	107	6,8	12,7	50% cónica	24	4	16
PP16	62	7,4	9,4	aparasolada	40	4	4
PP17	110	10,2	12,2	50% cónica	56	4	8
PP18	120	13,8	17,6	aparasolada	24	8	12
PP19	83	6,4	14,3	aparasolada	12	4	24
PP20	100	14,2	15,3	aparasolada	32	12	0

Apéndice II

R script para análisis de distribución espacial

```
#### R script para análisis de distribución espacial de datos de distancias x e y,
normalizados a una parcela de radio 1 ####
# Leer el archivo que contiene la información de las coordenadas (x,y) normalizadas de las
observaciones
nucleo<-read.table("archivo")
# Graficar los puntos en un diagrama de dispersión
plot(y ~ x, data=nucleo)
# Calcular las distancias euclídeas entre los puntos de la base de datos
xx<-dist(nucleo)
#Calcular la media de todas las distancias observadas como parámetro
Dobs<-mean(xx)
Dobs ##### muestra por pantalla la media de las distancias observadas
# Calcular el error bootstrap asociado a la media empleando 1000 repeticiones
the.mean = function(xx, i) {mean(xx[i])}
bootObj<-boot(data=xx, statistic=the.mean, R=1000)
err<-sqrt(var(bootObj$t))
##### Simulación de una distribución aleatoria de los árboles dentro de una parcela de radio
unidad sin considerar la región que corresponde al tronco
ndata<-10 ##### número de árboles en la parcela
# Definir coordenadas polares de puntos al azar
ran_ang<-2*pi*runif(ndata, min=0, max=1) ##### ángulos aleatorios entre en el intervalo
[0,2*PI]
ran_R<-sqrt(runif(ndata, min=0.03, max=1))##### distancia aleatoria entre el radio del
tronco normalizado y el radio normalizado de la parcela
# Definir coordenadas cartesianas de los puntos al azar
X.azar <- ran_R*cos(ran_ang)
Y.azar <- ran_R*sin(ran_ang)
# Graficar
plot(X.azar, Y.azar)##### ejemplo de una simulación
#####Repetimos la simulación 1000 veces y guardamos los resultados de la media de
las distancias entre puntos para cada repetición
```

```
Ds <- numeric(length(1000)) ##### Defino el vector que va a almacenar la información de
las distancias medias
for (i in 1:1000) { ##### 1000 repeticiones
  ran_ang<-2*pi*runif(ndata, min=0, max=1)
  ran_R<-sqrt(runif(ndata, min=0.03, max=1))
  X.azar <- ran_R*cos(ran_ang)
  Y.azar <- ran_R*sin(ran_ang)
  Ds[i] <- mean(dist(cbind(X.azar, Y.azar)))} ##### Almaceno la información de las 1000
medias para cada repetición
mean(Ds) ##### calculo el valor promedio de las medias de las 1000 repeticiones
# Representación gráfica a partir de un histograma
hist(Ds, xlab= "distancia azar", ylab= "frecuencia", xlim = range(0,1.3))
abline(v = Dobs, col = "red")
rect(Dobs-err,0,Dobs+err,1000,density = NA,col=adjustcolor("red", alpha=0.5))
# Cálculo del valor del estadístico P
P <- length(Ds[Ds < Dobs]) / length(Ds)
```