



ECOLOGÍA E HISTORIA NATURAL DE LA PATAGONIA ANDINA

Un cuarto de siglo de investigación en biogeografía,
ecología y conservación

EDITORES

Estela **Raffaele** - Mónica **de Torres Curth** - Carolina L. **Morales** - Thomas **Kitzberger**



ECOLOGÍA E HISTORIA NATURAL DE LA PATAGONIA ANDINA

Un cuarto de siglo de investigación en biogeografía,
ecología y conservación



ECOLOGÍA E HISTORIA NATURAL DE LA PATAGONIA ANDINA

Un cuarto de siglo de investigación en biogeografía,
ecología y conservación

EDITORES

Estela Raffaele - Mónica de Torres Curth - Carolina L. Morales - Thomas Kitzberger



Con el auspicio de:



RN MINISTERIO DE AGRICULTURA, GANADERÍA Y PESCA
Subsecretaría de Recursos Forestales
GOBIERNO
DE RÍO NEGRO



RN SECRETARÍA GENERAL
Secretaría de Ambiente
y Desarrollo Sustentable
GOBIERNO
DE RÍO NEGRO

ECOLOGÍA E HISTORIA NATURAL DE LA PATAGONIA ANDINA

Un cuarto de siglo de investigación en biogeografía,
ecología y conservación

Editores: Estela Raffaele, Mónica de Torres Curth, Carolina L. Morales y Thomas Kitzberger.

Corrección de estilo: Dra. Sandra Murriello.

Diseño gráfico: Mariano Masariche.

Fotos de tapa (fondo) T. Kitzberger; (superiores de izq. a der.) G. Amico, M. Diez Peña, A. Ladio, H. Pastore, S. Díaz, A. Pauw y M. Rodríguez Cabal. **Foto de contratapa** : A. E. Rovere.

Fotos de solapas: H. Planas.



FUNDACIÓN
DE HISTORIA NATURAL

FÉLIX DE AZARA

Fundación de Historia Natural Félix de Azara

Departamento de Ciencias Naturales y Antropológicas

CEBBAD - Instituto Superior de Investigaciones - Universidad Maimónides

Hidalgo 775 P. 7º - Ciudad Autónoma de Buenos Aires

(54) 11-4905-1100 int. 1228 / www.fundacionazara.org.ar

Impreso en Argentina - 2014

Se ha hecho el depósito que marca la ley 11.723. No se permite la reproducción parcial o total, el almacenamiento, el alquiler, la transmisión o la transformación de este libro, en cualquier forma o por cualquier medio, sea electrónico o mecánico, mediante fotocopias, digitalización u otros métodos, sin el permiso previo y escrito del editor. Su infracción está penada por las leyes 11.723 y 25.446.

El contenido de este libro es responsabilidad de sus autores

Ecología e historia natural de la Patagonia Andina : un cuarto de siglo de investigación en biogeografía, ecología y conservación / Estela Raffaele ... [et.al.]. - 1a ed. - Ciudad

Autónoma de Buenos Aires : Fundación de Historia Natural Félix de Azara, 2014.

256 p. : il. ; 17x23 cm.

ISBN 978-987-3781-01-8

1. Ecología. 2. Historia Natural. I. Raffaele, Estela
CDD 577

Fecha de catalogación: 22/09/2014

*Queremos dedicar este libro a Eddy Rapoport, mentor,
maestro, amigo y “jefe de mantenimiento” que hace 25
años nos reunió en lo que hoy es el Laboratorio Ecotono,
un rico espacio humano de libertad para investigar.*

AGRADECIMIENTOS

Este libro representa el esfuerzo no sólo de los 85 autores sino también de colegas, técnicos, ayudantes, amigos y familiares que de modos diferentes permitieron la concreción de cada una de los más de 200 trabajos de investigación que sustentan la información aquí sintetizada. Además deseamos agradecer la desinteresada lectura crítica por parte de los pares revisores científicos de los capítulos: Lorena Ashworth, Marcelo Aizen, Marcelo Barrera, Alejandro Brown, Marcelo Cabido, Soledad Caracotche, Enrique Chaneton, Claudio Chehebar, Daniel García, Mauro González, Teresita Lomáscolo, Noemí Mazía, Juan J. Morrone, Andrés Moreira Muñoz, Martin Oesterheld, Miguel Pascual, Eduardo Pucheta, Cecilia Smith, Adriana Ruggiero. Nuestro agradecimiento a Sandra Murriello quien con su paciente labor logró mejorar el estilo del libro.

La concreción de este libro no hubiera sido posible sin el apoyo financiero de la Fundación de Historia Natural Félix de Azara, Agencia Nacional de Promoción Científica y Tecnológica (ANPCyT), Rufford Small Grant for Conservation, y los miembros del Laboratorio Ecotono que aportaron fondos durante la primera etapa de elaboración del manuscrito

Las investigaciones reflejadas en este libro fueron posibles gracias al apoyo institucional, financiero y logístico del Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas (CONICET), Instituto de Investigaciones en Biodiversidad y Medio Ambiente (INIBIOMA), Agencia Nacional de Promoción Científica y Tecnológica (ANPCyT), Universidad Nacional del Comahue, Universidad de Buenos Aires, Instituto Nacional de Tecnología Agropecuaria Estación Experimental Bariloche, Administración de Parques Nacionales Delegación Regional Patagonia, Consejo Provincial de Educación de Río Negro, Fundación Antorchas, Sociedad Naturalista Andino Patagónica, University of Colorado, National Science Foundation, International Foundation for Science, Fundación BBVA, American Genetic Association, Comunidad Económica Europea, British Ecological Society, National Geographic Society, Rufford Foundation, Idea Wild, Wildlife Conservation Society, The Canon National Parks Science Scholar Program for the Americas, International Association For Plant Taxonomy, entre otras.

ÍNDICE

13 **INTRODUCCIÓN**

Marcelo A. Aizen

19 **CAPÍTULO 1. LA VEGETACIÓN DE LA REGIÓN ANDINO-PATAGÓNICA TIENE SU HISTORIA**

Cecilia Ezcurra, Andrea C. Premoli, Cintia P. Souto, Marcelo A. Aizen, Marina Arbetman, Paula Mathiasen, María Cristina Acosta, Paula Quiroga

21 **HUELLAS DEL PASADO**

21 **LOS SECRETOS DEL ADN**

22 **EL ADN Y LA HISTORIA DE LAS PLANTAS**

24 **UN RECORRIDO POR LA ERA CENOZOICA**

24 **EVOLUCIÓN DE LAS PLANTAS EN EL MEGACONTINENTE GONDWANA**

24 **¿PLANTAS DE LA ANTIGUA GONDWANA?**

25 **SEPARACIÓN Y ENFRIAMIENTO DE SUDAMÉRICA**

26 **MARES, GLACIARES Y VOLCANES: *Nothofagus*, UN BOSQUE PERSISTENTE**

28 **EL LEVANTAMIENTO DE LOS ANDES**

30 **LAS GLACIACIONES EN PATAGONIA**

31 **PLANTAS SENSIBLES Y TOLERANTES AL FRÍO: ¿DÓNDE SE REFUGIARON?**

33 **LA EVOLUCIÓN DE LAS PLANTAS EN SUDAMÉRICA AUSTRAL**

37 **CAPÍTULO 2. COMUNIDADES DINÁMICAS**

Thomas Kitzberger, Melisa Blackhall, Laura Cavallero, Luciana Ghermandi, Juan Gowda, Karin Heinemann, Estela Raffaele, Javier Sanguinetti, María Laura Suarez, Norlan Tercero Bucardo

38 **¿CÓMO SE INTERPRETA LA DINÁMICA DE LAS COMUNIDADES?**

39 **COMUNIDADES PERTURBADAS**

43 **LOS CLAROS, PROCESOS FUNDAMENTALES PARA EL BOSQUE**

45 **¿BOSQUES “LIMPIOS” O BOSQUES “SUCIOS”?**

45 **DISTURBIOS CLIMÁTICOS: CUANDO LOS ÁRBOLES MUEREN DE PIE**

48 **DISTURBIOS GEOLÓGICOS**

50 **EL FUEGO, UN DISTURBIO PARADOJAL**

52 **LOS ÁRBOLES COMO TESTIGOS DE FUEGOS PASADOS**

54 **LOS PAISAJES RESPONDEN AL RÉGIMEN DE DISTURBIOS**

54 **INVASIÓN DE ÁRBOLES EN EL ECOTONO**

54 **MATORRALIZACIÓN: UN CAMBIO DIFÍCIL DE REVERTIR**

57 **PALO PICHE: ESPERANDO EL DISTURBIO**

60	PLANTAS "INGENIERAS"
60	MODIFICAR RECURSOS Y GENERAR DISTURBIOS
61	SOBREVIVIR, TOLERAR O RESISTIR AL FUEGO
62	LA ESTEPA Y EL FUEGO: UN ABANICO DE ADAPTACIONES Y RESPUESTAS
63	LA VEGETACIÓN TAMBIÉN AFECTA AL FUEGO
64	LOS ANIMALES COMO ACTORES
64	GRANDES HERBÍVOROS
68	ACTORES INVISIBLES: GRANÍVOROS Y COMEDORES DE PLÁNTULAS
70	MÁS SEMILLAS, UN ESCAPE A LA DEPREDACIÓN
73	DINÁMICA DE COMUNIDADES Y CAMBIO GLOBAL
74	REGENERACIÓN DEL BOSQUE Y VARIABILIDAD CLIMÁTICA
75	FUEGO Y CLIMA

79 **CAPÍTULO 3. PLANTAS PARÁSITAS Y PLANTAS NODRIZAS EN LA PATAGONIA**

Cecilia I. Núñez, Romina Vidal-Russell, Guillermo C. Amico, Norlan Tercero-Bucardo

80	EL PARASITISMO ENTRE PLANTAS
81	LOS MÚLTIPLES ORÍGENES DEL PARASITISMO
82	ESPECIES PARÁSITAS DEL BOSQUE TEMPLADO AUSTRAL
	Hemiparásitas
	Parásitos aéreos (muérdagos)
	Parásitos de raíz
	Holoparásitas de raíz
86	LA FACILITACIÓN ENTRE PLANTAS
86	PLANTAS NODRIZAS
89	BALANCE ENTRE FACILITACIÓN Y COMPETENCIA

91 **CAPÍTULO 4. HERBÍVOROS: ACTORES CLAVE**

Juan Gowda, Lucas Garibladi, Gabriela Pirk, Melisa Blackhall, Enrique Chaneton, Manuel de Paz, Soledad Diaz, Gladys Galende, Noemí Mazía, Juan Paritsis, Estela Raffaele, María Andrea Relva y Yamila Sasal

92	HERBIVORÍA EN PATAGONIA
93	LA ACCIÓN DE LOS HERBÍVOROS
94	HERBÍVOROS: LOS RECICLADORES DE ENERGÍA
95	DISTINTOS TIPOS DE HERBÍVOROS
96	MAMÍFEROS HERBÍVOROS
98	OTROS VERTEBRADOS HERBÍVOROS
99	INSECTOS HERBÍVOROS

- 101 LA RESPUESTA DE LAS PLANTAS
105 VARIABILIDAD ESPACIAL Y TEMPORAL EN LA HERBIVORÍA
108 INTERACCIONES ENTRE FUEGO Y HERBÍVOROS

113 **CAPÍTULO 5. INTERACCIONES PLANTA-ANIMAL, LA POLINIZACIÓN**

Vanina R. Chalcoff, Carolina L. Morales, Marcelo A. Aizen, Yamila Sasal, Adriana E. Rovere, Malena Sabatino, Carolina Quintero y Mariana Tadey

- 113 POLINIZACIÓN ANIMAL: UNA RELACIÓN RECOMPENSADA
115 ¿CÓMO SABER SI UNA PLANTA DEPENDE DE POLINIZADORES PARA SU REPRODUCCIÓN?
116 POLINIZADORES DEL BOSQUE
116 POLINIZADORES Y PLANTAS EN RED
119 POLINIZADORES VERTEBRADOS
122 POLINIZADORES INVERTEBRADOS
123 EXPLOTADORES DEL MUTUALISMO PLANTA-POLINIZADOR
123 LADRONES DE NÉCTAR
126 DEPREDADORES AL ACECHO DE POLINIZADORES
127 PERTURBACIONES Y CONSERVACIÓN
128 CUANDO LAS EXÓTICAS INVADEN
129 CUANDO LOS POLINIZADORES INVADEN
130 FUEGO, GANADO Y POLINIZACIÓN
132 MÁS ALLÁ DE LA POLINIZACIÓN

133 **CAPÍTULO 6. INTERACCIONES COMPLEJAS**

Laura Cavallero, Valeria Ojeda, Enrique Chaneton, Alejandro Farji-Brener, Laura Chazarreta, Vanina Chalcoff, Thomas Kitzberger, Natalia Lescano, Lucas Garibaldi, Noemí Mazia, Fernando Caccia, Carla Pozzi, Ana Trejo y Soledad Díaz

- 134 ESPECIES Y RECURSOS CLAVE
135 EL PICAFLOR RUBÍ, UN POLINIZADOR CLAVE
137 LAS AVES COMO CONTROLADORES NATURALES
139 LA VIDA EN LOS HUECOS DE LOS ÁRBOLES
142 LOS INGENIEROS DEL ECOSISTEMA
146 INTERACCIONES TRÓFICAS
149 COMPETENCIA APARENTE
152 MUTUALISMO APARENTE
153 CASCADAS TRÓFICAS
154 REDES DE INTERACCIONES
156 CONSIDERACIONES FINALES

157 **CAPÍTULO 7. IMPACTOS HUMANOS EN LA PATAGONIA**

M. Andrea Relva, María A. Damascos, Patricio Macchi, Paula Mathiasen, Andrea C. Premoli, M. Paula Quiroga, Natalia I. Radovani, Estela Raffaele, Paula Sackmann, Karina Speziale, Maya Svriz, Pablo H. Vigliano

158 **INVASIONES BIOLÓGICAS**

159 **PLANTAS INTRODUCIDAS E INVASORAS**

160 **RIQUEZA DE ESPECIES DE PLANTAS EXÓTICAS**

161 **¿CÓMO SON LAS ESPECIES DE PLANTAS EXÓTICAS?**

161 **ESPECIES DE PLANTAS EXÓTICAS EN MATORRALES**

164 **PLANTACIONES DE CONÍFERAS EXÓTICAS**

169 **ANIMALES INTRODUCIDOS EN PATAGONIA**

169 **INSECTOS EXÓTICOS**

La chaqueta amarilla

El abejorro *Bombus ruderatus*

La avispa de papel

171 **MAMÍFEROS INTRODUCIDOS Y SUS IMPACTOS**

Ganado vacuno

Ciervos exóticos

174 **SALMÓNIDOS INTRODUCIDOS Y SUS IMPACTOS**

176 **UN HÁBITAT FRAGMENTADO**

176 **RESPUESTAS A LA FRAGMENTACIÓN**

178 **RUTAS Y CAMINOS: IMPACTOS SOBRE LAS ESPECIES NATIVAS Y EXÓTICAS**

180 **HERBÍVOROS AMENAZADOS POR LA CAZA**

182 **CONCLUSIONES**

183 **CAPÍTULO 8. CONSERVACIÓN Y RESTAURACIÓN**

Adriana E. Rovere, Melisa Blackhall, Laura Cavallero, María Damascos, Dora Grigera, Ana C.A. Masini, Maya Svriz y Norlan Tercero-Bucardo

187 **¿USO SUSTENTABLE Y CONSERVACIÓN *IN SITU*?**

188 **RESPUESTAS PARA LA DEGRADACIÓN**

192 **RESTAURACIÓN ECOLÓGICA EN PATAGONIA**

201 **CONSERVACIÓN Y EDUCACIÓN**

202 **DESAFÍOS A FUTURO**

205 **CAPÍTULO 9. EL PAISAJE PATAGÓNICO Y SU GENTE**

Ana H. Ladio y Soledad Molares

208 **BREVE HISTORIA DE HABITANTES Y RECURSOS**

209 **DESPUÉS DE LA CONQUISTA**

214	¿QUÉ SABEMOS DE LO QUE LA GENTE SABE DE NUESTROS RECURSOS?
215	COMER Y SANARSE CON PLANTAS
220	CONEXIÓN CON LA NATURALEZA: NUEVAS ESTRATEGIAS
222	EL CAMINO DE LA CONSERVACIÓN BIOCULTURAL

**227 CAPÍTULO 10. ESTRATEGIAS REPRODUCTIVAS EN PLANTAS Y
ANTIESTRATEGIAS ALIMENTARIAS EN *HOMO SAPIENS***

Eddy Rapoport

227	ESTRATEGIAS REPRODUCTIVAS
230	¿ANTIESTRATEGIAS?
232	¿MALEZAS SUREÑAS?
233	LAS PRIMERAS EXPERIENCIAS PATAGÓNICAS
235	OFERTA ALIMENTARIA EN LAS CALLES DE BARILOCHE
237	¿CUÁNTAS ESPECIES DE PLANTAS COMEMOS Y CUÁNTAS EXISTEN?
239	REFERENCIAS
241	GLOSARIO
243	LISTA BIBLIOGRÁFICA DE RESPALDO
252	AUTORES Y FILIACIONES

INTRODUCCIÓN

Marcelo A. Aizen

EL CERCO VERDE DE LOS ANDES

Visto desde el espacio, el extremo sur del continente americano aparece como una región primordialmente amarronada. Es la extensa y semiárida estepa Patagónica, un bioma dominado por pastos y arbustos bajos, que ocupa la mayor parte de esta región y que se extiende desde el Océano Atlántico hasta los primeros contrafuertes de los Andes australes. Sin embargo, si se mira con más detalle también se puede observar una estrecha franja verde, de 100 a 250 km de ancho, a lo largo de la costa del Océano Pacífico. Es el bosque andino-patagónico que se extiende por más de 2500 km entre los 35° y 55° de latitud S, en el sur de la isla de Tierra de Fuego, donde termina el continente. Compartido por Argentina y Chile, este es un bioma único en términos de su biodiversidad y de los procesos que le han dado lugar.

¿Por qué un bosque? La Cordillera de los Andes representa una barrera a los vientos que a esas latitudes soplan principalmente del oeste; vientos cargados de la humedad que recolectan a lo largo de su recorrido a través del Océano Pacífico. Al ser forzado a subir por las laderas de las montañas, este aire húmedo se enfría disminuyendo su capacidad de retener agua, la que se desprende en forma de lluvia o nieve. La alta precipitación, que en algunos sitios puede

fácilmente superar los cuatro metros anuales, y suelos ricos en nutrientes, asociados a una alta actividad volcánica, favorecen el crecimiento de árboles y de otras formas de vida vegetal, que es lo que define la estructura de un bosque. Sin embargo, éste no es un único bosque sino un mosaico de distintas comunidades vegetales que se suceden a lo largo de los abruptos gradientes de precipitación y temperatura que se generan a medida que uno se mueve de oeste a este a través de la cordillera (menor precipitación), desde el nivel mar hasta las altas cumbre y desde las latitudes medias hacia zonas subantárticas (menor temperatura). Pero también nos podemos preguntar, ¿qué tienen de particular estos bosques australes que lo distinguen de otros bosques templados? O dicho de otra forma, ¿por qué en esta región tenemos bosques dominados por árboles del género *Nothofagus* (los coihues, ñires y lengas) similares a árboles que habitan áreas templadas y tropicales de Oceanía y no, por ejemplo, bosques de pinos, abetos, o abedules tan frecuentes y extensos en zonas templadas del hemisferio Norte? Para responder esta pregunta debemos remontarnos a épocas remotas cuando se originaron las plantas con flor, hace más de 65 millones de años; una época en la que Sudamérica era parte de un continente más extenso que incluía a lo que es actualmente la Antártida, Nueva Zelandia, y Australia, y dentro del cual había un intercambio flui-

do de especies originadas en distintos sitios de ese super-continente. También debemos comprender cómo era el clima en esa época, y cómo el mismo fue cambiando a lo largo del tiempo. Hace cerca de 20 millones de años Sudamérica se desprendió de la Antártida y comenzó a levantarse la cordillera de los Andes, dos eventos geológicos que determinaron el enfriamiento y la creciente aridez de esta región, y como consecuencia la extinción de muchas especies y el aislamiento de esta masa boscosa austral. Este aislamiento se produjo principalmente por la aparición de los biomas áridos aledaños: la estepa patagónica hacia el este, y el desierto altoandino en las cumbres y fillos de las montañas. Más recientemente, la variación climática asociada a las repetidas glaciaciones que ocurrieron durante el último millón de años, no sólo modeló el paisaje donde se desarrolla el bosque actual, sino que determinó las repetidas contracciones y expansiones del bosque con consecuencias sobre la distribución de las especies sobrevivientes. El registro de los cambios climáticos ocurridos al menos durante los últimos 3.000 años ha quedado impreso, como en las hojas de un libro, por ejemplo, en los anillos del alerce, el segundo ser viviente más longevo del mundo. Por último, el hombre, presente en esta región desde hace miles de años, modificó los regímenes de perturbaciones que caracterizan la dinámica de este mosaico boscoso a través de sus actividades de caza y recolección, mientras que la llegada de los europeos a esta región hace poco más de un siglo, marcó el comienzo de una era de acelerados cambios en el uso de la tierra e introducción de especies. Estas actividades humanas representan, hoy en día, amenazas crecientes a la identidad e integridad del bosque andino-patagónico y de los biomas aledaños.

Aunque los árboles y otras formas de vida vegetales, como hierbas, arbustos y enredaderas, definen la estructura de un bosque, un bosque es más que las plantas que forman su arquitectura. El bosque también

está habitado por animales, tanto vertebrados como invertebrados, e innumerables especies de hongos, líquenes, y bacterias. Las especies de todos estos grupos cumplen funciones que determinan que el bosque andino-patagónico exista como tal. Por ejemplo, la mayoría de los árboles tienen hongos asociados a sus raíces, *micorrizas*, que contribuyen en forma esencial a la absorción de agua y nutrientes por parte de la planta. Por otro lado, la reproducción de la mayoría de las plantas depende de animales que transfieren el polen entre flores y que dispersan las semillas contenidas en los frutos que éstas producen. La historia remota y reciente también ha determinado qué especies animales asociadas, por ejemplo aves, se encuentran en estos bosques, sus sonidos característicos, como el cantar del chucao, y la existencia de una serie de interacciones entre especies, algunas de las cuales son imposibles de observar en cualquier otro lugar del mundo. Este es el caso del quintral, una planta parásita, cuyas llamativas flores rojas son visitadas y polinizadas durante el invierno, incluso en medio de copiosas nevadas, por el picaflor rubí, el único picaflor residente, y sus semillas dispersadas durante el verano por el monito del monte, un pequeño marsupial arbóreo más emparentado con los canguros australianos que con las comadrejas americanas. En consecuencia, la identidad del bosque andino-patagónico está determinada por mucho más que una lista de especies, sino que la singularidad de esta identidad también está intrínsecamente relacionada con la rica y compleja historia evolutiva y biogeográfica de estas especies y de sus interacciones.

EL “POR QUÉ” Y EL “PARA QUIÉN” DE ESTE LIBRO

Entre montañas, volcanes, lagos y glaciares, el antiguo bosque andino-patagónico se desarrolla en una región de deslumbrante belleza paisajística en el que el bosque mis-

mo y la región altoandina son parte de este atractivo. Es así que este bioma no sólo genera beneficios económicos indirectos, por ejemplo, preservando la calidad del agua y evitando la erosión de los suelos, sino también beneficios directos a través del turismo y de las distintas actividades recreativas que en el mismo se realizan. Por otro lado la lindante estepa patagónica es un área de explotación ovina extensiva y, más recientemente, forestal, que posee un atractivo casi legendario en el imaginario colectivo. Si bien existen numerosas reservas que protegen retazos de estepa y bosque, tanto en Argentina como en Chile, la deforestación, los incendios, la forestación con especies exóticas, particularmente con pinos, la ganadería e introducción de muchas otras especies de origen exótico representan impactos humanos crecientes que afectan tanto las áreas no protegidas como aquellas que lo son. La generación y divulgación de conocimiento sobre la historia natural y ecología de esta región pueden contribuir a crear conciencia sobre estas amenazas, y justificar la preservación estos biomas patagónicos para las generaciones futuras.

Los autores de este libro somos un grupo de científicos, en su mayoría perteneciente al Laboratorio Ecotono de la Universidad Nacional del Comahue y el CONICET, que desde hace más de 25 años realizamos investigaciones sobre distintos aspectos de la ecología y evolución de los biomas terrestres del noroeste de Patagonia. A lo largo de estos años, hemos interactuado frecuentemente con la Administración de Parques Nacionales, guías turísticos, turistas, maestros y profesores, y estudiantes de primaria y secundaria. Esta interacción ha ocurrido tanto a través de distintas actividades formales (por ejemplo, talleres y charlas), e informales (por ejemplo, encuentros en la naturaleza mientras realizamos nuestro trabajo de campo). En todas estas ocasiones percibimos un creciente interés en conocer nuestro trabajo y por comprender más cabalmente el origen y funcionamientos de

los ecosistemas de esta región, más allá del nombre de las especies. En muchos casos, nos han pedido en forma concreta poder contar con un documento que sintetice los resultados de nuestro trabajo, demanda que creemos cubrir con este libro.

Por esta razón, escribimos este libro desde nuestro propio aprendizaje con el objetivo que el mismo sea de interés del público general y de otros colegas. Pretendemos que este libro brinde información de “primera mano” (avalada por unas 200 publicaciones científicas que se listan al final del libro) sobre los biomas terrestres del noroeste de Patagonia a cualquier persona que esté interesada en la historia natural de esta región. Este es un libro enfocado más en satisfacer la curiosidad de los “porqués”, que la de los “quiénes”, “dónde”, y “cuándo”. Creemos que el conocimiento que se puede transmitir a través de las respuestas de los “porqués” es el más efectivo para crear conciencia. En este caso particular, conciencia acerca de qué clase de patrimonio natural representan estos biomas australes, que perdemos cuando los mismos se talan o degradan, y qué ganamos cuando los conservamos, restauramos, y manejamos en forma racional.

HOJA DE RUTA

Este libro propone un viaje por “lugares” conocidos por los autores a partir de nuestra experiencia como investigadores. A lo largo de diez capítulos que abarcan temáticas muy diversas, los lectores podrán experimentar en un lenguaje accesible, lo que aprendió cada uno de nosotros en su búsqueda de respuestas a los distintos interrogantes que nos hemos planteado sobre cómo se originaron y funcionan los ecosistemas terrestres del oeste de la Patagonia. Es así que la información fluye sin intermediarios entre “descubridor” y “lector”. Este es un relato basado en nuestro trabajo de hacer preguntas y buscar respuestas, y en consecuencia, este libro provee una vi-

sión alternativa a las que comúnmente se pueden encontrar en la mayoría de las así llamadas “guías de naturaleza”, más enfocadas en describir las especies que habitan un cierto bioma que en entender su origen y funcionamiento. Este libro también incluye explicaciones sobre muchos de los paradigmas de la ecología y evolución como disciplinas científicas que trascienden los ecosistemas foco de nuestros estudios. Es así que a lo largo de su lectura los lectores podrán comprender el marco teórico en el que se encuadran nuestras preguntas y por qué creemos que las mismas son relevantes para el avance científico.

La organización del libro es la siguiente: la mayoría de los capítulos contienen una línea argumental principal donde se explican conceptos y recuadros donde se enfatizan ejemplos y síntesis de estudios específico. Los dos primeros capítulos (1 y 2) tienen su foco en el origen y funcionamiento del bosque. En el Capítulo 1, se relacionan los eventos geológicos y climáticos que ocurrieron durante los últimos 65 millones de años con el origen del bosque en términos de su composición florística, y también con el origen de los biomas áridos del sur de Sudamérica. De esta forma, veremos la influencia que ha tenido la existencia del megacontinente de Gondwana, su desmembramiento, y la elevación de los Andes sobre el origen y conformación de la flora actual del bosque andino-patagónico a partir de una flora ancestral típicamente tropical. El Capítulo 2 tiene como eje el comprender la dinámica de los bosques y de la vegetación de las zonas de transición con los biomas alledaños, esto es la estepa y el desierto altoandino. Interrogantes sobre cómo se regeneran o modifican estos bosques luego de una perturbación, o cómo distintas combinaciones de perturbaciones (por ejemplo, fuego, ganado, vulcanismo, etc.) y factores climáticos, pueden determinar la existencia de diferentes comunidades vegetales, encontrarán respuesta en este capítulo. De esta forma, el primer capítulo nos brinda-

rá una visión histórica de largo plazo y de gran escala del bosque, y el segundo la de más corto plazo y de escalas espaciales más pequeñas que nos ayudará a entender el rol que tienen los distintos factores ambientales que determinan la existencia de un mosaico de diferentes tipos de vegetación más que la de un bosque uniforme.

Los cuatro capítulos siguientes (3 a 6) tienen como tema común las interacciones que existen entre diferentes especies, y la importancia que tienen estas interacciones no sólo en la supervivencia de las especies involucradas, sino también en el mantenimiento de la biodiversidad y de la integridad del ecosistema en general. El Capítulo 3, nos introducirá al fascinante mundo de las plantas parásitas, las que se benefician tomando directamente recursos (ya sea agua, nutrientes, o hidratos de carbono) de las raíces o, más comúnmente, de las copas de otras plantas hospedadoras con las que establecen conexiones íntimas y directas. Estas plantas parásitas tienen usualmente el efecto de incrementar la mortalidad de los árboles y arbustos parasitados, pudiendo influenciar la dinámica y composición del bosque. Dentro de las interacciones planta-planta, en este capítulo también se describen relaciones más inespecíficas entre plantas que no establecen conexiones directas, pero cuya supervivencia depende del establecimiento previo de otras plantas que actúan como “nodrizas”. Estas nodrizas pueden proveer beneficios diversos, actuando como defensa contra herbívoros y particularmente creando condiciones favorables para el establecimiento y crecimiento de las plantas que son “nodrizadas” (por ejemplo, suelos bajo la nodriza con mayor contenido de humedad y nutrientes). Estas relaciones de facilitación son particularmente frecuentes en sistemas con un alto grado de estrés ambiental como los que se dan en la estepa patagónica y en el desierto altoandino. Por otro lado, el Capítulo 4 nos introduce al tema de la herbivoría y su importancia en el funcionamiento del bosque. Este es un tipo

de interacción entre plantas y animales que consumen las partes vegetativas de las plantas (hojas, tallos, etc.). Las partes verdes de las plantas sirven como alimento a una alta diversidad de vertebrados, insectos y otros invertebrados, que a través de la evolución han desarrollado morfologías y estilos de vida adaptados a ingerir y digerir distintos tejidos vegetales. Los herbívoros a su vez representan el alimento de otros animales, los carnívoros, y por eso esta interacción es fundamental en el funcionamiento de los distintos ecosistemas, incluidos los patagónicos, y generadora y sustentadora de biodiversidad. Los factores climáticos también actúan como moduladores importantes de este tipo de interacción, mientras que los ungulados introducidos (por ejemplo, el ganado vacuno), a través del ramoneo, puede tener efectos de alto impacto sobre la dinámica del bosque. El capítulo 5, por otro lado, está enfocado en una interacción planta-animal, que a diferencia de la herbivoría, es de beneficio mutuo para ambos participantes de la interacción: la polinización. Las plantas son sésiles; en consecuencia, la mayoría de las especies vegetales que producen flores dependen de animales que transporten el polen de una flor a otra. La fusión de las gametas contenidas en el polen y los óvulos resulta en la producción de semillas, que es el medio por el cual las plantas se reproducen sexualmente. Los animales, mayormente insectos y algunos vertebrados, reciben alimento en forma de néctar y polen por este servicio. Este capítulo explora la importancia de este tipo de interacción mutualista en el ámbito del bosque andino-patagónico y cómo puede ser “explotado” tanto por plantas que no ofrecen recompensa alguna, o animales que consumen polen pero no polinizan. Cada interacción puede tener efectos sobre otras interacciones. Por ejemplo, los herbívoros pueden reducir la densidad de las plantas afectando así el número de flores, o los recursos de los que dispone cada planta individual para producir flores, o el néctar que secretan las mis-

mas. Esta reducción en el número de flores y/o los recursos que provee cada flor puede impactar negativamente sobre el número de visitas de los polinizadores limitando la deposición de polen y el éxito reproductivo de las plantas.

El cómo algunos tipos de interacciones modifican o modulan otro tipo de interacciones en el ámbito del bosque andino-patagónico es el tema en el que está enfocado el Capítulo 6. En su conjunto estos cuatro capítulos brindan una visión de cómo los distintos tipos de interacciones entre especies contribuyen a que un ecosistema funcione.

Los últimos cuatro capítulos (7 a 10) están enfocados en la interacción hombre-naturaleza, comprendiendo tanto el impacto que las distintas actividades humanas tienen sobre la biodiversidad y funcionamiento de los ecosistemas del noroeste de Patagonia, como la de estos ecosistemas como proveedores de recursos y servicios. Uno de los impactos más importantes, tema del Capítulo 7, es el efecto que han tenido las múltiples introducciones de especies, mayormente de origen europeo, sobre la fauna y la flora nativa de esta región. Por ejemplo, se estima que un tercio de las especies de plantas con flor que se pueden encontrar hoy en día creciendo en forma silvestre en el Parque Nacional Nahuel Huapi son exóticas. Varias especies de plantas (por ejemplo, el pino oregón) y animales (por ejemplo, el ciervo colorado) han prosperado en esta región convirtiéndose en invasoras con capacidad de alterar profundamente la dinámica del bosque. Otro efecto discutido en este capítulo es el de la fragmentación de hábitat, que sucede cuando un hábitat continuo es reducido a unos pocos remanentes aislados más pequeños. Este proceso puede afectar no sólo la diversidad que existía originalmente, sino también alterar los procesos que sostienen esta diversidad. Como se mencionó anteriormente, una proporción significativa de la región del NO de Patagonia se encuentra bajo algún estatus de conservación ya sea Parque Nacional, o

Reserva Provincial, Municipal o Privada. Sin embargo, aún dentro de estas reservas las actividades humanas tienen un alto impacto, y hoy existen áreas extensas con un alto grado de degradación. Qué estrategias se pueden seguir para conservar la biodiversidad y asegurar el funcionamiento de los ecosistemas es el tema del Capítulo 8. En casos extremos de degradación y pérdida de biodiversidad, sólo queda la posibilidad de restaurar el ecosistema a través de la reintroducción de algunas especies clave. Existen algunas experiencias de este tipo en el ámbito del bosque andino-Patagónico que son descriptas en este capítulo. La región del noroeste de Patagonia ha estado habitada por miles de años, primero por aborígenes cazadores y recolectores, y más recientemente por el hombre blanco. La historia del poblamiento y los cambios que ocurrieron en el uso de los recursos naturales de esta región desde su poblamiento es el tema central del Capítulo 9. Este capítulo relata el cambio de paradigma en el uso de la biodiversidad de esta región, de uno más a uno menos sustentable, que cambió con la llegada del hombre europeo.

Por último, el libro cierra con un capítulo especial (Capítulo 10), cuyo autor es Eddy Rapoport, mentor y creador del Laborato-

rio Ecotono, donde la mayor parte de las ideas de los capítulos anteriores fueron forjadas. En este capítulo, con un lenguaje ameno, condimentado con una cuota de humor y con anécdotas personales, Eddy hace un breve recorrido por la génesis de algunas de sus ideas, los obstáculos con los que se encontró en este camino y de qué forma intentó contestarse a sus preguntas. El capítulo cierra con una de sus últimas contribuciones científicas, a través del análisis de cómo la pérdida de conocimiento ancestral repercute en un uso no adaptativo de los recursos, y nos reta a consumir menos lechuga del supermercado e incorporar a nuestra dieta malezas -o, como a él le gusta llamarlas "buenezas"-, muchas de ellas especies introducidas, que crecen espontáneamente alrededor nuestro. Esta propuesta tiene como beneficios no sólo un uso más eficiente de los recursos alimenticios, sino también una mayor apreciación de los beneficios directos que nos provee la biodiversidad.

Es así que a lo largo de estos cuatro últimos capítulos, no sólo nos enfocaremos en los problemas ambientales de esta región del planeta en particular, sino en las posibles soluciones que podrían mitigar los impactos del hombre en el noroeste de la Patagonia.

LA VEGETACIÓN DE LA REGIÓN ANDINO-PATAGÓNICA TIENE SU HISTORIA

Cecilia **Ezcurra**, Andrea C. **Premoli**, Cintia P. **Souto**, Marcelo A. **Aizen**, Marina **Arbetman**, Paula **Mathiasen**, María Cristina **Acosta**, Paula **Quiroga**

¿Cómo se formaron los extensos bosques que hoy cubren las laderas andinas? ¿Siempre hubo estepa en la meseta patagónica? ¿Cuál es el origen de las especies de plantas que nos rodean? En un planeta con continentes en movimiento y con climas cambiantes la vegetación actual tiene una historia que hoy podemos interpretar con los elementos que la genética y la geología nos aportan.

La gran diversidad de plantas y ecosistemas que encontramos actualmente en los ambientes andino-patagónicos está relacionada a la compleja historia biogeográfica del sur de Sudamérica. Los cambios geológicos y climáticos que ocurrieron en los últimos 65 millones de años (65 Ma) durante la **Era Cenozoica** fueron descomunales. Durante esta era geológica, se originaron y/o diversificaron la mayor parte de los grupos de mamíferos, de aves y de las plantas con flores, conocidas como *angiospermas*, modificándose así también tanto las interacciones entre organismos como las relaciones planta-polinizador.

A lo largo de esos 65 millones de años, la Tierra experimentó cambios climáticos

que incluyeron desde calentamiento global generalizado, con los polos libres de hielo, hasta frío extremo y extensas glaciaciones, con inmensos mantos de hielo cubriendo gran parte de los continentes. Ocurrieron también levantamientos de cordilleras y oscilaciones en los niveles oceánicos que determinaron inmensas inundaciones e intrusiones marinas que separaron y aislaron vastas regiones de los continentes. Además, los continentes australes (África, Antártida, Australia, Sudamérica), que unidos formaban el megacontinente Gondwana, se separaron y ocuparon sus lugares actuales (Figura 1a).

Todos estos acontecimientos tuvieron un efecto significativo sobre el origen y la his-

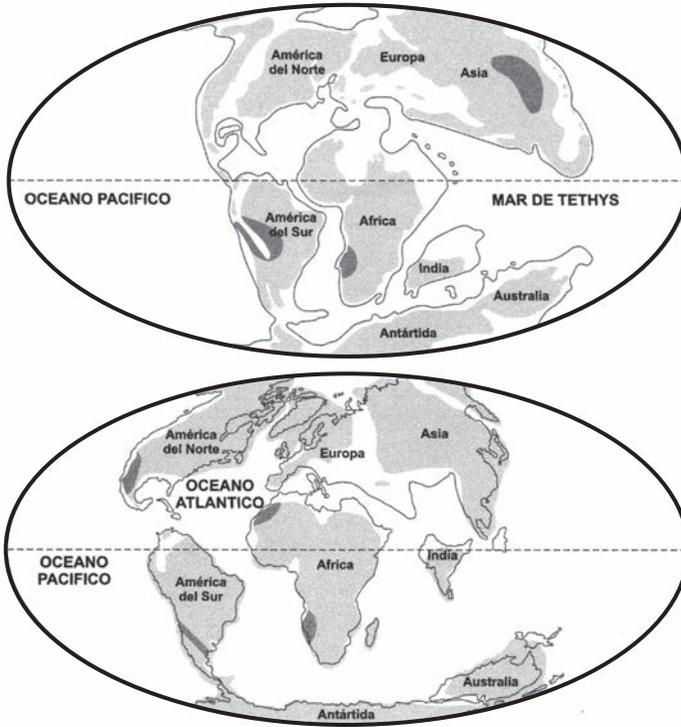


Figura 1a: Posición de los continentes durante el Cenozoico Inferior (arriba: inicios del Paleoceno, y a mediados del mismo (abajo: Eoceno Medio). En blanco se indican ingresiones marinas y en gris oscuro zonas áridas (Gráfico modificado de <http://en.wikipedia.org/wiki/Gondwana>).

Era	Periodo	Épocas	Edad (millones de años)	Principales Eventos	
Cenozoico	Cuaternario*	Holoceno	0,0117	Final de la Era de Hielo y surgimiento de la civilización actual.	
		Pleistoceno		Ciclos de glaciaciones. Extinción de megafauna. Evolución de los humanos Modernos.	
	Neógeno		1,806 2,588		
		Plioceno		Formación del istmo de Panamá. Mantos de hielo en Groenlandia y el Ártico. Clima similar al actual	
	Mioceno		23,03	Deseacación del Mediterráneo. Reglaciación de la Antártida.	
	Paleógeno	Oligoceno		33,9	Origen de los Alpes, Pirineos e Himalaya. Formación de la Corriente Circunpolar Antártica. Congelación de la Antártida. Familias modernas de animales y plantas.
		Eoceno		55,8	Extinción masiva hacia el final. India colisiona con Asia. Máximo térmico del Paleoceno-Eoceno. Disminuye la concentración de CO ₂ .
		Paleoceno		65,5	Continentes con aspecto actual. Clima cálido y húmedo unificado. Diversificación de animales y plantas.

Figura 1b: Periodos, épocas y eventos de la historia de la tierra durante la era Cenozoica. Gráfico modificado de International Stratigraphic Chart, International Commission on Stratigraphy 2010.

*El límite inferior del periodo cuaternario todavía no se ha decidido. Su base podría estar entre 2,59 y 1,81 millones de años.

toria de los distintos grupos de plantas del sur de Sudamérica, dejando una huella evidente en la composición y diversidad de la flora actual.

HUELLAS DEL PASADO

Pero, ¿cómo se puede conocer el pasado evolutivo y biogeográfico de las plantas? Una manera de reconstruir esa historia es estudiar los fósiles, que pueden ser tanto estructuras pequeñas, como granos de polen, u órganos visibles a simple vista, como hojas o flores. Estos fósiles pueden ser identificados como especies actuales o como ya extintas, en cuyo caso se podría tratar de los antepasados de las plantas que actualmente encontramos. Cuando se determinan la edad y ubicación geográfica de los fósiles se puede reconstruir la historia que tuvieron las plantas en un lugar.

Otra forma de reconstruir la historia de las plantas es analizar las características morfológicas, biogeográficas y/o el material genético de las especies actuales. El material genético contenido en el ADN (ácido desoxiribonucleico) acumula errores conocidos como *mutaciones* en sitios en que no poseen información vital para los individuos que los portan y que, por lo tanto, no afectan su supervivencia. Estos cambios pueden utilizarse como huellas para reconstruir eventos que ocurrieron en el pasado.

LOS SECRETOS DEL ADN

¿Cómo “sabe” una planta que tiene que ser planta? Y no sólo eso, ¿cómo “sabe” que tiene que ser una araucaria y no un pino? ¿Cómo crece un organismo y luego da origen a organismos de su misma especie y no de otra? La respuesta está, en parte, en una molécula llamada ADN que se encuentra dentro de todas las células de los seres vivos, sean éstos animales, plantas, hongos o bacterias. El ADN se transmite de padres

a hijos en el momento de la reproducción para que cada especie mantenga su identidad. Sin embargo, dentro de cada especie hay ciertos rasgos que varían de un individuo a otro. Por ejemplo, nosotros somos todos seres humanos, pero hay altos, bajitos, de ojos oscuros y claros, etc. Con las plantas, los animales y todos los seres vivos ocurre lo mismo; si bien todos los pinos son pinos, las araucarias, araucarias, y las truchas, truchas, no todos ellos son iguales entre sí. Esa variación entre especies diferentes y dentro de cada especie tiene su correlato en distintas partes del ADN.

El ADN tiene dos zonas fundamentales. Hay partes que tienen la información para producir, por ejemplo, una proteína que va a formar parte de un tejido. Esta parte del ADN tiene información, que es traducida en un idioma que la célula entiende produciendo ese “algo”, se dice que codifican para ese “algo” y recibe el nombre de *ADN codificante*. Por otro lado, hay otras zonas del ADN que pueden estar intercaladas con las *codificantes*, que son las *no codificantes*. Estos fragmentos de ADN no están implicados en la producción de moléculas o su función no es conocida hasta el momento. Si se produce un error, comúnmente conocido como *mutación*, en una zona *codificante*, el error puede cambiar el rumbo “normal” de la función para el cual ese producto estaba destinado, o llegar a ser fatal. En cambio, si se produce un error en la zona *no codificante*, o no se produce ningún cambio, o el error no es tan notable o tan grave para ese organismo. Afortunadamente, la persistencia de las características específicas es posible porque el ADN tiene una batería de armamento que juega generalmente a su favor. Si se comete un error en la copia del ADN hay otras moléculas que se encargan de corregir esos errores para que no generen problemas en el organismo o se transmitan a las siguientes generaciones. Sin embargo, estos controles son más estrictos en las zonas del *ADN codificante*, porque es ahí donde más problemas puede causar cualquier modifi-

cación, con lo cual la cantidad de cambios (*mutaciones*) soportables que se producen en la zona *codificante* es mucho menor que las que se producen en la zona *no codificante*.

Nos interesa conocer la variabilidad de las zonas del ADN porque, según se ha documentado para muchas especies, cuanto más diversos sean los individuos de una misma especie, mayor será la posibilidad de sobrevivir en caso de una catástrofe, como una peste o un cambio climático drástico. Por otro lado, si todos los individuos de una especie fuesen iguales en términos genéticos, es muy probable que todos respondieran de forma similar frente a un cambio. Si ese cambio es muy radical, o esos organismos no pueden responder favorablemente, toda la especie podría desaparecer o persistir en número reducido.

EL ADN Y LA HISTORIA DE LAS PLANTAS

En general, los organismos de numerosas especies de plantas y animales conviven interactuando entre sí, en grupos denominados poblaciones. El ADN es comúnmente utilizado como una herramienta para conocer distintos aspectos de las poblaciones. Por ejemplo, ¿qué tan distintos son los organismos de una misma especie que crecen en una zona geográfica extensa? Nuestros estudios genéticos nos han permitido conocer la respuesta a esta pregunta para el caso de la lenga (*Nothofagus pumilio*). Esta es una especie arbórea con una amplia distribución geográfica que crece en las montañas del sur de Argentina y Chile. Hemos visto que a lo

largo de su distribución hay secuencias del ADN de los árboles de lenga que muestran que las poblaciones ubicadas a distintas latitudes difieren genéticamente debido a una barrera geográfica antigua, de hace unos 30 millones de años atrás. Vale decir, la información genética nos permitió revelar diferencias biogeográficas e históricas importantes entre poblaciones de una misma especie. Y, aunque las poblaciones de lenga se vean parecidas a simple vista, la genética reveló diferencias entre ellas que deben ser tenidas en cuenta para preservar la especie (Figura 2).

Así, por ejemplo, si poblaciones que actualmente están distribuidas formando un bosque continuo estuvieron separadas por alguna barrera en el pasado, presentarán diferencias en el ADN debido a mutaciones que ocurrieron al azar y que se acumularon por efecto del aislamiento. El análisis del ADN nos permite inferir si las poblaciones estuvieron separadas por mucho tiempo o poco tiempo de acuerdo a si acumularon muchas o pocas diferencias. Además, podremos calcular a qué velocidad ocurrieron esos cambios y su relación con el tiempo que dichas poblaciones estuvieron separadas. Aunque estas fechas pueden ser medidas en unidades arbitrarias, también pueden calibrarse en millones de años utilizando el registro fósil u otra información geológica. Por ejemplo, análisis de ADN de plantas cuyo origen se remonta al megacontinente Gondwana y que tienen un registro fósil incompleto, al ser combinados con información geológica, han permitido dilucidar su historia y las relaciones de parentesco entre las especies (*filogenia*) con relativa exactitud (Recuadro 1).

Población/Posición	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31	32	33
Norte	A	A	A	G	T	A	G	A	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	A	C	A	C	G	A	A	T
Sur	A	A	A	G	T	A	G	A	G	G	A	G	A	A	G	T	A	G	A	A	G	G	A	G	A	C	A	C	G	A	A	T	

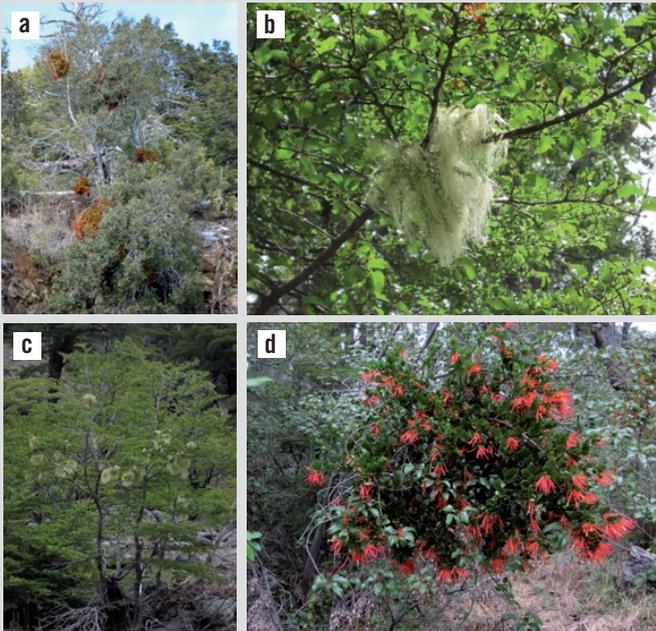
Figura 2: Secuencias de ADN de lenga de poblaciones ubicadas a distintas latitudes. La secuencia de abajo posee un fragmento adicional de una longitud de 17 pares de bases que se puede considerar como mutaciones acumuladas a lo largo del tiempo. Cada letra con su color indica una de las cuatro bases que conforman el ADN (A: adenina, C: citosina, G: guanina y T: timina).

Recuadro 1. Plantas parásitas de Patagonia, un posible origen gondwánico

Romina Vidal Russell

Las plantas parásitas son aquellas que se conectan a otras plantas para vivir (Capítulo 3). En Sudamérica encontramos tres familias de plantas parásitas emparentadas: la de los farolitos chinos (*Misodendraceae*), la de los quintrales (*Loranthaceae*) y la del codocoipo (*Santalaceae*).

La familia *Misodendraceae* nuclea parásitos aéreos a los que se denomina *muérdagos*, mientras en las otras familias se encuentran además parásitos de raíz. Las *Misodendraceae* existen sólo en Sudamérica, por lo que la familia es *endémica* de aquí. Análisis filogenéticos de las especies actuales permitieron estimar que esta familia se originó hace 80 millones de años. En esa época Sudamérica y Australia estaban conectadas a través de la Antártida, en tanto Nueva Zelanda comenzaba a derivar hacia su posición actual. Debido a la ausencia de fósiles no podemos saber qué características tenían las especies de esa época, ni si la familia tenía una amplia distribución en Gondwana o si estaba restringida al oeste del megacontinente (Sudamérica). Sin embargo, sabemos que las ocho especies actuales de esta familia se diversificaron en el Oligoceno tardío (hace 28 millones de años). Se estima que las *Loranthaceae* tuvieron su origen hace 25 a 20 millones de años. De este modo serían las *Misodendraceae* las primeras en adquirir el hábito de parasitismo aéreo. Por su parte, las *Santalaceae* del bosque templado del sur de Sudamérica poseen un origen gondwánico, y están emparentadas (comparten un ancestro) con miembros australianos. Los parásitos de raíz y aéreos, surgieron aproximadamente hace 60 y 50 millones de años, respectivamente. Dado que los tiempos estimados de origen de las *Santalaceae* y *Loranthaceae* coinciden con los tiempos geológicos de separación de los continentes, se cree que la deriva de los continentes que formaban Gondwana y el surgimiento de barreras geográficas (**vicianza**) determinaron que se acumulen diferencias genéticas entre los grupos australianos y sudamericanos de estas familias, generando las especies que encontramos hoy en nuestros bosque.



Árbol de maitén parasitado por el muérdago quintral (a); detalle del muérdago *Misodendrum linearifolium* frutificado (b); árbol de *Nothofagus* parasitado por el muérdago *Misodendrum linearifolium* (c) y quintral en flor (d). Fotos: G. C. Amico y R. Vidal-Russell.

UN RECORRIDO POR LA ERA CENOZOICA

La Era Cenozoica se puede dividir en dos periodos el *Paleógeno* y el *Neógeno*, los que a su vez se subdividen en épocas. El *Paleógeno* (“de origen antiguo”) comprende el *Paleoceno*, *Eoceno* y *Oligoceno*, en tanto el *Neógeno* (“de origen nuevo”) comprende el *Mioceno*, *Plioceno*, *Pleistoceno* y *Holoceno*, época que dura hasta la actualidad. Algunas clasificaciones consideran que estas dos últimas épocas, Pleistoceno y Holoceno, pertenecen a un tercer período: el *Cuaternario* (Figura 1b).

A continuación se describen los periodos y sus épocas con los principales eventos geológicos y climáticos que afectaron la historia de las plantas del sur de Sudamérica junto a ejemplos estudiados en nuestros trabajos recientes.

EVOLUCIÓN DE LAS PLANTAS EN EL MEGACONTINENTE GONDWANA

En el periodo comprendido entre los 144 y los 65 Ma Sudamérica estaba todavía unida a África y a la Antártida, con las que formaba parte del gran continente de Gondwana, y estaba separada de América del Norte. Al inicio de la Era Cenozoica, hace 65 MA, ya se había separado África, pero el sur de Sudamérica todavía estaba unido a Australia, Tasmania y Nueva Zelanda a través de la Antártida (Figura 1a).

Por este motivo la Antártida ha sido un centro importante para el origen y diversificación de una parte de la flora que actualmente está separada en distintos continentes australes. Algunos géneros de árboles australes de la región andino-patagónica (por ej. *Araucaria*, *Nothofagus* y *Podocarpus*) podrían tener su origen en la antigua Gondwana, antes de su fragmentación final. Lo mismo podría inferirse de otros géneros actualmente exclusivos (*endémicos*) de los bosques templados del sur de Sudamérica (por

ej. *Austrocedrus*, *Laureliopsis*, *Saxegothaea*) que están cercanamente emparentados a otros géneros de los continentes australes. Sin embargo, no todos los géneros que actualmente están separados entre continentes australes provienen de la fragmentación de Gondwana, ya que en algunos casos podría deberse a una dispersión reciente.

¿PLANTAS DE LA ANTIGUA GONDWANA?

Desde la época de Darwin, los naturalistas observaron que la vegetación de los Andes australes y Nueva Zelanda tenía muchas similitudes. Por ejemplo, algunos géneros de árboles como *Nothofagus* tienen especies que crecen tanto en Nueva Zelanda como en Sudamérica, y también existen especies muy relacionadas de arbustos y hierbas en las dos regiones.

Estas similitudes han llevado muchos años de discusión entre los científicos sobre el origen y la historia de las floras de estos lugares. La presencia de la misma especie o de especies emparentadas en las dos regiones ¿se debe a que persistieron en fragmentos de la antigua Gondwana cuando los continentes se separaron (*vicarianza*), o a que se dispersaron a través del océano en tiempos relativamente recientes (*dispersión*)?

Con el objetivo de aportar elementos a esta discusión, científicos de Nueva Zelanda, Chile y Argentina compararon la flora de distintos tipos de vegetación de Nueva Zelanda y Sudamérica e investigamos el tiempo de divergencia (el tiempo transcurrido desde que estos pares de especies pudieron haber derivado de un ancestro común) de 22 especies compartidas o estrechamente relacionadas, en base a las diferencias en las secuencias del ADN. Así, por ejemplo se pudo estimar que el género *Lepidothamnus* (*cipreses enanos*, familia *Podocarpaceae*) divergió hace unos 100 millones de años. Como en esa época Sudamérica, la Antártida y Australasia estaban unidas formando el antiguo continen-

te de Gondwana, se pueden considerar a las especies de este género como realmente de origen gondwánico. En cambio, las especies estudiadas de *Nothofagus* de Nueva Zelanda y Sudamérica habrían evolucionado de un ancestro común hace aproximadamente 50 millones de años, después de que Nueva Zelanda se separó del resto de Gondwana. Por eso, aunque se puede considerar que este género de árboles tiene un origen gondwánico, a Nueva Zelanda probablemente llegó más recientemente como semillas transportadas a través del mar a partir de la Antártida o de Australia.

El estudio de ambientes extremos de altura en las montañas de Nueva Zelanda y en los Andes mostró que muchas plantas desarrollaron características morfológicas similares a pesar de no estar emparentadas. Un ejemplo de esta **evolución convergente** o *paralela* son las plantas que crecen en forma de cojines de altura que, si bien se parecen mucho entre sí, no poseen el mismo ancestro.

Por otro lado, las plantas de ambientes abiertos de turberas resultaron estar cercanamente emparentadas a pesar de estar en distintos continentes. Aparentemente, podrían haber utilizado el continente antártico y el mar como ruta de dispersión relativamente reciente entre Australasia y Sudamérica. Antes de que el hielo la cubriera, la Antártida tenía un clima más benigno y pudo sostener vegetación leñosa incluso hasta hace 3 millones de años, habiendo podido actuar como puente entre continentes australes.

Además, se encontró que varias plantas de las costas eran inmigrantes relativamente recientes en uno u otro continente debido a la dispersión. Por ejemplo, una especie arbórea de *Sophora* (pelú) y una arbustiva de *Hebe* (verónica) probablemente colonizaron las costas de Chile desde el oeste hace menos de 7 millones de años. Estas especies deben haber viajado a través del mar, ya sea como semillas flotantes, o encima de témpanos, troncos, o sobre el plumaje o las patas de aves.

Por lo tanto, la historia de la vegetación del

sur de Sudamérica refleja tanto eventos de fragmentación de la antigua Gondwana (*vicarianza*), como de dispersión a través de los océanos en tiempos relativamente recientes.

SEPARACIÓN Y ENFRIAMIENTO DE SUDAMÉRICA

Durante la primera parte de la Era Cenozoica (entre 65 y 36 Ma) el clima en la Patagonia era tropical y uniforme habiéndose registrado un máximo de temperatura a principios del Eoceno, hace unos 50 Ma (Figura 3).

La vegetación tenía una distribución continua que se extendía hasta el sur del continente y un bosque tropical lluvioso cubría la mayor parte de la Patagonia. Varios géneros que se encuentran también entre los trópicos de Sudamérica (distribución **neotropical**) que actualmente están geográficamente separados (*disyuntos*) probablemente se hayan originado en esa época. Tal es el caso de especies como el corcolén (*Azara*), la caña colihue (*Chusquea*), las pataguas (*Crimodendron* y *Myrceugenia*), la laura (*Schinus*) y otras plantas que habitan los bosques templados del sur de Sudamérica y cuyos parientes más cercanos (especies del mismo género) se encuentran a más de 2000 km, en los bosques tropicales sudamericanos.

Hacia mediados de la Era Cenozoica (Figura 1b), al final del Eoceno hace casi 36 Ma, se terminó de separar Sudamérica de la Antártida, se inició la **Corriente Circumpolar Antártica** y comenzó un ciclo de clima más frío. Durante el Oligoceno la zonación climática entre los polos y el ecuador comenzó a acentuarse con la presencia de aridez en latitudes subtropicales. La flora tropical del sur de Sudamérica se desplazó hacia el ecuador y/o sufrió extinciones locales hacia el sur, y aparecieron elementos del bosque templado provenientes de la Antártida. Esto se reflejó en la diversificación de la flora templada, como por ejemplo el género *Nothofagus* (género de árboles actualmente representado en Suda-

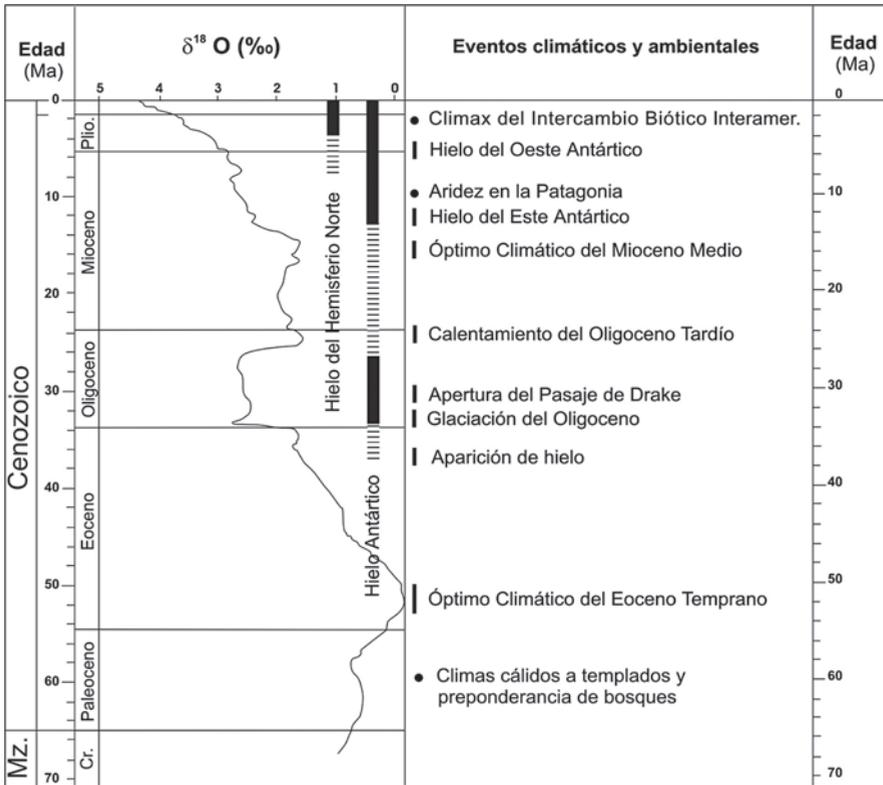


Figura 3: Variación del parámetro $\delta^{18}\text{O}$ a lo largo del tiempo. Este parámetro es una medida de la relación entre distintos tipos de oxígeno (isótopos) que se utiliza como indicador de temperatura asociado a los principales eventos geológicos, ambientales y climáticos durante el Cenozoico de Sudamérica y Antártida. Ma: millones de años, Mz: Era Mesozoica, Cuat.: Período Cuaternario, Cr: Período Cretácico, Pli: Época Pliocénica. Figura: Ruggiero, A. y Ezcurra, C. 2003.

mérica por especies como la lenga, el coihue y el ñire) que evolucionó produciendo distintos grupos genéticamente diferentes.

MARES, GLACIARES Y VOLCANES: *Nothofagus*, UN BOSQUE PERSISTENTE

El género *Nothofagus* se originó hace aproximadamente 80 millones de años cuando aún los actuales continentes del hemisferio sur estaban unidos en el megacontinente de Gondwana. Por esta razón, en la actualidad encontramos a estos árboles formando parte de los bosques de Oceanía y Sudamérica aunque en algunos casos (por ejemplo en

Nueva Zelanda) su presencia se explicaría por dispersión relativamente reciente.

En nuestro continente crecen nueve especies que habitan el bosque templado austral de Chile y Argentina de las cuales cinco están muy emparentadas formando el subgénero *Nothofagus* y son el foco de nuestros estudios. Nos interesa comprender la historia biogeográfica de estas especies, cómo llegaron a tener sus distribuciones actuales, y entender cómo surgieron las distintas especies, conocidas comúnmente como lenga (*N. pumilio*), ñire (*N. antarctica*), coihue (*N. dombeyi*), guindo (*N. betuloides*) y coihue de Chiloé (*N. nitida*).

Para reconstruir la evolución de los *Notho-*

fagus utilizamos secuencias de ADN que se encuentran en distintas partes de la célula: en el núcleo, que rige el funcionamiento de los individuos, y en los cloroplastos, donde se fabrica la materia orgánica a partir de la energía de la luz mediante el proceso de fotosíntesis. La ventaja de estudiar el ADN de los cloroplastos es que posee zonas *no codificantes* donde pueden producirse mutaciones que no alteran las funciones vitales de los organismos y se acumulan y heredan a la descendencia. A diferencia del ADN del núcleo que contiene información combinada de madre y padre, el de los cloroplastos solamente posee ADN de uno de ellos (materno). Como resultado, las mutaciones en el ADN del cloroplasto ocurren a tasas muy lentas y permiten reconstruir eventos del pasado remoto.

Cuando en nuestros estudios secuenciamos el ADN de cloroplastos de las cinco especies del subgénero *Nothofagus*, vimos que, cuando las mismas habitaban una misma región geográfica, compartían las secuencias. Es decir, si bien son especies diferentes y fáciles de diferenciar según su morfología, presentaban la misma secuencia de ADN de cloroplastos cuando coexistían en una localidad. Por ejemplo, un coihue, un ñire y una lenga creciendo en el Parque Nacional Lanín comparten la misma secuencia, que difiere de la secuencia de una lenga, un ñire y un coihue del

Parque Nacional Nahuel Huapi (Figura 4).

Estas plantas, al estar tan emparentadas, pueden *hibridar*, es decir pueden cruzarse y mezclarse genéticamente entre ellas durante largos períodos de tiempo. Esto puede ocurrir especialmente cuando unos pocos individuos de una de las especies sobreviven a un disturbio (glaciación, vulcanismo, etc.) y reciben polen de otra de las especies que es más abundante. Por lo tanto, los híbridos producidos y las especies puras comparten el ADN del cloroplasto. Al transcurrir el tiempo, el polen introducido irá modificando la constitución genética de los híbridos de tal forma que tendrán la identidad y el ADN del núcleo del donante de polen, pero conservarán su propio ADN del cloroplasto.

Aprovechando esta característica realizamos un estudio para comprender eventos geológicos y climáticos del pasado que afectaron la distribución geográfica de las especies. Comparando las diferentes secuencias del ADN de cloroplastos obtenidas, encontramos que dentro del subgénero *Nothofagus* existían tres grupos de genotipos muy diferentes que habrían estado separados mucho tiempo y por lo tanto habrían acumulado muchas mutaciones en sus secuencias de ADN.

Estudiando la historia geológica de la Patagonia pudimos relacionar la marcada separación de las poblaciones de *Nothofagus*



Figura 4: Bosques de *Nothofagus* en Puerto Blest, Río Negro. Se observa lenga caducifolia de hojas rojizas, en las alturas, y coihue perennifolio en elevaciones más bajas. Foto: C. Ezcurra.

con antiguas cuencas geológicas ubicadas a los 40° y 43° de latitud sur, inexistentes hoy día, producidas por intrusiones marinas provocadas por el aumento del nivel del mar durante el *Paleógeno* hace 32 Ma (Figura 1b), mucho antes de que se formara la cordillera de los Andes y cuando el nivel del mar era más alto que el actual. Estos mares habrían separado a nuestros bosques durante mucho tiempo, y permitido que se diferenciaron genéticamente. Una vez que la Cordillera se elevó y el mar se drenó, estos bosques colonizaron nuevamente esta zona libre de agua y formaron los bosques continuos que vemos actualmente.

El ADN que contienen los cloroplastos pasa a través de las generaciones de plantas sin grandes cambios y es compartido entre distintas especies de una región debido a la mezcla entre especies por hibridación. Por lo tanto el ADN del cloroplasto refleja una antigua señal de que los bosques de *Nothofagus* habrían persistido millones de años en nuestro continente sobreviviendo a los numerosos cambios climáticos y geológicos que han ido moldeando su distribución y diversidad genética.

EL LEVANTAMIENTO DE LOS ANDES

Durante la segunda mitad del Cenozoico (hace unos 26-2 Ma) tuvieron lugar los cambios más importantes en la geología y el clima (Figura 1b) del sur de Sudamérica. Los Andes australes comenzaron a formarse en el Eoceno, pero su máxima elevación se dio desde la mitad del Mioceno, hace aproximadamente 15 millones de años, hasta el Plioceno temprano. Al mismo tiempo, a partir de la mitad del Mioceno, Sudamérica se terminó de separar de la Antártida, lo que permitió el máximo desarrollo de la Corriente Circumpolar Antártica, y comenzó un extenso ciclo tendiente a una mayor aridez y heterogeneidad ambiental (Figura 3). En el sur el clima continuó haciéndose cada vez

más frío, formándose extensas glaciaciones en la Antártida y un marcado gradiente térmico entre los fríos gélidos del polo sur y el calor extremo del ecuador. Este ciclo tuvo efectos profundos en la flora y fauna del sur de Sudamérica incidiendo, por ejemplo, en las relaciones de interdependencia planta-animal (Recuadro 2).

A partir de esa época se desarrolló el sistema actual de vientos y corrientes marinas. Además, la elevación de los Andes comenzó a ejercer un efecto de barrera sobre los vientos húmedos provenientes del oeste, lo que produjo climas desérticos a barlovento de la cordillera andina (*efecto sombra de lluvia*). Así se desarrolló una enorme extensión árida o semiárida que actualmente recorre Sudamérica del noroeste al sudeste incluyendo los desiertos y semi-desiertos de las provincias fitogeográficas Patagónica, Prepuneña, Puneña, del Monte, Altoandina, Chilena y del Desierto Pacífico del norte de Chile y sur del Perú, denominada la *diagonal árida* (Figura 5).

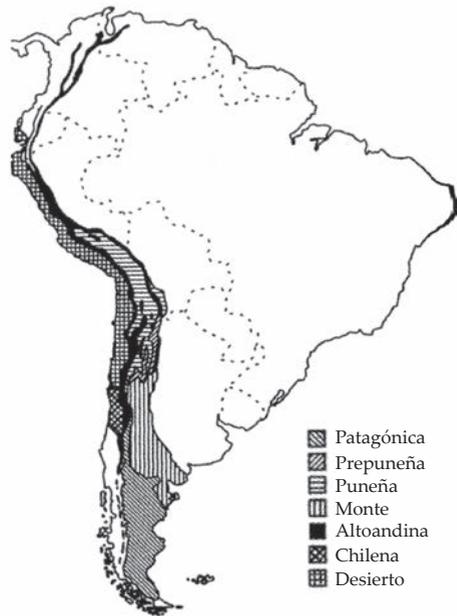


Figura 5: Diagonal árida de América del Sur y provincias fitogeográficas que comprende.

Por efecto de la barrera biogeográfica de estos desiertos se produjo un mayor aislamiento entre los bosques templados del sur y los bosques subtropicales y tropicales situados

más al norte, anteriormente continuos. A su vez, se generaron nuevos ambientes donde se diversificaron plantas previamente adaptadas a la aridez (Recuadro 3).

Recuadro 2. Dependencias planta-animal, una frágil relación

Marcelo Aizen y Cecilia Ezcurra

Las plantas de los bosques templados del sur de Sudamérica dependen mucho de unas pocas especies de animales para su polinización y para la dispersión de sus semillas. Esto las distingue de la mayoría de otras plantas de climas templados que, en general, dependen del viento para ser polinizadas o dispersadas. Para entender el origen de estas características analizamos el tipo de polinización de las flores y dispersión de semillas de los géneros de plantas leñosas del bosque andino-patagónico, en relación a su historia biogeográfica. Encontramos que en los géneros que probablemente se originaron en climas cálidos o tropicales -como los de la antigua Gondwana y del Neotrópico- había una mayor incidencia de polinización y dispersión mediada por animales (*biótica*). En contraposición, aquellos géneros originados en climas más fríos -como los de regiones boreales del hemisferio norte o de ambientes de altura de los Andes- presentaron mayormente polinización y dispersión de semillas por viento (*abiótica*). La rica flora endémica local, de géneros emparentados con géneros tropicales o gondwánicos, también mostró alta dependencia por animales. Además, muchos géneros endémicos o de origen neotropical presentaron flores con características de polinización por pájaros como corolas tubulares, rojas y angostas, un tipo casi completamente ausente en plantas de otros orígenes como por ejemplo de zonas boreales o de altura. Esto nos sugiere que en el sur de Sudamérica estas asociaciones con animales evolucionaron en el pasado, probablemente antes de la aparición de las actuales condiciones climáticas más frías.

En la actualidad estas asociaciones planta-animal incluyen animales que son abundantes pero pertenecen a un escaso número de especies. Por lo tanto, las altas tasas actuales de deforestación, fragmentación y degradación de estos bosques, podrían afectar a las plantas en forma indirecta a través de efectos negativos en algunos de sus animales polinizadores o dispersores clave. Por ejemplo, la desaparición de una sola especie como el picaflor rubí (*Sephanoides sephanioides*) podría reflejarse en una disminución de la reproducción de las muchas plantas de flores rojas del bosque andino-patagónico, que dependen mayormente de esta especie para su polinización.



El picaflor rubí polinizando el quintral. Este picaflor es clave para la reproducción de muchas plantas de flores rojas del bosque Andino-Patagónico, que dependen mayormente de esta especie para su polinización. Foto: Mariano Díez Peña.

Recuadro 3. El origen de las plantas de los desiertos.

Cecilia Ezcurra y Romina Vidal Russell

Los registros de polen fósil del sur de Sudamérica muestran que hace aproximadamente 20 Ma, al final del Oligoceno y en el Mioceno temprano (Figura 3), aparecieron las primeras plantas adaptadas a la aridez, principalmente arbustos de ambientes áridos como salinas y costas salobres. Unos 10 Ma después, ya en el Mioceno tardío, la aridez se incrementó y estos grupos de plantas se hicieron más abundantes y surgieron nuevas especies que reemplazaron los elementos arbóreos que hasta ese momento cubrían la Patagonia. Posteriormente, cuando los Andes alcanzaron su máxima elevación (hace menos de 5 Ma) en el Plioceno, se acentuó el *efecto sombra de lluvia*, produciendo climas áridos al este de los Andes. A partir del Plioceno la vegetación del sur de Sudamérica adquirió su fisonomía actual, es decir vegetación de desierto (hierbas y arbustos) ocupando grandes extensiones en el Monte y en la estepa Patagónica, y bosque húmedo restringido sólo a la cordillera y al sur de Chile (Figura 5). Las nuevas condiciones climáticas determinaron la diversificación de géneros adaptados al frío y la aridez, algunos de los cuales avanzaron hacia el norte. Por ejemplo, *Chuquiraga* (*Asterácea*) presenta varias especies de arbustos espinosos de las estepas patagónicas como el quilembay (*Chuquiraga avellanedae*) y otras especies emparentadas que se encuentran más al norte en el Monte y en los Andes tropicales.



Chuquiraga atacamensis (lengua de gallina), especie con hojas angostas y punzantes, adaptadas a la aridez del desierto. Foto: C. Ezcurra.

La reconstrucción de la historia evolutiva y biogeográfica de este grupo analizada mediante estudios filogenéticos sugiere un origen austral con posteriores migraciones y diversificaciones hacia el desierto del Monte y el norte de los Andes. En el Monte, el género se adaptó a la extrema aridez y a mayores temperaturas, lo que resultó en la proliferación de especies de hojas extremadamente angostas y punzantes. Por su parte, en los altos Andes tropicales, el género se adaptó al clima de aridez y extrema altura de la Puna, y a nuevos polinizadores como los picaflores de alta montaña (*Oreotrochilus* spp). Estos estudios ponen en evidencia que las plantas de los desiertos actuales muchas veces se han originado en otros ambientes y han podido colonizar estos hábitats áridos mediante un complejo proceso de evolución y adaptación.

LAS GLACIACIONES EN PATAGONIA

Ya a fines de la Era Cenozoica, hace menos de 6 Ma, durante el Plioceno y Pleistoceno, los Andes llegaron a su máxima altura y se dieron las condiciones más secas y frías en el continente sudamericana-

no, produciendo importantes glaciaciones (Figura 3). Estos cambios climáticos y geográficos produjeron nuevos ambientes y un aumento en el número de especies de géneros andino-patagónicos como *Adesmia* (por ejemplo la paramela o el mamuel choique) y *Anarthrophyllum* (por ejemplo la mata guanaco).

Además, en esta época, América del Norte se unió a Sudamérica a través de la formación del istmo de Panamá y se formó el corredor andino de regiones de altura con condiciones frías. Esto permitió la expansión hacia el sur de géneros provenientes del hemisferio norte (*boreales*) adaptados a bajas temperaturas. Estos se diversificaron dando lugar a grupos de especies patagónicas conspicuas como las parrillas (*Ribes*), los calafates (*Berberis*) y las valerianas (*Valeriana*). En menor medida, también se produjo la expansión de plantas del hemisferio sur hacia el norte, como los abrojos (*Acaena*) y el taique (*Desfontainia*). Los cambios climáticos produjeron la diversificación de grupos locales relativamente modernos como el de los senecios (por ejemplo el charcao) y las nas-sauvias (por ejemplo la cola piche), que pertenecen a las Asteraceae). Al mismo tiempo, se redujo en gran medida el área ocupada por bosques, lo que resultó en grandes extinciones locales de la flora de origen gondwánico y neotropical de la Patagonia.

Muchas de las plantas fósiles de la Era Cenozoica temprana de Patagonia actualmente están ausentes del área y sus especies emparentadas sólo sobreviven en los bosques tropicales del continente, mucho más al norte, o se extinguieron totalmente. El avance y retroceso de los glaciares también afectó a las distintas especies del bosque templado. Estos cambios en la distribución de las especies todavía pueden detectarse en las características genéticas de sus poblaciones.

PLANTAS SENSIBLES Y TOLERANTES AL FRÍO: ¿DÓNDE SE REFUGIARON?

Uno de los más grandes interrogantes de la historia biogeográfica de Patagonia es la reconstrucción de las distribuciones de las especies durante el último máximo glacial (UMG) que ocurrió hace aproximadamente 20.000 años. La extensión del hielo en ese momento se mapeó utilizando la presencia

de sedimentos depositados en el frente de avance de los glaciares, conocidos como *morenas frontales*. Estos mapas muestran una extensión más o menos continua de los hielos sobre los Andes patagónicos que, actualmente, están cubiertos de bosques (Figura 6).

Si los campos de hielo fueron continuos

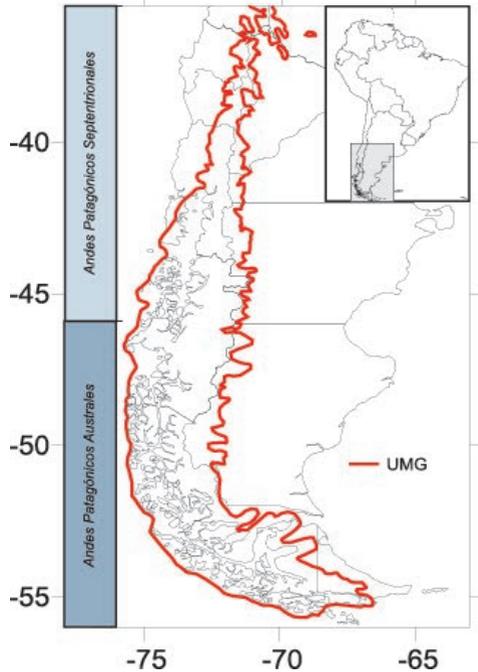


Figura 6: Extensión de los glaciares en el sur de Sudamérica durante el último máximo glacial (UMG) aproximadamente hace 20.000 años.

sobre los Andes patagónicos se podría suponer que las grandes extensiones de bosque habrían quedado solamente restringidas a latitudes templado-cálidas, principalmente hacia el norte del bosque templado, y/o a regiones costeras del Pacífico donde habrían existido zonas más cálidas libres de hielo o con menor extensión de áreas glaciadas.

¿Dónde estaban las especies sensibles al frío y las tolerantes al frío durante las glaciaciones? Si comparamos dos especies con distinta tolerancia podremos contestar esta

pregunta. Por ejemplo la lenga es tolerante a las bajas temperaturas en tanto el ciprés de la cordillera es sensible al frío. Por un lado podemos reconstruir la distribución pasada de las especies en base a modificaciones en las condiciones climáticas actuales usando modelos de nicho ecológico. Por otro, sabemos que los marcadores genéticos se utilizan para analizar los niveles de variación genética dentro de las poblaciones y el grado de diferenciación entre distintas poblaciones. Combinando estudios genéticos y modelos de nicho ecológico se encontró que durante el UMG la lenga podría haber sobrevivido en múltiples áreas a lo largo de su distribución en Chile y Argentina. En cambio, los modelos de nicho del ciprés de la cordillera muestran que durante el UMG esta especie se habría restringido a latitudes medias en Chile (aprox. 36°-38°S) (Figura 7). Estos resultados concuerdan con la presencia de variantes genéticas únicas y mayor diversidad genética en las poblaciones chilenas de ciprés de la cordillera que disminuye hacia el sur. Esto confirmaría los resultados del polen fósil en relación a la historia glaciaria con registros de 10.000 años en Chile y sólo de 3.000 en el sur de Argentina (Figura 7).

Otros estudios genéticos muestran comportamientos similares a la lenga en especies de coníferas tolerantes al frío, como el alerce (*Fitzroya cupressoides*), el mañío (*Podocarpus nubigenus*) y ciprés de las guaytecas (*Pilgerodendron uviferum*) por lo que habrían subsistido como pequeñas poblaciones a lo largo de su distribución actual en Patagonia (*refugios glaciarios múltiples*). Algunos de estos refugios se habrían ubicado incluso hacia los extremos más australes, y por lo tanto fríos, en áreas aledañas a los campos de hielo.

En nuestros estudios encontramos que especialmente el ciprés de las guaytecas posee niveles bajos de **variabilidad genética**, con reducciones abruptas de los tamaños poblacionales y restricciones al intercambio de variantes genéticas entre poblaciones separadas geográficamente. Esto refleja perío-

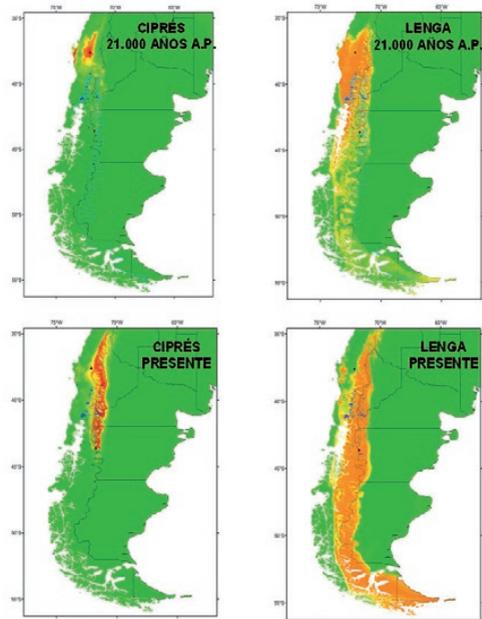


Figura 7: Distribución potencial de la lenga (tolerante al frío) y el ciprés de la cordillera (sensible al frío) durante el último máximo glacial (arriba) y distribución actual (abajo). Figura: T. Kitzberger.

dos de aislamiento entre ellas, donde el flujo genético a través del movimiento del polen o de las semillas fue escaso. Hacia el norte, las poblaciones tienden a ser más variables genéticamente y, por lo tanto, habrían consistido de poblaciones más grandes y continuas, sufriendo en menor medida la actividad glaciaria. Además, las poblaciones de alerce y mañío ubicadas fuera de los límites del hielo, sobre ambas vertientes de los Andes, resultaron genéticamente diferentes. Esto sugiere que poblaciones de cada especie habrían subsistido en distintos refugios y, por lo tanto, habrían permanecido aisladas durante el período glacial. Por otro lado, detectamos centros de relativamente elevada diversidad genética en toda el área de distribución latitudinal de estas especies. Esto indica que se dispersaron a partir de múltiples refugios en los que sobrevivieron a las glaciaciones en áreas libres de hielo a



Figura 8: Turbera de *Sphagnum* donde coexisten el ñire, el alerce y el ciprés de las guaytecas en Cordón Serrucho, a 15 km de El Bolsón (Río Negro), especies que por su tolerancia al frío posiblemente hayan persistido localmente durante las últimas glaciaciones.
Foto: A.C. Premoli.

lo largo de toda la Patagonia. La persistencia local en refugios glaciarios en el sur de la Patagonia también se ha observado para otras especies tolerantes a las bajas temperaturas, como el notro, la lenga y el ñire (Figura 8).

Aparentemente, a diferencia de otros estudios realizados en el hemisferio norte, las características oceánicas del sur de Sudamérica habrían posibilitado la persistencia local de especies de bosque a través de ciclos fríos y cálidos a lo largo de la Patagonia, incluso en áreas australes como Tierra del Fuego.

Estas interpretaciones sugieren diferentes respuestas a las glaciaciones según las características propias de las especies: persistencia local en refugios múltiples en especies tolerantes al frío, y migración a larga distancia en especies sensibles al frío.

LA EVOLUCIÓN DE LAS PLANTAS EN SUDAMÉRICA AUSTRAL

La historia del sur de Sudamérica y las plantas que la habitan es fascinante. A lo largo del capítulo encontramos numerosos

ejemplos sobre la evolución de plantas en la Patagonia desde hace decenas de millones de años. La sucesión de eventos geológicos y climáticos ocurridos desde la época en que Sudamérica estaba unida a los demás continentes de Gondwana dejó su huella en las plantas que hoy habitan la Patagonia. Así, por ejemplo, encontramos especies de árboles con hojas anchas (latifoliados) como los antecesores de coihues, lengas y ñires y de sus plantas parásitas, u otros con escamas, acículas o “aguja” (coníferas), como los antepasados del alerce, el ciprés de las guaytecas y los mañíos, cuyo origen se remonta a ese megacontinente donde Sudamérica estaba unida a la Antártida y Australia.

Resulta difícil imaginarse la Patagonia de esa época, pero el registro fósil da cuenta de ello. Con un clima tropical cálido y húmedo, notablemente diferente al actual, muchos grupos de plantas de bosque eran más diversos, es decir tenían mayor variedad de géneros y especies. Sin embargo, hace aproximadamente 30 millones de años todo cambió. El gran enfriamiento que comenzó a mediados del Cenozoico (Figura 3), modificó el clima de un invernadero a un iglú. En esa época, Sudamérica se terminó de separar de la Antártida y esta última sufrió

las primeras glaciaciones. Ante semejante escenario de cambio ambiental, ¿qué rasgos particulares de Sudamérica austral favorecieron la persistencia a lo largo del tiempo de ciertos grupos de plantas? ¿Cuáles son las características de esas plantas que les permitieron subsistir hasta el presente sin mayores modificaciones en su morfología tal cual lo muestra el registro fósil? Además, ¿cómo fue posible que ciertas plantas hayan podido sobrevivir localmente en numerosas áreas libres de hielo durante las glaciaciones ocurridas hace decenas de miles de años?

Probablemente no exista una única respuesta a estos interrogantes, sin embargo, los resultados presentados en este capítulo permiten, con cierto grado de certeza, reconstruir la historia de la vegetación de la Patagonia. El hecho de que ciertos elementos de la flora de Patagonia hayan podido subsistir, se debe a que durante la separación de los continentes de Gondwana, el sur de Sudamérica migró relativamente menos grados de latitud (aproximadamente 10°) respecto de la Antártida que otros terrenos como, por ejemplo, Nueva Zelanda y Australia, que llegaron a alcanzar latitudes tropicales (migraron unos 20° de latitud). Además, en el sur de Sudamérica el clima y la geomorfología determinaron la presencia de clima oceánico y la existencia de áreas elevadas. Esto aseguró la presencia de un ambiente lo suficientemente estable (zona de bosques) en el que, si bien muchas especies se extinguieron por el enfriamiento y la aridización, fue posible la subsistencia de elementos de vegetación antiguos. Estos dieron origen a las plantas actuales que desarrollaron la tolerancia a los climas fríos y fueron muy exitosas al formar masas continuas de bosque. La subsistencia de los elementos antiguos fue posible por la existencia de áreas que permanecieron relativamente elevadas a pesar de las oscilaciones del nivel del mar. Posteriormente, las zonas

bajas adyacentes y las regiones de alta montaña generaron nuevos ambientes abiertos que promovieron la evolución de nuevas especies adaptadas a la aridez (Recuadro 3).

Más recientemente, en los últimos miles de años, la influencia de disturbios como las glaciaciones y el vulcanismo dieron forma al paisaje actual. Debido a la influencia oceánica del clima del sur de Sudamérica, los campos de hielo tuvieron menores extensiones que en zonas más continentales como las del hemisferio norte. Este efecto, juntamente con la gran heterogeneidad ambiental, habría permitido la persistencia de áreas libres de hielo (*refugios glaciarios*) a lo largo de la distribución actual de los bosques andino-patagónicos. Por ejemplo, refugios de bosque podrían haber existido en áreas de la costa Pacífica hacia el norte y de la estepa Patagónica en el sur. Estos refugios, muchas veces detectados a través de trazas de polen en el registro fósil, habrían albergado poblaciones pequeñas de bosque desde los cuales se habría producido la colonización postglaciaria luego del retiro de los hielos. Las zonas sobre la Cordillera probablemente fueron más afectadas por la acción glaciaria y colonizadas más recientemente (Recuadro 4).

Debido a esta compleja historia, en los bosques, montañas y estepas de la Patagonia conviven en la actualidad, una combinación de plantas que se originaron y evolucionaron en diferentes condiciones geológicas y climáticas a lo largo del tiempo. Por eso se debe tener en cuenta que la vegetación que hoy se encuentra en la región Andino Patagónica no solamente se relacionan con características climáticas y geomorfológicas actuales. Su gran diversidad y origen variado también reflejan los disturbios recurrentes y los grandes cambios geológicos y climáticos que se dieron en los últimos 100 millones de años, especialmente en el Cenozoico (Recuadro 5).

Recuadro 4. ¿Dónde hay más riqueza de especies de plantas?

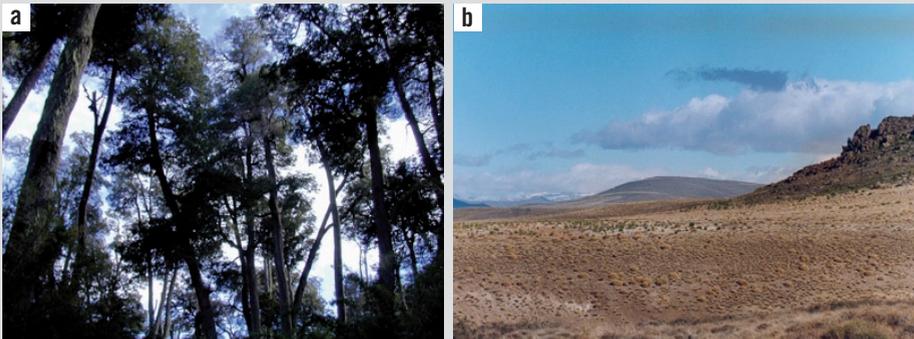
Karina Speziale, Cecilia Ezcurra y Adriana Ruggiero

En el noroeste de la Patagonia, por efecto de la presencia de los Andes, la precipitación disminuye fuertemente de oeste a este. Esto resulta en tres unidades diferentes: los *bosques*, los *matorrales* y las *estepas*. En nuestra investigación nos preguntamos cómo varía la riqueza de especies de plantas a lo largo de esta transición. En particular, ¿cuáles son los factores ambientales que se asocian más fuertemente con esta variación?

Para ello hicimos censos de vegetación (registramos el número de especies de plantas que caían en cuadrantes de 100 m²). Encontramos que la riqueza de especies de plantas es máxima en los *matorrales*. En la *estepa*, la temperatura máxima que registramos a nivel del suelo llegó a los 70°C durante los días más cálidos de verano. Esta temperatura es demasiado alta para que muchas plantas puedan sobrevivir. Por lo tanto, el aumento de la temperatura máxima, el mayor rango de temperatura y el estrés hídrico serían los factores limitantes que controlan la riqueza de especies leñosas hacia el este de la transición entre el bosque y la estepa.

Hacia el oeste, las condiciones ambientales determinan mayores precipitaciones, nevadas y temperaturas más frías, menor insolación, y un período de crecimiento más corto. En el *bosque*, encontramos que a escala local, en el noroeste de la Patagonia, la riqueza de especies de árboles disminuye con el aumento de la precipitación. Los árboles no pueden responder a una cantidad abundante de lluvia disponible si el período de crecimiento es muy corto y las temperaturas son bajas. Pero además, en nuestra zona de estudio, las glaciaciones también podrían haber tenido un papel importante en esto. En Patagonia, se ha sugerido que la recolonización de los espacios ocupados por los glaciares, mientras éstos se retiraban durante el *Holoceno* (Figura 6), comenzó más tarde en el oeste. Este menor tiempo de recolonización del bosque hacia el oeste también podría explicar la baja riqueza de árboles observada en las zonas más húmedas.

De este modo, tanto efectos históricos como factores climáticos actuales pueden haber actuado para determinar la distribución de las especies de plantas y la riqueza de especies que hoy vemos en el noroeste de la Patagonia.



Bosque de coihue (*Nothofagus dombeyi*) en la zona lluviosa al oeste del lago Nahuel Huapi (a), y estepa de neneo (*Mulinum spinosum*) y coirones (*Stipa* spp) 60 km al este del Nahuel Huapi, en la zona semiárida de cercanías de Pilcaniyeu (b). Fotos: M. Aizen y M. de Torres Curth

Recuadro 5. Las hojas ¿son buenos termómetros?

Marcelo Aizen y Cecilia Ezcurra

Después de casi 90 años de uso en investigación, el análisis de la forma de las hojas fósiles sigue siendo el medio más fiable para reconstruir las temperaturas del pasado (*paleotemperaturas*). En los bosques del hemisferio norte se encontró una fuerte asociación entre la proporción de especies de plantas leñosas de borde liso (respecto del número de especies con hojas aserradas) en relación a la temperatura media anual. Es decir que los lugares más cálidos tienen mayor número de especies de hojas lisas.

Aplicamos este tipo de análisis a la flora actual del bosque andino-patagónico para caracterizar la relación entre la proporción de especies leñosas con hojas de margen liso y la temperatura media anual. Esta flora templada austral aún alberga muchos linajes que se originaron en climas más cálidos. Esta relación se comparó con las obtenidas de floras de distintas regiones del mundo.

Se encontró una estrecha relación entre la temperatura anual y la proporción de hojas de borde liso para distintas latitudes del bosque andino-patagónico, lo que confirma que las hojas son buenos termómetros. Sin embargo, los bordes reflejan temperaturas similares a las de regiones tropicales de Sudamérica y no concuerdan con las temperaturas actuales sino con las pasadas.

A pesar de la extinción masiva de plantas de origen tropical debida a la disminución de la temperatura y al aislamiento de otros bosques durante la Era Cenozoica, el análisis del margen de las hojas muestra que la flora de los bosques templados del sur de Sudamérica refleja su pasado remoto. Así, las características de las plantas actuales evidencian su historia evolutiva bajo las condiciones más cálidas de la antigua Gondwana, y sus conexiones pasadas con las floras de los bosques tropicales de Sudamérica.



Hojas de margen liso y aserrado de especies del bosque templado Andino-Patagónico. Foto: J. de Azkue.

COMUNIDADES DINÁMICAS

Thomas **Kitzberger**, Melisa **Blackhall**, Laura **Cavallero**, Luciana **Ghermandi**, Juan **Gowda**, Karin **Heinemann**, Estela **Raffaele**, Javier **Sanguinetti**, María Laura **Suarez**, Norlan **Tercero Bucardo**

Nuestro entorno no fue siempre como lo vemos ahora... ¿Por qué? ¿Cómo cambia? ¿Cambian las especies? ¿Cambia el ambiente? La interacción entre especies y su ambiente conduce a cambios, a veces graduales, a veces drásticos, que modifican el paisaje constantemente. Desde la ecología moderna se interpreta que las perturbaciones en un ambiente, como el fuego o el pastoreo, facilitan o inhiben el desarrollo de ciertas especies llevando a los paisajes a un equilibrio dinámico.

Cuando contemplamos paisajes patagónicos, sea una amplia estepa, un frondoso bosque, un intrincado cañaveral o un húmedo mallín asumimos que siempre fueron así, que siempre estuvieron en ese sitio y deseamos que perduren para generaciones futuras. Sin embargo, esas comunidades ecológicas que observamos, admiramos y valoramos están conformadas por organismos de distintas especies que coexisten en un tiempo y espacio y son entes extraordinariamente dinámicos que, a pesar de que nos parezca lo contrario, están en continuo proceso de cambio.

Es la limitada percepción humana -vemos a lo sumo nuestros árboles del jardín cre-

cer o percibimos apenas leves tendencias de cambio en el clima y decimos "inviernos eran los de antes"- la que nos impide reconocer cambios. Es que los cambios que ocurren en las comunidades son sutiles y graduales en el corto plazo, pero drásticos en plazos que superan nuestras escalas de percepción. También ocurren eventos raros -a los que solemos llamar *catástrofes* porque los creemos inusuales- con una recurrencia que muchas veces supera los tiempos de la percepción humana pero que, dada la longevidad de muchos organismos como los árboles, es probable de que se vean afectados durante el transcurso de su vida.

Debemos entonces recurrir a otras formas

de medir y comprender cómo cambian las comunidades ecológicas. Una posibilidad es utilizar *estudios retrospectivos*, es decir estudios que analizan lo que ocurrió en el pasado, que nos permiten, a través de registros naturales o históricos, dimensionar y comprender los cambios. Podemos también recurrir a *experimentos* en los que es posible controlar algunos factores y así evaluar los procesos que producen esos cambios o a *modelos* (simulaciones numéricas) mediante los cuales comprender la magnitud de los cambios esperados frente a escenarios ambientales futuros.

Una percepción de las comunidades como entes cambiantes nos permite predecir qué les ocurriría ante diversos escenarios, sean éstos generados por ciclos naturales o por nuestras actividades y políticas (por ejemplo, cambios en el uso de la tierra, cambios en el manejo del fuego o cambios climáticos y atmosféricos). Entendemos que el hombre es una parte fundamental de los sistemas ecológicos actuales tanto por los efectos que han determinado el estado de los paisajes actuales, como por su capacidad modificadora futura, ya sea que ésta conduzca hacia la degradación como hacia la posibilidad de mantener comunidades en estados que permitan un desarrollo natural, económico y social sustentable.

¿CÓMO SE INTERPRETA LA DINÁMICA DE LAS COMUNIDADES?

Tradicionalmente, desde principios del siglo pasado, las escuelas ecológicas clásicas -influenciadas por la filosofía del *uniformitarianismo* que asume que los procesos que operan en la actualidad son los que han actuado siempre para dar lugar a lo que vemos hoy- concibieron durante décadas a las comunidades como entidades relativamente autónomas, predecibles y estables en el largo plazo. Así, a cada sitio con sus características abióticas le correspondía, en

forma determinística, una única comunidad estable con una determinada y predecible composición de especies en equilibrio con el clima regional. A su vez, luego de un evento de *denuación*, es decir de la eliminación total de la cubierta vegetal por ejemplo tras una **deglaciación** o por formación de sustratos nuevos por erupciones volcánicas, le correspondían una serie ordenada y predecible de *estadios* de la comunidad que, con el tiempo, alcanzaban su máxima diversidad y estabilidad.

Asociada a esta línea de pensamiento está el ideal de comunidades “prístinas” y “nunca tocadas por la mano del hombre” y, como sustento, la concepción del hombre como un factor externo al sistema que no interviene en el funcionamiento dinámico del mismo sino que altera este orden natural. Esta mirada tuvo por mucho tiempo una gran aceptación y sigue vigente hasta nuestros días. Sin embargo, el avance de la ecología durante las últimas décadas del siglo XX propone como alternativa que las comunidades son entidades relativamente laxas, determinadas por la coexistencia de especies en el tiempo y el espacio. Esta coexistencia responde a factores históricos, es decir que una determinada especie está en un cierto lugar porque llegó por dispersión o tuvo la capacidad de persistir o sobrevivir. De esta forma, se asume que hay factores producidos por *azar* (*aleatorios*) que determinan la composición de la comunidad. Hoy en día se piensa también que las condiciones del sitio, los requerimientos de las especies y las interacciones entre especies son tales que permiten, o a veces favorecen, su supervivencia y reproducción. A su vez, estas interacciones también pueden producir cambios en la composición ya sea porque algunas especies facilitan a otras el ingreso al sitio a través del mejoramiento de condiciones ya sea por reducción de radiación, fertilización de suelos, etc. (Capítulo 3) o porque algunas especies compiten y excluyen otras preexistentes a través de modificaciones de las condiciones del si-

tio y reducción de los recursos, como en el caso de árboles que sombrean a otros.

COMUNIDADES PERTURBADAS

A contramano de nuestra percepción, las comunidades de plantas y animales raramente son prístinas o alcanzan estados de equilibrio ya que son continuamente afectadas por **disturbios** naturales o antrópicos. Un disturbio es un evento que al producir la muerte de individuos, o el consumo de biomasa de partes de individuos, libera recursos (por ejemplo luz, nutrientes o espacio) que pueden ser redistribuidos y acaparados por otros individuos y/o especies de la comunidad. Quién y en qué medida se verán afectados o beneficiados y cómo resistirán, responderán o utilizarán los recursos liberados, depende fundamentalmente de los requerimientos de recursos, las características y estrategias de historia de vida de las especies y las **adaptaciones** que las presiones selectivas moldearon a lo largo de sus historias evolutivas. Además, como los organismos poseen recursos y energía limitados, sus estrategias reflejarán siempre un determinado compromiso de asignación de energía y recursos.

Así habrá especies *colonizadoras* con estrategias de historias de vida muy diferentes, algunas con alto potencial reproductivo que destinan mucha de su energía disponible a generar una numerosa progenie (descendencia), pero a expensas de asignar menos energía en el mantenimiento, la protección de sus órganos y estructuras de modo que, por ende, son individuos de vida corta. Son especies poco eficientes en el uso de los recursos y, en consecuencia, inferiores en la competencia por los mismos. En el extremo opuesto, puede haber especies capaces de mantenerse eficientemente dentro de la comunidad porque evolutivamente destinan mucha energía en sostener, mantener y proteger sus estructuras a costa de una

reproducción limitada. Son especies más eficientes en el uso de los recursos cuando éstos son limitantes y, por ende, se las considera competitivamente superiores.

Las especies colonizadoras serán más eficientes en ocupar áreas afectadas por un disturbio, por lo tanto, si éste es muy frecuente serán estas especies las que se verán favorecidas. Un buen ejemplo de esta estrategia es la del coihue (*Nothofagus dombeyi*) de los bosques andino-patagónicos. Debido a la copiosa producción de pequeñas y numerosas semillas es una especie típicamente colonizadora de sitios disturbados por incendios, derrumbes, coladas volcánicas y deglaciaciones recientes donde, luego del disturbio, forma verdaderos tapices de plántulas. Se originan así bosques densos y coetáneos o sea, de la misma edad (Figura 1).

Sin embargo, una vez establecido como árbol adulto, el coihue es incapaz de establecerse bajo su propio dosel, por no tolerar sitios sombríos, motivo por el cual se dice que es *intolerante* a la sombra. Esto hace que la especie sea altamente dependiente de disturbios que produzcan grandes aperturas del **dosel** para poder autoperpetuarse. En ausencia de esas aperturas el bosque se mantendría en estado maduro pero sin oportunidades de regenerarse.

Como estrategia opuesta podemos señalar la del laurel o tepa (*Laureliopsis philippiana*) en los bosques lluviosos valdivianos. Esta especie, es capaz de establecerse y permanecer largo períodos bajo el dosel oscuro ya que es *tolerante* a la sombra, para luego, una vez producida la apertura de un claro, ganar un lugar en el dosel (Figura 2). Claramente, especies como ésta se verán beneficiadas por largos períodos libres de disturbios masivos en el bosque en tanto, especies como el coihue, por una frecuencia mayor de disturbios en el paisaje. Eventualmente, entre eventos de disturbio, las especies competitivamente superiores lentamente ganarán en dominancia por competencia hasta que un nuevo disturbio retrotraiga una nueva



Figura 1: Puerto Blest en 1925 (aprox.) y en 2009. Los bosques de coihue quemados han regenerado profusamente y son coetáneos. En primer plano el hotel Puerto Blest y una península producto del rellenado de la margen oeste del Río Frías. Fotos: G. Kaltschmidt (Archivo Visual Patagónico) y C. Naficy



Figura 2: Ejemplar de laurel, especie sombra-tolerante, emergiendo del dosel en un claro del bosque de coihue en Puerto Blest. Foto: T. Kitzberger

condición favorable a las especies que son peores competidoras.

Otras especies que se verán favorecidas por un disturbio serán las que posean adaptaciones que les permitan resistir, evadir o responder individualmente a los efectos producidos mientras que se verán perjudicadas especies que carezcan de estas adaptaciones. Por ejemplo, el pehuén o araucaria (*Araucaria araucana*) o el alerce (*Fitzroya cupressoides*), cuando adultos y emergentes del dosel, poseen cortezas gruesas, aislantes e ignífugas que les permiten resistir incendios mientras que las lengas (*Nothofagus pumilio*) y coihues poseen cortezas delgadas. Estas diferencias hacen que ante la presencia de fuego se produzca una mayor supervivencia de las primeras en detrimento de estas últimas. Por lo tanto es común encontrar bosques de coihue o lenga relativamente jóvenes, producto de un disturbio masivo, mezclados con alerces o pehuenes de mucha mayor edad.

Podemos ver así como un disturbio produce una redistribución de recursos que desfavorece a las especies menos adaptadas a disturbios frecuentes y favorece a las que pueden responder, ya sea resistiendo individualmente o regenerándose profusamente. Los disturbios entonces son elementos clave en la dinámica de la mayoría de las comunidades ya que juegan un papel fundamental en la redistribución de recursos, la composición de especies y, más importante aún, en la coexistencia y diversidad de especies en las comunidades así como en la diversidad genética.

La acción de disturbios evita que las especies más competitivas dominen, y eventualmente excluyan, a las especies menos competitivas, generando oportunidades para estas últimas, favoreciendo así la coexistencia entre especies e incrementando la diversidad de especies de una comunidad. Sin embargo, un disturbio demasiado frecuente podría producir el efecto opuesto eliminando las especies competitivas y dejando únicamente especies colonizadoras. Existirá

entonces una frecuencia intermedia de disturbios en el paisaje que permita mantener en equilibrio dinámico un máximo número de especies. Así, la ecología moderna concibe paisajes en equilibrio dinámico determinado por el **régimen de disturbios** y no por comunidades en equilibrio con las condiciones climáticas como lo hacían las teorías clásicas.

Es necesario entonces definir el régimen de disturbios como la recurrencia en espacio y tiempo de esas alteraciones que influirá en la composición y configuración de un determinado paisaje según la frecuencia con que se presenten (número de eventos por unidad de tiempo). Así, bajo un régimen de disturbio frecuente, muchos bosques estarán en estadios tempranos post-disturbio favoreciendo regionalmente las especies colonizadoras o las adaptadas a los efectos o condiciones generadas por ese disturbio. Habrá, sin embargo, sitios que por azar permanezcan libres de disturbios por más tiempo, en los cuales podrán subsistir especies menos adaptadas o más competitivas.

Otra característica importante del régimen de disturbios es el tamaño de los eventos (por ejemplo, cantidad de hectáreas quemadas por un incendio) y su severidad, es decir cuán letales o destructivos son (por ejemplo, porcentaje de árboles que murieron por un fuego). Disturbios de gran tamaño o gran severidad generarán condiciones más dificultosas para la recolonización si las fuentes de semillas fueron eliminadas del área disturbada y relegadas a los bordes. Solo podrán beneficiarse de disturbios severos especies extremadamente *vágiles* (buenas dispersoras) o con adaptaciones de gran resistencia al disturbio.

Por lo tanto, un disturbio concebido desde esta perspectiva no es considerado una catástrofe ya que, por el contrario, muchas especies y funciones de los ecosistemas dependen exclusivamente de la ocurrencia del mismo para poder persistir en las comunidades, o al menos en los paisajes. Muchas veces, los disturbios, por sus connotaciones

negativas, han sido excluidos de los ecosistemas generando grandes desbalances y consecuencias inesperadas e indeseables como ser extinciones locales de ciertas especies, cambios cualitativos a nuevos regímenes de disturbios más extensos y/o severos. Un ejemplo de esto es el fenómeno de supresión de fuego en ecosistemas que naturalmente tienen fuegos frecuentes y pequeños, donde la falta de disturbios ha aumentado la cantidad y continuidad de combustible promoviendo incendios severos y de gran magnitud. Sin embargo, el exceso de disturbios fuera del rango de las adaptaciones de las especies nativas de las comunidades (excesivamente frecuentes, grandes o severos) pueden sí ser considerados eventos catastróficos con consecuencias de degradación, invasión de especies **exóticas**, procesos erosivos y de pérdida de biodiversidad u otras funciones ecosistémicas.

Resulta entonces muy importante comprender la **resiliencia**, que es la capacidad de un ecosistema de absorber estas perturbaciones sin alterar sus características estructurales o funcionales y recuperar las condiciones previas al disturbio. Son numerosos los casos en que el disturbio o régimen de disturbios excede los límites de resiliencia de un determinado ecosistema produciéndose cambios bruscos (y a menudo irreversibles) en las características, propiedades y funciones adquiriendo así, un nuevo estado más degradado y empobrecido. Ejemplos de esto son algunos de los grandes incendios que se han producido en Patagonia Norte durante la sequía extrema en 1999 como el del Cerro Falso Granito (P.N. Nahuel Huapi) que por su severidad eliminó en forma permanente bosques de lenga sobre laderas enteras reemplazándolos por matorrales.

Disturbios de diferente naturaleza pueden superponerse en los paisajes y su interacción puede producir efectos sinérgicos, es decir, que exceden la simple suma de los efectos individuales. Así, un bosque recién incendiado desencadenará procesos muy diferentes que determinarán cambios a co-

munidades muy diferentes dependiendo si se le superpone, o no, otro disturbio como, por ejemplo el *ramoneo* -consumo de ramas y hojas- por ganado. Mientras muchos bosques incendiados del norte de la Patagonia han regenerado nuevamente a bosque, muchos otros sitios han revertido a matorrales o incluso a pastizales permanentes a causa de la alta carga ganadera luego del fuego (Capítulo 4). Los disturbios también pueden interactuar, ya no por sus efectos, sino por sus causas. Así, un disturbio de un tipo puede modificar las probabilidades de que ocurra el mismo u otro tipo de disturbio. Por ejemplo, un sitio que se incendió y regeneró en un matorral tiene mayores probabilidades de sufrir un nuevo incendio (debido a que el matorral es más inflamable que el bosque) que sitios vecinos que no sufrieron incendio. Un sitio que sufrió caídas de árboles por nevadas o vientos tendrá quizás menos posibilidades de sufrir los efectos del pastoreo ya que los herbívoros grandes tienen menos posibilidades de acceder a dichos sitios con mucho ramero o troncos caídos (ver por ejemplo Recuadro 9).

La acción del hombre puede modificar regímenes de disturbio ya sea de manera directa modificando las probabilidades de ignición (muchos incendios en Patagonia se originan a partir de rutas), suprimiendo el fuego, reduciendo cargas ganaderas o indirectamente, modificando el paisaje sobre el cual se propagan los disturbios o incluso, induciendo cambios en el clima que a su vez repercuten en regímenes de disturbio. Una de las manifestaciones del cambio climático es el aumento de eventos climáticos extremos (nevadas, sequías, tormentas). Todos estos eventos afectan de alguna manera el régimen de disturbios, por ejemplo, más tormentas eléctricas aumentarán la probabilidad de ignición, más nevadas extremas aumentarán la frecuencia de caídas de árboles o ramas y un aumento de sequías producirá mortalidad de bosques y mayor extensión, frecuencia y severidad de incendios.

LOS CLAROS, PROCESOS FUNDAMENTALES PARA EL BOSQUE

Los disturbios juegan un papel fundamental en el rejuvenecimiento de los bosques, sin embargo, el ritmo con que lo hacen y cuánto abarcan en términos de área, difiere ampliamente entre ellos. Así denominamos *disturbios de grano fino* a aquellos que afectan parte de un árbol, un árbol individual o unos pocos árboles contiguos del bosque. En el extremo opuesto encontramos grandes eventos que producen la muerte de muchos árboles como los sismos, las avalanchas o los fuegos, llamados *disturbios de grano grueso*. De este modo, cada bosque, de acuerdo a las especies presentes, su historia previa, su clima, topografía, uso, etc. poseerá un determinado régimen compuesto de toda la gama de disturbios desde grano fino a grano grueso actuando conjuntamente. Como resultado se encontrará una variedad de *micrositios*, o sea, de variaciones a pequeña escala en el ambiente, con características particulares en cuanto a la humedad, la temperatura, la luz y el contenido de nutrientes, que pueden ser favorables o no al establecimiento de nuevas plántulas o el crecimiento de plántulas o renuevos preexistentes al disturbio (*regeneración de avanzada*).

Los bosques de lenga en Patagonia están sujetos a distintos tipos de disturbio. Los de grano grueso hacen que, debido a la liberación de recursos como la luz, y si las condiciones climáticas lo permiten, se produzcan *eventos de establecimiento*, es decir períodos en los cuales las plántulas de lenga logran germinar y establecerse. De esta forma se forman manchones de bosques de estructura coetánea, es decir con árboles de la misma edad. Con el tiempo, y en ausencia de otros *disturbios de grano grueso*, ese bosque puede transformarse en un bosque maduro, con árboles viejos, en el que van creciendo otros más jóvenes y en el que se da un proceso de *autoraleo*, en el cual mueren los árboles suprimidos bajo el dosel de árboles dominantes.

En ausencia de grandes disturbios, es muy común observar bosques maduros de lenga con abundantes caídas de árboles aislados o de pequeños grupos de árboles formando claros en el dosel. Estos claros, que son aperturas entre las copas de los árboles más grandes, permiten principalmente la entrada de luz. Dentro del claro también varían otros factores como la temperatura y la humedad, además de los distintos sustratos (ramerío, troncos) que produce el árbol formador del claro. Todos estos cambios generan una cierta heterogeneidad ambiental que permite generar **nichos** de regeneración aptos para el establecimiento de plántulas y el crecimiento de juveniles. En bosques de lenga del norte de la Patagonia, donde el clima se caracteriza por veranos secos y cálidos, cuanto más grande el claro, más radiación solar directa va a recibir el suelo y más alta será la temperatura del mismo disminuyendo así la humedad disponible para las plantas que ahí germinen limitando, por ende, la regeneración. Este efecto es opuesto a lo que pasa en Patagonia Sur con un régimen de precipitaciones anualmente más homogéneo donde los claros no son micrositios más secos y por ende la regeneración de lenga es abundante.

Para comprender los factores que limitan la regeneración de lenga realizamos experimentos de trasplante de plántulas de lenga (Recuadro 1) del suelo del bosque a distintas ubicaciones dentro de claros, en un bosque relativamente seco (donde la precipitación es escasa, aproximadamente 1000mm/año) como es el valle del Chalhhuaco, y en otro muy húmedo donde llueven unos 3000 mm/año en Paso Puyehue (ambos en el P.N. Nahuel Huapi). Los resultados nos demostraron que en el bosque más seco la supervivencia en el centro de los claros fue nula, ya que sólo encontramos algunos juveniles en la periferia norte del claro, donde recibían menos radiación solar directa debido a la inclinación solar en esa latitud. En el bosque húmedo, en cambio, las plantas de lenga sobrevivieron muy bien en todas las ubicaciones de los claros.

Los resultados indican que en los bosques secos de lenga, cerca del límite con la estepa, la apertura de claros en el dosel no es suficiente para promover la regeneración de los bosques porque el agua, y no la luz, es el factor limitante. En esos mismos sitios hemos contado el número de renuevos, o individuos jóvenes de lenga, creciendo naturalmente dentro de claros y encontramos muchos más juveniles en la zona húmeda que en la seca.

Estos estudios nos enseñan que los bosques

secos se comportan de una manera diferente que los húmedos. El hecho de que la disponibilidad de agua sea el factor limitante sugiere que los bosques secos no deben ser manejados de la misma manera que los bosques húmedos, donde se supone que las aperturas son oportunidades de regeneración. Aparentemente el manejo de bosques secos presentaría una mayor complejidad. Para asegurar una adecuada regeneración sería necesario combinar una moderada apertura del dosel (aumento de radiación) con la dis-

Recuadro 1. Madera muerta, refugio para la lenga

Karin **Heinemann**

En los claros del bosque que se forman por la caída de árboles, los troncos caídos en diferentes estadios de descomposición producen una gran heterogeneidad ambiental. En diferentes bosques maduros del mundo se han documentado varios casos, en los que los restos leñosos han jugado un papel fundamental como sustratos favorables a la regeneración de los árboles. Grandes troncos en descomposición proveen lugares apropiados para plántulas de especies arbóreas ya sea porque actúan como superficies elevadas donde la vegetación densa del sotobosque o una cobertura de musgos podrían inhibir el establecimiento en el suelo, o porque evitan que las plántulas sean tapadas por la hojarasca o, incluso, porque las condiciones del suelo mismo, ya sea por humedad como por déficit de nutrientes, serían desfavorables

En un estudio de tres bosques realizados en Patagonia Norte encontramos que el 65% de las plántulas de lenga crecía sobre troncos descompuestos en el bosque seco (Challhuaco), el 34% en el intermedio (Cerro Catedral) y solo el 15% en el más húmedo (Paso Puyehue).

Los troncos caídos sobre los que se encontraron las plántulas se caracterizaban por un grado avanzado de descomposición y, al medir el contenido de agua de los mismos, pudimos constatar que era mucho mayor que en los lugares donde había plántulas en el suelo, sobre todo en marzo, a fines del verano. Eso significa que en bosques secos las plántulas sobre los troncos sobreviven más que en el suelo durante los habituales veranos secos en el norte de la Patagonia.



Plántula de lenga establecida sobre un tronco en descomposición en el Valle del Challhuaco. Foto: K. Heinemann.

ponibilidad de micrositios húmedos dentro de los claros como troncos semienterrados o árboles muertos caídos y en pie (Recuadro 1). A su vez, es esperable que la regeneración esté altamente condicionada por los ciclos de *semillazón* y los períodos lluviosos.

¿BOSQUES “LIMPIOS” O BOSQUES “SUCIOS”?

Dentro de los variados efectos de los disturbios en los bosques podemos encontrar la producción de grandes cantidades de troncos y ramas muertas en pie o caídas generadas por la muerte total o parcial de árboles y grandes arbustos. Estos restos leñosos no son desechos sino que son estructuras que adquieren nuevos roles fundamentales en la dinámica del sistema. Los árboles muertos en pie pueden ser refugio o sitio de reproducción para animales (Capítulo 9) o actuar como estructuras (*perchas*) donde se posan las aves que se alimentan de frutos (Capítulo 6). Allí las aves defecan las semillas de los frutos consumidos dispersando individuos que pueden provenir de otras comunidades, contribuyendo con la recolonización luego de disturbios (Capítulo 8). A su vez, los restos leñosos que encontramos sobre el suelo también pueden tener diversas funciones en el bosque, entre ellas ayudar a controlar la erosión del terreno, o favorecer el establecimiento de plántulas por ofrecer micrositios favorables (Recuadro 1).

Como ya vimos, puede ocurrir que los efectos de un disturbio modifiquen la probabilidad o intensidad con la que suceden nuevos disturbios. De esta forma, los árboles caídos pueden crear áreas que resultan inaccesibles para grandes herbívoros que se alimentan de las plántulas que allí germinan. Por ejemplo, luego de un incendio en un bosque de coihue y ciprés (*Austrocedrus chilensis*) los troncos quemados y caídos forman cercos naturales contra el ganado vacuno, abundante en algunas zonas del P.N. Nahuel Huapi. Estos pequeños sitios

resguardados permiten que especies muy apetecibles para los herbívoros como el maqui (*Aristotelia chilensis*), el pañil (*Buddleja globosa*) o la parrilla (*Ribes magellanicum*) logren establecerse, crecer y reproducirse (Recuadro 1).

Por todas estas razones es muy importante comprender la paradoja de los restos leñosos: sorprendentemente los árboles muertos pueden ser fuente de vida. Muchas veces las actividades humanas generan bosques “limpios”. En bosques de pehuén del Neuquén las comunidades locales utilizan en forma muy intensiva los restos leñosos que, año a año, se desmoronan de los árboles a causa de las nevadas invernales. Si bien esa leña constituye un recurso fundamental (calefacción, cocción) para estas economías de subsistencia, su remoción completa del suelo limita la regeneración de los mismos pehuenes al eliminar “sitios seguros” protegidos del ramoneo del ganado. Otro ejemplo de “limpieza” del bosque lo constituyen las prácticas de remoción de árboles muertos en sitios afectados por incendios. Además de incentivar la ignición deliberada de incendios por el rédito económico de la leña obtenida, esta práctica tiene consecuencias graves sobre la regeneración del bosque: plántulas de especies como la lenga y el ciprés son relativamente poco tolerantes a las altas radiaciones y la desecación del suelo comunes en sitios incendiados. Para estas especies se torna necesaria la presencia de estructuras (aunque sean muertas) que generen micrositios sombreados adecuados para la supervivencia de plántulas (Recuadro 1).

DISTURBIOS CLIMÁTICOS: CUANDO LOS ÁRBOLES MUEREN DE PIE

Las sequías y/o temperaturas extremas forman parte de las alteraciones climáticas que afectan directamente los nacimientos y muertes de árboles en un bosque. Común-

mente esos eventos causan la muerte de individuos jóvenes, no obstante, cuando los eventos son muy severos, pueden llevar también a la muerte de ejemplares adultos.

En el norte de la Patagonia la estacionalidad de las precipitaciones, así como las sequías y olas de calor durante determinados años, resultan ser factores que impactan negativamente en la fisiología de los árboles. Estos eventos climáticos han sido estudiados principalmente en bosques de coihue y se ha comprobado que pueden producir la muerte repentina de los árboles dependiendo, la magnitud de la mortalidad, de la severidad del evento. Por ejemplo, una sequía severa como la ocurrida durante el verano 1998-99, provocó la repentina muerte de individuos adultos y jóvenes de coihue sobre unas 11.000 hectáreas dentro del Parque Nacional Nahuel Huapi (Figura 3).

Un árbol puede concebirse como una columna capilar continua que une, a través de los vasos del xilema, el agua del suelo y la atmósfera a la salida de los estomas, esos minúsculos poros que se encuentran en el

envés de las hojas y son utilizados para el intercambio gaseoso. Ante eventos de sequía se produce un exceso de demanda de agua en los estomas, pero poca oferta a nivel de raíces. Esta diferencia “tensa” la columna capilar dentro del xilema pudiendo producir su ruptura por formación de pequeñas burbujas de aire (*embolismo*), cortando así la continuidad en el flujo de agua a través de los sistemas de conducción del árbol. Eventualmente, si todos los vasos se bloquean, se produce un efecto de cascada (*embolismo catastrófico*) produciendo la muerte del árbol.

Otra posible causa de muerte de los árboles durante sequías es por inanición de carbono, es decir, y aunque suene paradójico, la falta de agua los mata de hambre. Esto ocurre cuando los árboles para prevenir la pérdida de agua cierran sus estomas durante períodos tan prolongados que les impiden realizar suficiente fotosíntesis y fijar el carbono necesario como para sostener sus funciones metabólicas.

La muerte de coihues luego de la sequía de 1998-99 fue de una magnitud sorprenden-

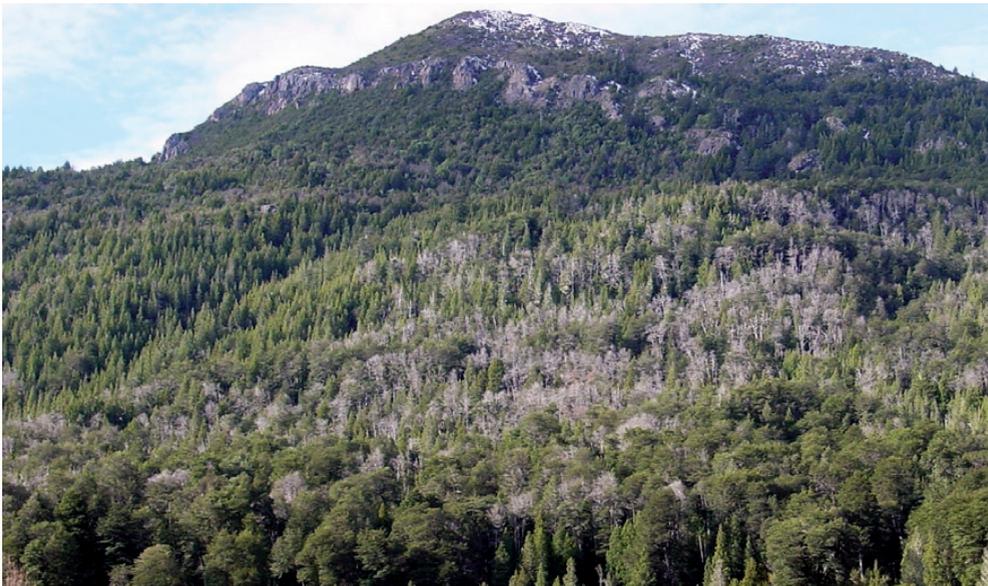


Figura 3: Mortalidad de coihues producida por la sequía de 1998-99 en el Parque Nacional Nahuel Huapi. El ciprés co-dominante del bosque no fue afectado por la sequía. Foto: T. Kitzberger.

te pero hoy sabemos que no es un episodio aislado, ya que los bosques de coihue han respondido con numerosos episodios de muerte masiva durante las sequías históricas de 1943, 1953, 1956-57 y 1962 ocurridas en Patagonia Norte.

Por otro lado, en algunos árboles, ya sea porque se encuentran en mejores condiciones sanitarias o en mejores condiciones de sitio, las sequías extremas no llegan a producir su muerte pero pueden impactar negativamente de modo tal que el árbol comienza una declinación en su crecimiento. Esto se ha visto, no sólo en los bosques de coihue, sino también en algunos bosques de ciprés y de lenga. Esta respuesta denominada *muerte parcial de copa* implica una fuerte reducción en su superficie fotosintética capaz de sostener el crecimiento del individuo. En los bosques del norte de la Patagonia resulta frecuente observar grandes ramas muertas en la copa de los árboles (Figura4).

Notablemente, aquellos coihues que pre-



Figura 4: Ejemplares de coihue en Lago Mascaradi (P. N. Nahuel Huapi) mostrando muerte parcial de copa producida por la sequía de 1998-99. Foto: M.L. Suárez.

sentaban signos de mortalidad parcial en su copa producto de sequías anteriores tuvieron mayor capacidad de sobrevivir la sequía de 1998-99. Esto se podría deber a que un árbol que ya “desconectó” parte de su tejido fotosintético en otros episodios de sequía habría equilibrado la relación entre superficie evapotranspiradora y su biomasa de raíces reduciendo así los riesgos de embolismo catastrófico.

El disturbio por sequía tiene una particularidad que lo diferencia de la apertura de dosel generada por la caída de un individuo: una vez ocurrida la muerte del árbol, el mismo queda en pie por un largo periodo. Esta clase de apertura en el dosel, también llamado *claro por sequía*, se caracteriza principalmente por la falta de daño de la vegetación en estratos inferiores, como así también por la ausencia de restos leñosos en el suelo del bosque. Cuando, debido a la ocurrencia de un evento de sequía extrema, el número o tamaño de claros de esta clase resulta elevado dentro del bosque puede ocurrir que la vegetación dominante encuentre dificultades en establecerse en el nuevo nicho disponible. Este hecho trae aparejado la posibilidad de que una especie se beneficie en relación a otra, ganando en dominancia y marcando posibles cambios en la composición futura del bosque.

Un ejemplo claro resulta de estudiar los patrones de establecimiento luego de la sequía de 1998-99 en bosques mixtos de coihue-ciprés. En el Parque Nacional Nahuel Huapi se puede observar escasa regeneración de coihue debajo de los árboles de su misma especie muertos por la sequía de 1998-99, hecho que contrasta fuertemente con la presencia y vigorosidad de pequeñas plantas de ciprés. Los factores más importantes de este desbalance parecen ser las condiciones de sombra y sequedad que reinan en el suelo de los claros por sequía. La muerte de los árboles que componen el dosel permite el ingreso de luz que se torna disponible para los arbustos y hierbas que crecen en los estratos inferiores. Esta libera-

ción de recursos posibilita un aumento en el crecimiento por parte de la vegetación del sotobosque preestablecida, contribuyendo aún más a la oscuridad del suelo del claro donde la nueva planta debería establecerse. Es por ello que una especie como el coihue, que es intolerante a la sombra, ve reducida su capacidad de establecerse en el claro por sequía. Lo contrario sucede con el ciprés, que tiene la capacidad de establecerse y crecer en sitios más sombríos.

Las sequías parecen estar limitando la expansión del coihue en su límite oriental de distribución, tornando estas poblaciones más vulnerables de sucumbir ante futuros eventos climáticos extremos. Si se tiene en cuenta la tendencia positiva en la temperatura que experimentan los veranos en el norte de la Patagonia y la tendencia de declinación en las precipitaciones, es probable que sequía tras sequía la distribución de los *coihuales* se vaya paulatinamente reduciendo, dando lugar a vegetación más **xerófila** como *cipresales* y *matorrales*.

Además de las sequías existen otras alteraciones en las variables climáticas, como nevadas extremas o fuertes vientos, que pueden producir eventos de mortalidad en el bosque. A lo largo de fuertes gradientes ambientales, como el que se da de oeste a este a lo ancho de toda la Patagonia, los bosques de coihue pueden ocupar situaciones climáticamente muy contrastantes. Por ende, los eventos de apertura de dosel, establecimiento y mortalidad también serán contrastantes: en los bosques ubicados en el límite oriental de distribución existe una influencia directa del clima (sequías) sobre la fisiología de los árboles que determina, eventualmente, la muerte parcial o total del árbol. Por el contrario, en porciones más occidentales donde la precipitación es mayor, los claros del bosque se producen principalmente por disturbios físicos que dañan los árboles, como fuertes vientos y copiosas nevadas. Por ejemplo la gran nevada de 1984 produjo gran cantidad de caídas de árboles enteros o de ramas de coihue sobre exten-

sas áreas, produciendo oportunidades de regeneración y liberación del crecimiento de otros individuos y del sotobosque. A su vez, en altura, estas nevadas dieron lugar a abundantes avalanchas, afectando mayormente a bosques de lenga. De esta forma los disturbios climáticos (sequías, nevadas, lluvias torrenciales, vientos fuertes) están íntimamente ligados a la dinámica de los bosques.

DISTURBIOS GEOLÓGICOS COMO PROMOTORES DE DIVERSIDAD

En muchos lugares del planeta geológicamente activos existe una íntima relación entre el tectonismo, es decir la actividad sísmica, el vulcanismo, los disturbios asociados (endemicamientos, derrumbes, aluviones) y la dinámica de la vegetación. Los bosques templados del sur de Sudamérica, por su relación con importantes fallas tectónicas, son un excelente ejemplo de lo entrelazados que están el mundo geológico y el biológico. Por un lado la geología, a través de la historia de la deriva de los continentes, nos ha dejado un fuerte legado biológico (Capítulo 1), por otro lado, en tiempos más cortos, los fenómenos geológicos pueden ejercer fuerzas naturales como los sismos, que confieren dinámica a las comunidades terrestres.

Un buen ejemplo de esta influencia es el de los bosques lluviosos Valdivianos de los Andes del centro sur de Chile. En ellos es muy común observar grandes coihues emergentes en una matriz de densas selvas siempreverdes dominadas por numerosas especies arbóreas *tolerantes a la sombra* como el olivillo (*Aextoxicon punctatum*), la tiaca (*Caldcluvia paniculata*), el laurel, el lingue (*Persea lingue*), el palo santo (*Dasyphyllum diacanthoides*), el avellano (*Guevina avellana*) y el canelo (*Drymis winteri*), así como también abundante caña colihue (*Chusquea culeou*) y quila (*Chusquea quila*). En la década de los 70 y 80 ecólogos de bosques se pre-

Recuadro 2. Tiemblan los bosques

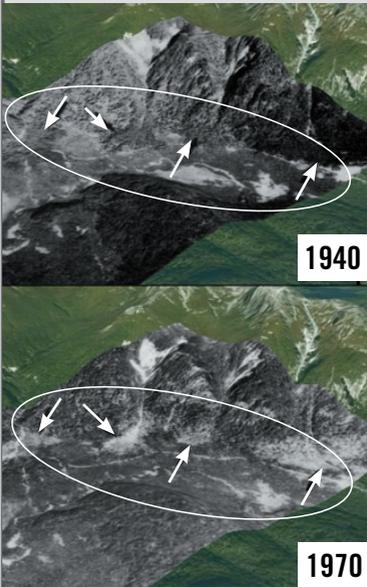
Thomas **Kitzberger**

Es domingo a la tarde del 22 de mayo de 1960. La tranquilidad de la ciudad de Valdivia, en el sur de Chile, se ve brutalmente interrumpida por once sismos de hasta 8.75 en la escala Richter que asolan toda la costa Pacífica de Sudamérica Austral entre los 37 y 43°S.....Los volcanes Puyehue y Calbuco erupcionan durante las semanas y meses siguientes liberando enormes cantidades de lava viscosa y cenizas.

Aunque percibamos nuestros paisajes boscosos como estables e inmóviles, no lo son. Vistos a largo plazo, los bosques andino-patagónicos y las selvas Valdivianas están lejos de ser lugares tranquilos. Por el contrario, estos lujuriosos bosques se desarrollan sobre una de las regiones de mayor actividad volcánica y tectónica del planeta. Allí donde la *placa Sudamericana* se “monta” sobre la *placa de Nazca* y se “pliega” dando lugar a la cordillera de los Andes, la enorme energía involucrada en tal choque es liberada en forma de eventos volcánicos y sísmicos que se vienen produciendo de forma recurrente desde el *Cretácico* (Capítulo 1). En tiempos históricos, desde la colonización española del sur de Chile en el siglo XVI, la región de la selva Valdiviana ha sido testigo de al menos 12 sismos catastróficos con magnitudes superiores a 8 en la escala de Richter. La ciudad de Valdivia misma fue destruida parcialmente por los terremotos de 1575, 1737, 1837, 1907 y 1960. Recientemente, el 27 de febrero de 2010 hemos sido testigos de un nuevo gran sismo con epicentro frente a las costas de Concepción, Chile.

¿Qué ocurre con los bosques durante un gran sismo? Básicamente se altera el tenue equilibrio en el que se encuentran las laderas de fuerte pendiente de la región. Los *deslizamientos* se producen por la combinación de laderas muy pronunciadas y suelo muy poroso, con gran capacidad de retención de agua (producto de sucesivos aportes de material volcánico) que actúa como un lubricante para el movimiento del suelo y la vegetación que se desarrolla por encima.

Así, por ejemplo, en 1960 en los faldeos occidentales la cordillera de los Andes, más de 25.000 hectáreas de superficie de laderas boscosas se deslizaron ladera abajo a lo largo de la falla geológica del Reloncaví que corre en forma paralela a unos 20 km al oeste del límite internacional con Argentina. Muchos de estos *deslizamientos* produjeron, en los fondos de los valles, endicamiento de ríos y ascensos pronunciados en los niveles de lagos que provocaron a su vez, inundaciones y aluviones catastróficos debido a la ruptura de los diques naturales formados. Al este de los Andes, algo más lejos del epicentro, el sismo de 1960 produjo mortalidad en bosques de coihue-ciprés en abanicos aluviales, que son de por sí terrenos inestables por ser material poco consolidado. Al oeste del Lago Traful (P.N. Nahuel Huapi) aún perduran estos *parches de mortalidad* con un alto porcentaje de individuos de coihue y un menor porcentaje de ciprés, muertos en pie. La interpretación de fotografías aéreas posteriores al sismo (1970) permitió identificar que los parches de mortalidad se hallaban exclusivamente restringidos a abanicos aluviales en tanto, en fotografías de la década del 40, se observa que sobre esos mismos abanicos se desarrollaban bosques sanos.



Fotografía aérea en relieve de la zona Oeste del Lago Traful-Portezuelo de los años 1940 (arriba) y 1970 (abajo). Las flechas indican los abanicos aluviales con sustratos inestables donde se observan los bosques densos en 1940 y muertos en 1970, luego del sismo de 1960. (Modificado de Google Earth™).

guntaron cómo es posible que el coihue o el ulmo (*Eucryphia cordifolia*), árboles *intolerantes a la sombra* e incapaces de regenerar debajo del dosel puedan ser tan dominantes en los bosques de los Andes mientras son prácticamente inexistentes en los bosques de la cordillera de la Costa del sur de Chile.

Estudios sobre el establecimiento de las especies a través de técnicas de lectura de **anillos de crecimiento** de los árboles permitieron concluir que el coihue es capaz de coexistir en el bosque con las especies siempreverdes sombra-tolerantes únicamente debido a los disturbios tectónicos (sismos fuertes) que, cada tanto en la zona andina producen grandes deslizamientos, coladas y deposiciones volcánicas, que generan superficies desnudas aptas para una colonización masiva del coihue. En ausencia, o baja frecuencia, de estos eventos, tal como ocurre en la cordillera de la Costa, las especies *tolerantes a la sombra* lentamente comienzan a dominar los bosques ya que pueden establecerse bajo el dosel de coihue y terminan excluyendo a los árboles *intolerantes a la sombra* como el propio coihue. Estos estudios demuestran que el *tectonismo* genera disturbios masivos de grano grueso que promueven la biodiversidad de estos bosques al generar oportunidades para especies competitivamente inferiores.

Los márgenes orientales de los Andes, que son más secos, carecen de especies *tolerantes a la sombra* características del bosque lluvioso. Allí los sismos generan efectos más sutiles sobre situaciones topográficas particulares (Recuadro 2).

EL FUEGO, UN DISTURBIO PARADOJAL

El fuego, es decir la combustión y consumo de biomasa de cualquier ecosistema, requiere básicamente de tres ingredientes para ocurrir: una fuente de ignición (natural o antrópica), la acumulación de suficiente cantidad de combustible y una condición

climática que permita que el combustible sea fácilmente inflamable. Sin alguna de ellas no habrá fuego. Por eso el fuego puede considerarse como una forma de disturbio donde se entrelazan íntimamente componentes abióticos, como las sequías que modifican la desecación del combustible, bióticos que modifican la cantidad e inflamabilidad del combustible alterando, por ejemplo la productividad, y sociales, cuando intervienen fuentes de ignición antrópicas. Esta complejidad de factores hace del fuego un componente del ecosistema difícil de manejar.

Una de las grandes paradojas que plantea el manejo del fuego enfocado en la supresión del mismo es que, en general, la ausencia de fuego determina probabilidades y riesgos de fuegos aún mayores o más severos. Esto se debe a que el combustible que no se consume se acumula en el sistema y será combustible de los incendios futuros. Ese es el problema que existe hoy en muchos sistemas boscosos templados del mundo donde una política activa de supresión de fuego durante el último siglo indujo la existencia de paisajes con grandes acumulaciones de combustibles y, por ende, altamente inflamables. Esta paradoja ha producido grandes controversias sobre cómo revertir situaciones de alto riesgo de incendios severos en espacios donde hay ocupación humana de los bosques (casas, caminos, sitios de esparcimiento o interfases urbano-boscosas).

Los paisajes andino patagónicos no escapan de la problemática del fuego. Por el contrario, árboles carbonizados, cicatrices de fuego, carbón en el suelo, límites abruptos entre bosques y matorrales, entre otros, son algunos signos omnipresentes en el paisaje que nos sugieren que el fuego es, y ha sido históricamente, un componente importantísimo en la dinámica de la vegetación. Ya los relatos de aventureros, historiadores, religiosos y militares del siglo XIX hablan de grandes quemazones en bosques y estepas, producto de las prácticas habituales de caza, comunicación y guerra por parte de los diferentes grupos indígenas. En el siglo XVII,

el Padre Mascardi describe densas humaredas relacionadas con la caza y movimientos humanos en zonas esteparias y de **ecotono**. Hacia la zona de bosque, el Padre Menéndez en el siglo XVIII hace referencia a “árboles y cañas quemadas”, “quemazones”, “humaredas” y “monte ardiendo”. Ya en el siglo XIX, los exploradores Guillermo Cox, Charles Musters y Francisco Fonck relatan la ocurrencia de fuego en relación a la caza del guanaco. También exploradores de principios del siglo XX de las zonas de bosques, como Hans Steffen, Fernando Hess y el mismo Perito Moreno, observaron quemazones extensas de bosques húmedos y las atribuyeron a fuegos encendidos como señales, a la apertura de sendas para el comercio e intercambio de bienes con Chile y a la apertura del bosque para cultivo y pastura.

Durante el período de colonización las evidencias históricas del uso del fuego se acrecientan. Bailey Willis en sus estudios de prospección geológica y de uso del suelo de 1914 mapea quemazones y extensas áreas de matorrales que presume se originaron a partir de incendios antiguos. El forestal Max Rothkugel, en 1916, es pionero en descubrir y describir el carácter post-fuego de muchos bosques anteriormente considerados como “bosques vírgenes” y atribuye la existencia de fuego en la región primariamente a colonos europeos y, secundariamente, a quemazones por grupos indígenas y a la acción de rayos. Fotos históricas de principios del siglo XX, y mapas como los de Willis y Rothkugel, muestran un paisaje boscoso enormemente impactado por grandes quemazones generadas para la implantación de pasturas pero que, eventualmente, se escaparon y afectaron grandes extensiones de bosque. Hacia mediados del siglo XX el uso del fuego comienza a restringirse debido a cambios socio-culturales como urbanización, mayor conciencia medioambiental o desarrollo de actividades turísticas, las cuales confluyeron en la creación del sistema nacional de áreas protegidas que instaura políticas de prevención y supresión del fuego.

LOS ÁRBOLES COMO TESTIGOS DE FUEGOS PASADOS

Lamentablemente los registros históricos de incendios son escasos de modo que, para comprender cabalmente los cambios en los regímenes de fuegos, es necesario recurrir a otras técnicas de reconstrucción de historias de fuego. La *dendrocronología*, que estudia las series de anillos de crecimiento que quedan registrados en los troncos de los árboles, permite detectar señales de fuego embebidos en dichos anillos. Cuando un árbol es afectado por fuego, parte de su *cambium*, el tejido de crecimiento que se desarrolla bajo la corteza, es dañado y no crece más. Si el fuego no es demasiado severo o la corteza es lo suficientemente aislante del calor, solamente parte de la circunferencia del *cambium* se muere y el tejido circundante continúa creciendo a modo de *callo* que se superpone a la porción afectada formando las características *cicatrices de fuego*, que generalmente tienen forma de V o U invertida en la base de los troncos (Figura 5).

Eventualmente otros fuegos pueden afectar los callos y así nuevos callos pueden montarse sobre los antiguos, lo que genera un registro continuo de cicatrices múltiples de los fuegos que afectaron al árbol (Figura 5). El análisis de las cicatrices de muchos árboles permite tener una buena reconstrucción de la ocurrencia y recurrencia de fuego en un sitio para los últimos siglos y permite saber exactamente el año en que ocurrieron. De este modo es posible relacionar los cambios en el régimen de fuego con diferentes períodos históricos de uso del fuego. Por ejemplo, en los sitios secos en el ecotono con la estepa, el período de dominio indígena se caracteriza por una frecuencia de fuegos relativamente alta y sin supresión de fuegos naturales (Figura 6). Este período se corta abruptamente luego de la denominada Conquista del Desierto en 1880 y se pasa a un período libre



Figura 5: Cicatriz de fuego en pehuén (a) y sección transversal de una cicatriz múltiple de ciprés proveniente de Río Caleufu (Neuquén) (b). Las flechas indican las cuatro cicatrices que evidencian eventos de fuego. Fotos: T. Kitzberger.

de fuegos coincidente con el uso ganadero extensivo del área por parte de estancieros. En bosques más húmedos la historia fue algo distinta: un período pre-colonización con fuegos infrecuentes pero eventualmente muy grandes, un período de colonización euro-argentina de 1880 a 1920 con muy alta frecuencia de fuego (varios fuegos por década en un mismo sitio o región) seguido de un período prácticamente libre de fuego, relacionado con la creación de áreas protegidas y supresión moderna de fuegos. La datación de fuegos por medio de cicatrices ha permitido también identificar años de gran actividad de fuego, como el año 1827 y el año 1897, cuando se registraron fuegos en numerosos sitios a lo

largo la región cordillerana comprendida entre lago Huechulafquen (Neuquén) y río Futaleufú (Chubut).

Otra forma en que los árboles atestiguan la historia de fuego es a través de su acervo genético. Debido a la capacidad del fuego de fragmentar el bosque, es decir de producir eliminación de grandes superficies de bosque dejando relegados unos pocos árboles semilleros los que luego regenerarán los nuevos bosques. Es posible por ello reconstruir la historia de fuego utilizando marcadores genéticos teniendo en cuenta que durante el proceso de colonización se dan proceso de cuellos de botella donde se pierden variantes genéticas (Recuadro 3).

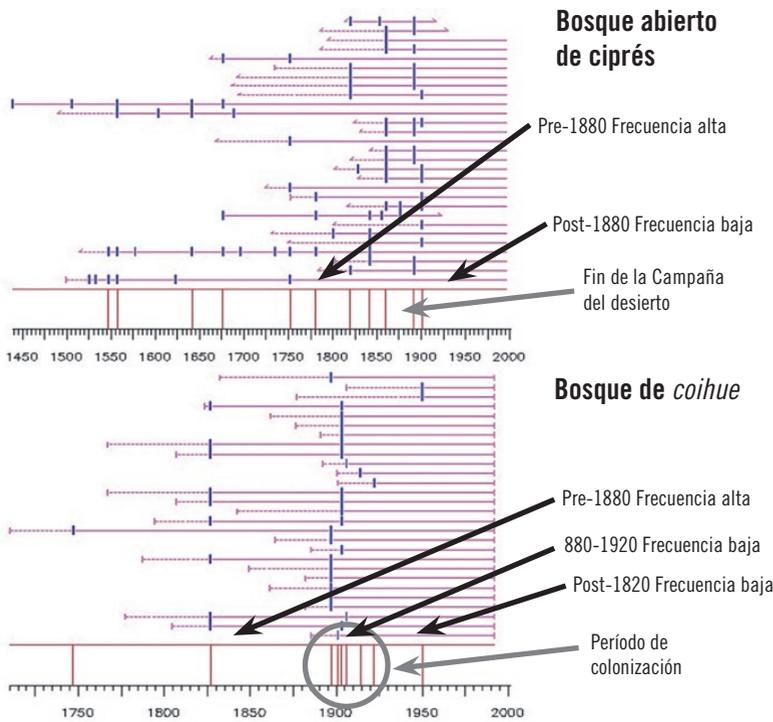


Figura 6: Cronologías de fuego basadas en muestras de ciprés de un sitio seco de bosque abierto de ciprés (Rahue, Neuquén) y un sitio húmedo de bosque mixto de ciprés y coihue (Laguna Huala-Hue, Río Negro). Cada línea horizontal representa un árbol y cada segmento de línea vertical representa un fuego registrado en una muestra. Las líneas verticales en la base de cada gráfico muestran incendios registrados por dos o más árboles del sitio lo que sugiere que se trató de incendios más grandes.

Recuadro 3. Historia de fuego revelada por el ADN

Cintia P. Souto, Andrea C. Premoli y Thomas Kitzberger

El ciprés de la cordillera posee una amplia distribución en Patagonia pero no es continua, presenta un grado creciente de *fragmentación* natural en sentido O-E y S-N. Estudios genéticos recientes sugieren que los pequeños bosques ecotonaes (*bosquetes*) ubicados marginalmente hacia el este de su distribución son relictos de una ocurrencia que en el pasado fue más amplia y que fuera fragmentada por disturbios, como el fuego u otros impactos antrópicos. En términos genéticos, la fragmentación aísla las poblaciones y reduce sus tamaños, por lo tanto los bosquetes aislados estarán formados por individuos emparentados cercanamente, es decir serán producto de la endogamia o cruce entre parientes en poblaciones pequeñas.

Decidimos entonces averiguar si variaciones espacio-temporales en el *régimen de disturbio antrópico* de los últimos siglos podrían también haber dejado su huella genética en la especie. Esperábamos encontrar que las poblaciones hacia el este y el norte mostrarán indicios crecientes de haber sufrido los efectos de la fragmentación contemporánea. Analizamos genéticamente poblaciones continuas hacia el oeste y marginales hacia el este a lo largo de la distribución total de la especie en Argentina entre los 37 y 42° de latitud sur.

El grado de divergencia genética entre poblaciones continuas y marginales encontrado fue bajo y similar a lo largo de la distribución sugiriendo que la *fragmentación* observada es un fenómeno reciente. Sin embargo, las poblaciones del norte y las marginales del centro presentaron mayores niveles de reproducción entre individuos emparentados.

Estos resultados coinciden con una historia de fuegos pequeños y frecuentes más antigua (pre-europea) en el norte y una historia de fuegos extensos y recientes (colonización europea) en el sur.

LOS PAISAJES RESPONDEN AL RÉGIMEN DE DISTURBIOS

INVASIÓN DE ÁRBOLES EN EL ECOTONO

Diversas fuentes de información nos sugieren que la vegetación ha respondido fuertemente a los cambios en los regímenes de fuego. En general, tanto los períodos de alta frecuencia de fuego provocado por indígenas como la inducida por la colonización seguidas de un período casi libre de fuego, ha conducido a un proceso de avance de los árboles.

Un ejemplo de los cambios que se produjeron en el ecotono bosque-estepa lo brindan fotografías históricas de la zona de Confluencia del Trafal (P.N. Nahuel Huapi) (Recuadro 4) en tanto, en el bosque húmedo se dio un proceso similar donde la ausencia de fuego produjo la formación de masas boscosas más conectadas entre sí con el consiguiente posible aumento en la propagación de fuego (Figura 7).

MATORRALIZACIÓN: UN CAMBIO DIFÍCIL DE REVERTIR

Fuegos muy severos o frecuentes consumen o matan árboles que potencialmente sirven como fuente de semillas para la repoblación de bosques. Este proceso de cambio o *matorralización* implica un reemplazo radical de la comunidad de especies arbóreas boscosas que se reproducen obligadamente por semilla (la mayoría de los árboles se reproducen así), por otras que son capaces de rebrotar luego de fuego, característica de la mayoría de las especies del matorral.

Los matorrales son un tipo de vegetación muy común en todo el norte de la Patagonia que se distribuye a lo largo del gradiente de precipitación este-oeste pero predominan en las zonas ecotonales. Dentro de este gradiente ambiental podemos diferenciar en zonas más húmedas a los matorrales de ñire (*Nothofagus antarctica*) y caña colihue (*Chusquea culeou*) en zonas más secas los matorrales "mixtos" codominados por numerosas especies leñosas como el radial (*Lomatia hirsuta*), la laura (*Schinus patago-*

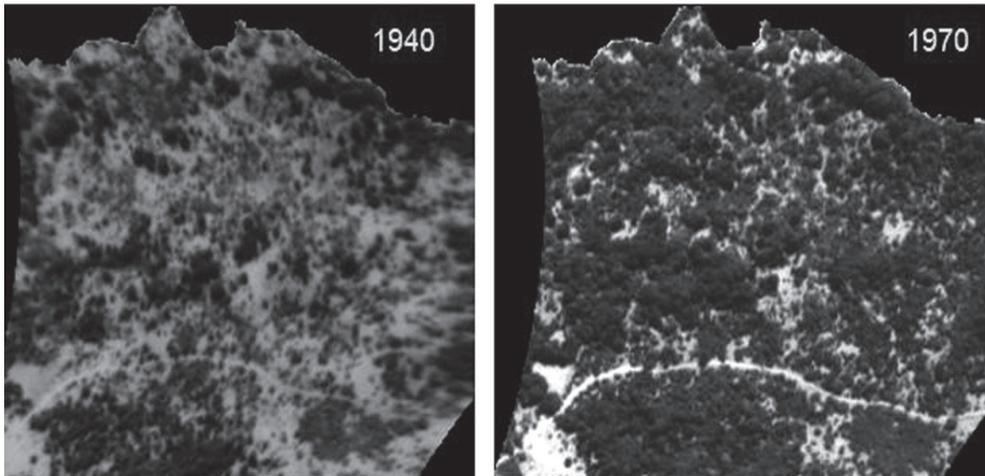


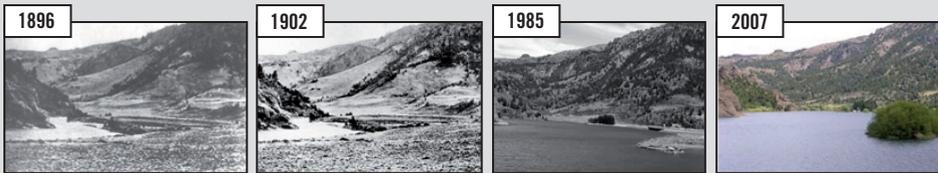
Figura 7: Fotografías aéreas de la cabecera SO del Lago Trafal (P. N. Nahuel Huapi) en 1940 (izquierda) y 1970 (derecha), donde se evidencia el aumento en la conectividad de parches de bosque inducido por un largo período libre de fuego desde principios del siglo XX.

Recuadro 4. Cambio ecológico en el ecotono estepa-bosque

Thomas T. Veblen

Los cambios en la vegetación en el ecotono cerca de la confluencia de los ríos Traful y Limay se pueden observar en cuatro fotografías de los años 1896, 1902, 1985 y 2007 que han sido tomadas desde, aproximadamente, el mismo punto. En las fotos de 1896 y 1902 se observan zonas extensas de estepa en las laderas de los cerros dominadas por pastos y arbustos pequeños que, para 1985 y 2007, se habían convertido en bosques densos de ciprés. En el primer plano de la foto de 2007 se ven sauces (*Salix fragilis*) introducidos que han expandido su rango geográfico debido al establecimiento de la represa Alicurá en la década de 1970 y plantaciones de pinos en laderas bajas. Estos cambios reflejan una dinámica afectada por cambios en el uso de la tierra, cambios en el régimen de fuego y por la variación climática.

La datación de cicatrices de fuego, mediante anillos de crecimiento de árboles, en conjunto con el análisis de documentación histórica, muestra un impacto importante de las actividades humanas sobre el régimen de fuego en esta zona. Estas fuentes de información sugieren una frecuencia relativamente alta de incendios durante el siglo XIX en coincidencia con la fase final del período de dominio indígena. Este sector formaba parte del ambiente natural del guanaco, la principal presa de caza para la población nativa que utilizaba el fuego como método de captura. Estos incendios antropogénicos, en combinación con incendios naturales iniciados por rayos, deben haber sido tan frecuentes que pocas plántulas de ciprés, u otras especies arbóreas, han podido sobrevivir. De esta forma, la ocurrencia de incendios de baja severidad, limitados naturalmente por falta de una masa extensiva de combustibles leñosos, mantenía un paisaje relativamente abierto, con una baja densidad de árboles.



Zona de Confluencia. Fotos: 1896 F.P. Moreno, 1902 A. Anchorena, 1985 y 2007 T. Veblen.

Después de la denominada “conquista del desierto”, los registros de cicatrices de incendio muestran una marcada disminución en la frecuencia de fuego, especialmente después de la década de 1920 como respuesta a las políticas de control del fuego. En coincidencia con esta reducción en la frecuencia de fuego en el ecotono con la estepa se inicia un período de aumento en la densidad de árboles. Aunque la disminución en la frecuencia de incendios seguramente es el principal factor de aumento de la supervivencia arbórea, otros factores como la variación climática y la disminución de la carga ganadera también han afectado la dinámica de este cambio del paisaje. En los bosques en contacto con la estepa, el ciprés parecería seguir un modo complejo de regeneración caracterizado por episodios de establecimiento infrecuentes relacionados con las décadas más lluviosas (por ej. las décadas del 1960 y 70). A su vez, el ramoneo por parte del ganado, sumado a sus efectos sobre micrositios y plantas que compiten con especies arbóreas, también influenciaría la abundancia de renovales de ciprés.

A partir de la década de 1970 se iniciaron plantaciones de pinos introducidos tales como el pino ponderosa y hacia el año 1985, ya se había formado una masa de combustible leñoso con potencial para generar un incendio intenso de copa. En la foto tomada en 2007, gran parte de la densidad arbórea se debe a pinos que fueron plantados en los 70s y 80s. De esta manera, la disminución de incendios a partir de 1920, que permitió un aumento de combustible en forma de especies leñosas nativas, y las plantaciones de pinos realizadas han creado un riesgo alto de incendios de gran magnitud.

nicus), el calafate (*Berberis buxifolia*) y el espino negro (*Discaria articulata*). Entre estos dos extremos existe una gran diversidad de matorrales florísticamente diferentes, pero fisonómicamente similares. Estos últimos agrupan gran variedad de especies leñosas, tanto arbustivas como semiarbustivas. Si bien las especies dominantes varían según su localización, la mayoría son de reproducción asexual, es decir por medio de estructuras vegetativas como *estolones*, *rizomas* o *vástagos*, adaptadas de diferentes maneras a una propagación rápida después de los incendios.

Los matorrales son fisonómicamente bosques abiertos, de uso ganadero y, en general, se encuentran cercanos a asentamientos humanos. Son sistemas altamente perturbados por el hombre donde los principales agentes de disturbio son los mamíferos exóticos, la tala y el fuego. Así los matorrales son ambientes que expresan diferentes estados de degradación y regeneración, sin embargo, paradójicamente, son uno de los tipos de bosques más ricos en especies de la región.

Se supone que muchos matorrales de la Patagonia Andina, en particular los de ladera media que -a manera de cuña- conectan los bosques de baja altitud de coihue, coihue-ciprés o ciprés con los bosques de lenga, son el producto de grandes incen-

dios del pasado. Con el advenimiento del período de supresión de fuegos luego de la colonización de la región, muchos matorrales han ido convirtiéndose (en ausencia de fuego) lentamente en bosques (particularmente en cipresales) a medida que estas especies arbóreas se fueron estableciendo, emergiendo del dosel del matorral y tornándose dominantes. Sin embargo, muchos otros matorrales son relativamente estables ya sea por el fracaso en el establecimiento de especies arbóreas luego del incendio, debido a cambios en las condiciones climáticas, por fuegos repetidos, por cambios en las condiciones del suelo luego del incendio y/o por herbivoría por mamíferos exóticos (Capítulo 4). Así el fuego es un factor responsable de la formación de muchos matorrales de ladera media que forman límites muy nítidos y persistentes en el tiempo con los bosques de lenga (Figura 8).

Al mismo tiempo, el cambio de bosque a matorral determina cambios irreversibles a escala de paisaje ya que los matorrales soportan regímenes de fuegos mucho más frecuentes y extensos que los paisajes de bosque. Por ende, se genera una retroalimentación positiva en la cual más fuego induce a más matorrales que a su vez, inducen a que los fuegos cada vez consuman más bosques.



Figura 8: Matorral de ladera media típico conectando bosques de ciprés con bosques de lenga en el Lago Gutiérrez (P. N. Nahuel Huapi). Foto: T. Kitzberger.

PALO PICHE: ESPERANDO EL DISTURBIO

El palo piche (*Fabiana imbricata*) es una especie que está adaptada a un ambiente semiárido, donde llueve alrededor de 300-600 mm anuales, y se la encuentra distribuida preferentemente en las laderas cerca de los roquedales. Mediante técnicas dendrocronológicas se puede inferir que esta especie se establece formando grupos coetáneos de plantas, en los que la mayoría de los individuos se establecieron en el mismo momento, posiblemente en respuesta a algún disturbio.

Para comprender este fenómeno es necesario focalizar en las características ecológicas y de historia de vida de este arbusto. Se trata de un arbusto de hasta tres metros de altura, longevo (vive al menos 150 años) que se reproduce a partir de los cinco años de edad. Florece en verano y fructifica en otoño produciendo muchas semillas (200.000 por planta) muy pequeñas y livianas (1 mm de largo / 0,1 mg) que forman **bancos** persistentes donde se acumulan en el suelo y permanecen viables por más de un año (Recuadro 5).

Forma matorrales monoespecíficos (formados solo por palo piche), coetáneos y densos que pueden ocupar algunas hectáreas. En los matorrales formados por plantas adultas y sexualmente maduras no hay establecimiento de nuevos individuos aunque el banco de semillas en el suelo sea abundante (más de 2.000 semillas/m² hasta 1 cm de profundidad). Las semillas que se entierran rápidamente no germinan, entran en *dormancia*, un estado de latencia en el que están vivas pero metabólicamente inertes, y se acumulan “esperando” el momento propicio para germinar.

La posición de las semillas en el banco parece ser un determinante de la germinación. Si las semillas están demasiado enterradas (2-3 mm) les resultará casi imposible germinar aunque las condiciones de lluvia y temperatura sean adecuadas. Aparentemente nece-

sitan de un disturbio que las lleve de vuelta a la superficie, o muy cerca de ella, para lograr emerger como plántulas. Sin embargo, estar cerca de la superficie también acarrea riesgos. Los estratos superficiales del suelo que son los que más rápidamente se secan durante el verano impiden la humectación de la semilla que genera el estímulo para germinar (*imbibición*). Así, una semilla tan longeva como la del palo piche, puede pensarse como una estructura de resistencia que le sirve a la planta para sobrevivir a largos períodos desfavorables (sin disturbios ni veranos lluviosos) y “esperar” en forma viable hasta que algún estímulo las haga germinar. Si bien no se conoce la longevidad de las semillas de palo piche es sabido que especies similares con semillas muy pequeñas tienden a tener bancos de semillas muy longevos. Por ejemplo, las diminutas semillas del tabaco indio (*Verbascum thapsus*), especie exótica que coexiste en la estepa con el palo piche, pueden perdurar viables en el suelo hasta 80 años.

Después del gran incendio de la Estancia San Ramón, en las cercanías de Bariloche (Río Negro) en enero de 1999 se observó la formación de matorrales incipientes (abundantes plántulas de palo piche) en laderas medias previamente dominadas por un pastizal de coirones (*Pappostipa speciosa*). Del mismo modo se puede observar la formación de un matorral copiando perfectamente un tramo de la traza del gasoducto Pilcaniyeu-Bariloche (Figura 9) donde las plantas de palo piche resultaron tener la misma edad que la obra del gasoducto. Esto sugiere que el establecimiento de esta especie es dependiente de disturbios físicos que involucran alteración de la estructura del suelo difiriendo de otras especies puramente adaptadas al fuego como parecen serlo muchos arbustos típicos de matorrales mediterráneos (por ej. en California, España o Chile Central).

La presencia de estos matorrales en las laderas medias responde, entonces, a una cadena de factores que van desde el estímulo

Recuadro 5. Fantasmas de la estepa

Sofía Gonzalez

El gran incendio del año 1999 de la Estancia San Ramón, al este de Bariloche, nos permitió develar la existencia de una “comunidad fantasma” de plantas, es decir especies que normalmente no vemos en la estepa. En esa oportunidad fue notable observar el suelo quemado tapizado por una hierba de escaso porte llamada *Boopis gracilis* (Calyceraceae) que es muy poco frecuente en la vegetación madura. Esta especie *fugitiva* germinó y se estableció rápidamente en el gran espacio dejado por el fuego y, a los dos años, luego de producir gran cantidad de semillas, desapareció de la vegetación...pero ¿de dónde vinieron sus plántulas si no había adultos y adónde se fueron sus semillas?

El protagonista de estos aparentemente misteriosos sucesos es el banco de semillas. Las semillas de *B. gracilis* son pequeñas y compactas, características que permiten que se entierren fácilmente ayudadas por el tipo de suelo, las actividades de animales cavadores y la lluvia. Una vez enterradas, las semillas permanecen viables por muchos años en espera de condiciones benignas, como aquellas que se generan luego de los incendios, para germinar.

La germinación de semillas desde ese *banco* puede ser promovida por componentes derivados del fuego como humo, ceniza y carbón, o por las temperaturas altas. En experimentos de laboratorio, luego de exponer semillas de *B. gracilis* a una temperatura alta (80°C) y humo, se determinó que este último promueve la germinación, mientras que el calor dañó las semillas afectando su germinación. Si las temperaturas altas tienen un efecto negativo sobre las semillas ¿Cómo es que éstas logran sobrevivir al fuego y luego germinar? Nuevamente en la respuesta entra en escena el banco de semillas. La posición de las semillas en el suelo es importante en determinar la supervivencia de las mismas al fuego. Aunque sobre la superficie se generen altas temperaturas (a veces superan los 800°C), éstas descienden abruptamente a pocos centímetros de la superficie (a menos de 100°C), debido a la baja conducción de calor del suelo. Por lo tanto, aquellas semillas que están sobre la superficie o muy cerca de ella, son destruidas por el contacto directo con las llamas, mientras que aquellas ubicadas en los estratos más profundos logran sobrevivir. La erosión post-fuego puede ayudar en la exposición de las semillas más profundas, las cuales pueden detectar “señales del ambiente” para germinar al estar más cerca de la superficie.

Por lo tanto, además del humo, también las condiciones post-fuego, tales como el incremento en el nivel de recursos (luz, agua, nutrientes, espacio) y la disminución de la competencia y eliminación de sustancias y patógenos que inhiben la germinación, pudieron promover la germinación de semillas y posterior establecimiento de *B. gracilis* en la Estancia San Ramón. Sin embargo, debido a que esta especie es bianual, es decir que sólo vive dos años, otras especies que se establecen posteriormente comienzan a competir eficientemente por los recursos, disminuyendo rápidamente la abundancia de *B. gracilis*. Así, antes de desaparecer del sitio, la especie logra producir y almacenar muchas semillas, formar un banco, a la espera de otro gran disturbio que le permita producir otra generación.

B. gracilis es un ejemplo de cómo el banco de semillas es una estrategia de escape de los individuos en el tiempo, ya que brinda la oportunidad de coexistir con otras plantas de la comunidad, asegurando la continuidad de la especie.

Tapices de *Boopis gracilis* establecidos luego del gran incendio de 1999 en Estancia San Ramón. Foto: L. Ghermandi.





Figura 9: Población de palo piche en la Estancia San Ramón “copiando” la traza del gasoducto. Foto: L. Ghermandi.

del fuego, seguido de la voladura superficial del suelo en otoño-invierno que expone las semillas, en combinación con primaveras lluviosas que permiten la imbibición y la germinación de las mismas. Claramente parecería poco probable que estos factores se combinen. Sin embargo, es claro que sumando la longevidad de las semillas del suelo y la de las plantas (aproximadamente 150 años) es evidente que aún combinaciones de eventos tan raras como éstas han sido suficientes para generar oportunidades para que la especie se desarrolle normalmente en la estepa.

Es posible que en estos fenómenos ecológicos tenga mucho que ver también la variabilidad climática interanual. Por ejemplo, el fenómeno climático de **El Niño Oscilación Sur (ENOS)** involucra en el norte de la Patagonia la alternancia de años lluviosos (durante la fase de “El Niño”) seguidos por años secos (durante la fase de “La Niña”). Este fenómeno climático se debe a una oscilación en la temperatura del océano Pacífico ecuatorial que influye sobre los grandes patrones

de circulación de masas de aire y que, por ende, afecta la redistribución de la energía (manifestada por temperaturas) y del agua (manifestada como cambios en la precipitación) a nivel global. Los períodos húmedos en un ecosistema semiárido producen un “reverdecimiento”, es decir un aumento de la biomasa vegetal. Si a este período le sigue un período seco esta biomasa se secará y estará lista para quemarse. Finalmente si al fuego le sigue otro período húmedo a continuación del seco, se promoverá la germinación del palo piche. Vemos así que este proceso ecológico depende más de la existencia de variabilidad climática interanual que de cambios graduales del clima promedio.

Si tenemos en cuenta que muchos modelos climáticos indican en un futuro veranos más cálidos y secos y oscilaciones climáticas más pronunciadas cabe preguntarse ¿Cambiará el paisaje de la Patagonia Norte? ¿Habrá más matorrales y menos pastizal para pastar ovejas y vacas? Los modelos matemáticos proveen respuestas a estas preguntas (Recuadro 6).

Recuadro 6. La respuesta de la matemática a preguntas difíciles de contestar

Mónica I. de Torres Curth

Los *modelos matemáticos* son construcciones abstractas que sintetizan el funcionamiento dinámico de un sistema a partir de la identificación de los elementos más relevantes en el proceso que describen. Su construcción es el resultado del conocimiento del sistema e incluye datos provenientes de experimentos y observaciones de campo. Este conocimiento previo permite contrastar los resultados teóricos con lo que se observa en la realidad. Una vez que sabemos que el modelo “funciona”, podemos ponerlo a funcionar en otros escenarios hipotéticos, que permitan contestar esta pregunta “¿qué pasaría si...?”.

Usando modelos matemáticos estudiamos el avance de matorrales de palo piche sobre el pastizal de la estepa norpatagónica. Este avance suele asociarse a disturbios como el fuego, y a variaciones en las precipitaciones. La forma en que estas características del ambiente influyen en la dinámica de las poblaciones es difícil de evaluar experimentalmente, porque los tiempos involucrados son largos y porque tanto la ocurrencia de incendios como los cambios en los regímenes de precipitación tienen un componente aleatorio. La construcción de modelos nos permitió, estudiar las consecuencias demográficas de las variaciones en la frecuencia de fuego y las precipitaciones sobre las poblaciones de palo piche.

El palo piche es una especie muy longeva, que sólo se reproduce por semillas y en la que mortalidad de individuos juveniles y adultos por razones ajenas al fuego es muy baja. Los resultados de nuestro *modelo* indican que la población de esta especie irá en aumento para una amplia variedad de frecuencias de fuego alcanzando un máximo de su tasa de crecimiento para una frecuencia de un fuego cada 6 a 10 años. Esta dinámica, que podría resultar un beneficio desde el punto de vista del control de la expansión de los arbustos, tendría como contrapartida la acumulación de biomasa seca de las gramíneas dominantes en el pastizal con el consiguiente aumento en la continuidad de combustible, lo que, ante la eventualidad de un fuego podría llevar a un incendio de grandes dimensiones.

PLANTAS “INGENIERAS”

MODIFICAR RECURSOS Y GENERAR DISTURBIOS

Es común pensar que las plantas que viven en un lugar dado lo hacen respondiendo únicamente a la condiciones y recursos que les ofrece el ambiente físico (temperatura, agua, radiación, nutrientes, etc.). Sin embargo, a menudo son algunas plantas dominantes o estructuralmente importantes los actores más importantes que determinan y condicionan la posibilidad de establecerse, crecer y reproducirse de la mayoría de los otros integrantes de la comunidad (Capítulo 6). Así, las características de las especies pre-existentes (por ej. la luz que interceptan o el espacio y la cantidad de agua que usan, su

longevidad, su resistencia a disturbios, etc.) determinarán si otras plantas pueden o no coexistir o colonizar dichos sitios.

Por ejemplo, en el norte de la Patagonia muchos bosques jóvenes o cañaverales densos limitan por competencia por la luz la posibilidad de ingreso a otras plantas y sus animales acompañantes, dejando pocas posibilidades para otros organismos de generar cambios en la comunidad. Bosques de lenga, coihue y ciprés pueden mantenerse en estadios juveniles durante 50-150 años, hasta que los individuos más débiles del dosel mueran permitiendo el ingreso de luz y, con ella, diversas especies de sotobosque. Algunas comunidades vegetales, como los cañaverales más densos, sólo permitirán cambios abruptos en la estructura de la comunidad cuando florezcan masivamente (Figura 10) y mueran, o luego de ser arrasados por incendios.



Figura 10: Comunidades que frenan su dinámica por un tiempo: lengal joven coetáneo (Coyhaique, Chile) (a), y caña colihue densa recién florecida (Casada Los Alerces, P. N. Nahuel Huapi) (b). Fotos: T. Kitzberger.

Recientemente se ha encontrado que las plantas también pueden influir sobre la dinámica modificando también el régimen de disturbios. Por ejemplo, hay plantas que acumulan biomasa para arder mejor y desplazar así a sus competidores más sensibles al fuego, una estrategia que podría ser calificada como “suicida” pero que asegura la persistencia de la especie bajo regímenes de fuegos frecuentes y severos. Dentro de esta estrategia llamada también en forma algo jocosa como la estrategia “*mata a tu vecino*” podemos ubicar a la caña colihue que, al acumular abundante biomasa antes de reproducirse, senescer y morir generaría incendios lo suficientemente severos como para eliminar a árboles como lengas y coihues -más sensibles al fuego- y así dominar sitios luego de un fuego. Quizás este podría ser el origen de muchos de los densos cañaverales que observamos en laderas medias en el norte de la Patagonia.

SOBREVIVIR, TOLERAR O RESISTIR AL FUEGO

La idea de que el fuego es perjudicial para la biodiversidad, no es siempre cierta. De hecho las especies de plantas y de animales tienen distintas maneras de sobrellevar un fuego y presentan ciertos rasgos o características denominadas **adaptaciones** que las ayudan a sobrevivir (vivir y crecer) en un lugar o hábitat particular.

El fuego actúa como un “gran herbívoro generalista” que remueve la biomasa de la planta que se encuentra sobre la superficie del suelo permitiendo, en algunos casos, un nuevo crecimiento (Capítulo 4). Obviamente las plantas no se pueden mover cuando ocurre un evento de fuego, entonces ¿cómo hacen las plantas para sobrevivir y persistir? Existen muchas características de las plantas, tales como la habilidad de rebrotar o el engrosamiento de la corteza de los tron-

cos que, sin ser específicamente *adaptaciones al fuego*, colaboran en la supervivencia de una especie luego de un incendio.

A escala de plantas individuales el fuego ha sido un agente importante de selección natural que genera un rango de adaptaciones que permiten resistir o evadir la acción del mismo. Así encontramos que existen diferentes maneras de proteger del calor los tejidos, entre ellos, cortezas gruesas del tronco -como en el pehuén-, aislamiento a través de algún tipo de protección, como ocurre en muchos pastos que tienen **meristemas** y/o yemas en la base de las hojas que están protegidos por vainas, como ocurre en los coirones de la estepa. Mientras muchos árboles y arbustos mueren por la acción del calor liberado por el fuego sobre los tejidos, algunas de estas especies pueden sobrevivir mediante *yemas epicórmicas*, aquellas que están protegidas debajo de las cortezas. Los eucaliptus son conocidos por su habilidad de regenerar ramas desde yemas epicórmicas después de incendios y lo mismo ocurre en Patagonia con el ñire y el pehuén.

El suelo es un excelente aislante de calor, por lo cual las yemas que se encuentran debajo del suelo, en la base de tallos, raíces y rizomas, están bien protegidas del fuego. De este modo, las plantas con yemas subterráneas pueden sobrevivir al fuego, ejemplos de plantas que utilizan esta estrategia son el amancay (*Alstroemeria aurea*) y el chaleo (*Tristagma patagonicum*). Otra estrategia, que se da en el radal, es el desarrollo de engrosamientos subterráneos en la base de sus tallos llamados *lignotubers* (o tubérculos lignificados), estructuras que contienen yemas latentes que se activan luego de un fuego (Figura 11). Las especies *geófitas*, como el amancay, sobreviven a los incendios porque sus órganos de almacenamiento, bulbos o rizomas, se encuentran debajo del suelo. Muchas de estas especies persisten entre eventos de fuego vegetativamente, y son estimuladas a florecer luego de un incendio.

Otras comunidades vegetales, como los matorrales o praderas ecotonaes, domina-

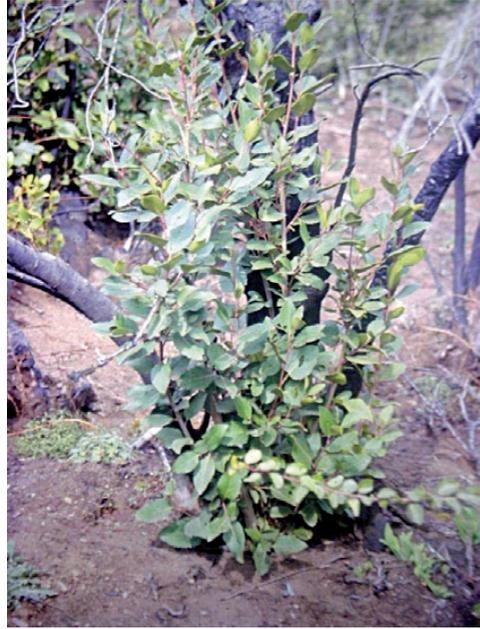


Figura 11: Rebrote de radal unos meses luego del incendio de 1996 en Challhuaco. Foto: T. Kitzberger.

das por especies rebrotantes y poco tolerantes a la sombra, permitirán e incluso facilitarán el ingreso de especies que regeneran solo por semilla (*semilleras*), como por ejemplo el ciprés. Las *plantas nodrizas* son un buen ejemplo de especies dominantes del matorral que promueven el cambio hacia otras comunidades (Capítulo 3). Cuando se producen incendios en comunidades donde coexisten plantas rebrotantes y *semilleras*, dependiendo del tiempo desde el fuego, o de la frecuencia de fuegos, dominarán unas u otras.

LA ESTEPA Y EL FUEGO: UN ABANICO DE ADAPTACIONES Y RESPUESTAS

Si observamos la estepa después de dos o tres años de transcurrido un incendio podría decirse que el ambiente volvió a ser lo que era antes del paso del fuego, parecería

que “la estepa volvió a ser la estepa”. Suponemos entonces que estamos ante una comunidad resiliente, es decir que se recupera rápida y fácilmente luego de un disturbio, por lo que, desde el punto de vista de la conservación, la consideramos menos frágil. Sin embargo, una aproximación más detallada nos permite identificar, básicamente, tres procesos que se suceden rápidamente en el tiempo y que producen cambios visibles a distintas escalas espaciales.

En principio vemos el temprano establecimiento de una “comunidad fantasma” compuesta por especies *fugitivas*, plantas anuales nativas que desaparecen en poco tiempo pero aumentan la diversidad y recargan los bancos de semillas (Recuadro 5) hasta el próximo disturbio.

Recién entonces se produce la *regeneración* de la comunidad original debido a la persistencia de las especies *rebrotantes* y al *autoreemplazo* de especies como el abrojo (*Acaena splendens*) que no rebrota sino que “reconstruye” su biomasa área a partir de la germinación de semillas dentro del claro dejado por la planta madre. A partir de ese momento se suceden los primeros estadios de invasión del arbusto palo piche que germina en los bordes de los matorrales adultos no quemados y forma nuevos parches arbustivos en el pastizal. Se produce también la invasión de malezas exóticas, especialmente de tabaco indio (*Verbascum thapsus*) y el vina-grillo (*Rumex acetosella*) que provienen principalmente del banco de semillas.

Aunque las condiciones meteorológicas post-fuego son particularmente importantes para la recuperación de ambientes semiáridos como la estepa patagónica, la sucesión depende de las estrategias reproductivas y de las habilidades de dispersión de las semillas de las especies presentes en el área quemada o cerca de ella. Las semillas acumuladas en el suelo son también importantes. La comunidad “fantasma” (Recuadro 6) aparece y desaparece durante los primeros estadios de la sucesión cuando la competencia por los recursos (agua, luz, espacio)

es escasa. Podemos llamar este proceso “la lucha para ocupar el espacio”.

A medida que la competencia por los recursos se hace más importante las especies que eran dominantes antes del incendio, como los coirones, vuelven a serlo y podemos llamar a este proceso “el esfuerzo por mantener el espacio”. Estas especies son muy resistentes al fuego, pocos adultos mueren y la mayoría rebrota a partir de sus yemas protegidas. Como son buenas competidoras, por más que muestren un retraso en ocupar el espacio quemado respecto de las especies anuales fugitivas (de rápida colonización pero corta vida), a la larga ganan y adquieren la mayor cobertura.

Este proceso produce esa sensación de la estepa como una comunidad que aparentemente no cambia. Sin embargo, los cambios en la diversidad inducidos por mortalidad diferente entre especies como los coirones (que son apetecidos por el ganado de manera diferenciada según su palatabilidad) y la incipiente invasión de arbustos (*arbus-tización*) y malezas, nos indican que se han producido importantes cambios y que, por lo tanto, el fuego no ha pasado sin dejar su huella por la estepa.

LA VEGETACIÓN TAMBIÉN AFECTA AL FUEGO

La ocurrencia de un fuego en un sitio depende en parte de la disponibilidad del combustible existente en la comunidad. La combinación de las características propias de las especies que la componen colabora en determinar la probabilidad de ser consumida en un incendio. Las propiedades químicas y morfológicas de una especie, junto con su disposición espacial, son algunas de las características más importantes que determinan la inflamabilidad de una especie. Así podemos encontrar especies más o menos inflamables, o también especies que cargan una mayor o menor cantidad de combustible (Recuadro 7).

Recuadro 7. Plantas pirómanas

Melisa Blackhall

Algunas características de las plantas nos permiten predecir con qué facilidad pueden entrar en ignición o aportar al combustible potencial de una comunidad. Así, la cantidad de hojas y ramas muertas retenidas en la planta es determinante del aporte de combustible del individuo, ya que estos tejidos secos pueden encenderse rápidamente y aportar el calor suficiente como para disminuir el contenido de humedad de los tejidos verdes y permitir que también se quemen. Por ejemplo, una especie común en nuestros matorrales que en general porta una gran cantidad de material seco es el retamo (*Diostea juncea*).

Otra característica importante a tener en cuenta es la carga de combustible fino por planta. Las hojas y las ramas de pequeño diámetro necesitan menos tiempo para secarse y encenderse ante la presencia de calor que las ramas de mayor diámetro siendo que estas últimas, incluso, pueden no consumirse si el fuego es ligero. La laura y el retamo son algunas de las especies de los matorrales y bosques que tienen una gran carga de combustible fino.

La continuidad del material vegetal dentro de la planta también es un factor importante en cuanto a su combustibilidad, ya que puede permitir que un incendio rápido y de superficie se extienda a todo el dosel (“efecto escalera”). Las especies que pueden desprenderse de sus ramas más viejas e inferiores (auto-poda) consiguen quedar fuera del alcance de incendios de superficie, como ocurre en el pehuén.



Enredaderas de mutisia seca sobre maitén generando un efecto de escalera de combustibles en Isla Victoria (P. N. Nahuel Huapi). Foto: T. Kitzberger.

Mientras que, en el otro extremo, enredaderas como las mutisias (*Mutisia spp.*) y arvejillas (*Vicia spp.*) permiten conectar la vegetación sobre el suelo (hierbas y pastos) con grandes arbustos y a su vez con el dosel, formando un continuo de vegetación.

LOS ANIMALES
COMO ACTORES

GRANDES HERBÍVOROS

Hasta hace sólo 100 años herbívoros vertebrados como guanacos (*Lama guanicoe*), huemules (*Hippocamelus bisulcus*), choiques (*Pterocnemia pennata*), maras (*Dolichotis patagonum*), piches (*Zaedyus pichiy*) y chinchillo-

nes (*Lagidium viscacia*) abundaban en comunidades vegetales abiertas (estepas, pastizales y matorrales) donde se concentraba el alimento de buena calidad y disponibilidad. Los bosques patagónicos brindaban pocas oportunidades para establecer poblaciones permanentes de grandes herbívoros hasta la llegada de los colonos, quienes utilizaron el fuego como principal herramienta para abrir grandes áreas a la ganadería.

La introducción del ganado vacuno, ovino

y equino ha determinado, desde entonces, gran parte de la dinámica de los bosques patagónicos consumiendo los individuos jóvenes (*renovales*) de especies dominantes como el coihue, la lenga y el ciprés (Figura 12 a) y favoreciendo, así, la permanencia de comunidades vegetales post fuego, caracterizadas por especies *rebrotantes*. Dentro de los bosques, los herbívoros domésticos generan sotobosques muy ralos y especialmente empobrecidos de plantas *palatables* como el maqui (*Aristotelia chilensis*), la parrilla (*Ribes magellanicum*) o el pañil (*Buddleja globosa*), tornándose dominantes las especies con estructuras de defensa, por ejemplo espinas, como el michay (*Berberis darwinii*) o el calafate (*Berberis buxifolia*), o plantas tóxicas

como el pillito-pillo (*Ovidia andina*) o la exótica digital (*Digitalis purpurea*) (Figura 12 c).

En el caso de los renuevos de árboles muchas veces el ganado frena su crecimiento en forma drástica generando plantas enanas de tipo “bonsai” (Figura 12b) fuertemente ramoneadas, que, bajo esa presión constante de ramoneo no son capaces de llegar al dosel. Tal como se observa en bosques que han sido recientemente excluidos del ganado, una reducción, aunque sea temporaria de la presión de pastoreo y ramoneo, permite a estas plantas sobrepasarla altura de acción de los herbívoros.

Otros herbívoros silvestres introducidos desde principios del siglo XX, como la liebre europea, el ciervo colorado y el jabalí



Figura 12: Plántula de lenga ramoneada por liebre mostrando el típico corte “en bisel” (flecha), Valle del Challhuaco (a), renovación de coihue fuertemente ramoneado por ciervo, Isla Victoria (b) y bosque de coihue en Villa Traful (P. N. Nahuel Huapi) con fuertes signos de ramoneo, sotobosque empobrecido e invadido por la exótica, tóxica digital (c). Las especies palatables como el maqui sólo pueden establecerse sobre las superficies elevadas libres de ramoneo (por ejemplo sobre la corna de raíces del árbol caído), en cambio en sitios accesibles al ganado encontramos digital, planta exótica tóxica para el ganado. Fotos: T. Kitzberger.

han encontrado en el bosque patagónico un hábitat libre de sus enemigos naturales que les ha permitido establecer poblaciones más abundantes y exitosas aunque las que los caracterizan en sus regiones de origen. A diferencia del ganado, cuya presencia está generalmente asociada a pobladores, los herbívoros silvestres se han establecido también en zonas poco accesibles para el hombre, por lo que su impacto sobre las

comunidades vegetales que habitan ya no depende de la actividad humana y es muy difícil de controlar.

Así, la liebre europea habita hoy por ejemplo los lengales y comunidades altoandinas donde subsiste en los inviernos más nevados consumiendo los brotes de lenga. A su vez, el ciervo colorado ramonea los renovales de coihue y ciprés deteniendo, en muchos casos, su crecimiento (Figura 12b).

Recuadro 8. Coirones, fuego y pastoreo

Cecilia Gittins y Donald Bran

Los pastizales del noroeste de la Patagonia se caracterizan por el predominio de pastos duros que forman matas compactas, denominados localmente *coirones*. Dos especies dominan esta comunidad: *Festuca pallenscens*, conocida como *coirón dulce* por ser muy utilizada por el ganado, y *Pappostipa speciosa*, o *coirón amargo*, que es poco consumida por el ganado. El coirón dulce domina, en general, en los ambientes más altos (*veranadas*), mientras que el coirón amargo lo hace, preferentemente, en los ambientes más bajos (*invernadas*). En estos pastizales la ganadería principalmente ovina ha sido la principal actividad económica por más de 100 años. El pastoreo, muchas veces excesivo (*sobrepastoreo*) ha reducido las poblaciones de pastos útiles para el ganado.

El clima semiárido y el régimen de lluvias de tipo *mediterráneo*, es decir que se producen principalmente durante la estación fría pero son deficientes durante la estación cálida, junto con la gran acumulación de materia seca generan condiciones aptas para producir incendios estivales. En un primer estudio sobre estas especies de coirón nos propusimos determinar si las mismas sobreviven de forma diferente al efecto del fuego. Se pudo observar que ambas presentaron altas tasas de supervivencia post-fuego, aunque el coirón amargo mostró una resistencia ligeramente mayor al paso del fuego que el coirón dulce (77 % de sobrevivencia en coirón amargo y 64% en coirón dulce). En general los coirones, como otros pastos, tienen yemas subterráneas que se encuentran relativamente protegidas de las altas temperaturas que se generan en superficie durante la propagación del fuego lo que sugiere una gran capacidad de recuperación de la productividad del pastizal. De hecho encontramos que en tres años se alcanzaron valores de productividad que serían similares a los previos al incendio.

A su vez, después de un incendio, el rebrote tierno de los pastos resulta muy atractivo para el ganado, en parte debido a que el fuego elimina la materia seca en pie que dificulta su consumo. Para evaluar el efecto del consumo en esta etapa temprana de regeneración de las plantas se propuso estudiar la respuesta de los dos coirones a dos frecuencias de corte, una simulando un pastoreo muy intenso y otra leve. Ambas especies mostraron una buena tolerancia a la intensidad leve, pero ante la intensidad alta las plantas no lograron compensar las pérdidas y terminaron muriendo. Estos resultados demostrarían la importancia de dejar descansar el pastizal luego de un incendio o, al menos, no sobrecargarlo en los años inmediatos al fuego. Una conclusión importante de este estudio es que al ser el coirón dulce la especie más susceptible al fuego y la más apetecida por el ganado, la interacción entre fuego y pastoreo podría llevar a cambiar la estructura del pastizal, modificando la dominancia entre ambos coirones, principalmente en los sectores donde ambas especies coexisten. Esto significa que una alta frecuencia de incendios (naturales o provocados por el hombre), seguidos por pastoreos intensos podría desmejorar la calidad forrajera del pastizal y, por ende, su valor como unidad productiva sustentable.

El jabalí también se ha refugiado en bosques cerrados, mallines y comunidades altoandinas donde revuelve la hojarasca durante gran parte del invierno en busca de raíces y tallos comestibles, creando condiciones ideales para el establecimiento de nuevas plántulas.

Muchas veces estos herbívoros interactúan con otros disturbios, como por ejemplo el fuego (Recuadro 8), generando efectos más complejos que la simple sumatoria de los efectos individuales de cada uno de ellos.

También la caída de árboles o la mortandad masiva de bosques en presencia de alta

Recuadro 9. El mal del ciprés y los ciervos

María Andrea Relva

Los disturbios a menudo actúan sobre las comunidades de plantas afectando su estructura así como la composición y abundancia de sus especies. La mortandad masiva del ciprés de la cordillera, conocida como *mal del ciprés* puede ser considerada un disturbio ya que produce la liberación de recursos (luz, espacio y nutrientes) que pueden ser aprovechados por otras nuevas especies. Al mismo tiempo, animales introducidos o exóticos como el ciervo colorado que son comunes en la región de los bosques andino-patagónicos, consumen selectivamente ciertas especies de plantas (las preferidas) y evitan consumir otras (las no preferidas).

Con el fin de evaluar el efecto sobre la vegetación de la acción conjunta de dos disturbios, el “mal del ciprés” y la herbivoría por ciervos, estudiamos en la Isla Victoria (P. N. Nahuel Huapi) cómo la antigüedad e intensidad de estos eventos de mortandad masiva del ciprés afectan el uso del bosque por los ciervos introducidos ya sea para alimentación, refugio, etc. Encontramos que el ciervo usa menos los bosques donde la mortalidad es más reciente (1980-1990) y severa (50-60% de los árboles muertos caídos) debido a la gran cantidad de troncos y ramas que reducen o impiden su paso. Estos troncos caídos forman refugios naturales donde las especies preferidas por los ciervos, como el maqui (*Aristotelia chilensis*) y la parrilla (*Ribes magellanicum*), pueden crecer sin ser consumidas. Por el contrario, en bosques con mortalidad más antigua (1970), la matriz de troncos y ramas caídos es menor (un 35% de árboles muertos caídos) y la presencia del ciervo es mayor. Allí, la abundancia de las especies preferidas por los ciervos disminuye y se incrementa la de las especies no preferidas, o resistentes al ciervo, como el michay (*Berberis darwini*).

Estos resultados muestran la capacidad de los ciervos introducidos en cambiar la abundancia y composición de la vegetación nativa, y justifican la no remoción de troncos caídos y una política de reducción y control de estas poblaciones animales con el fin de conservar nuestros bosques.



Planta de maqui creciendo en un “refugio natural” creado por árboles muertos y troncos caídos por “mal del ciprés”. Foto: M.A. Relva.

densidad de herbívoros puede producir importantes efectos en las comunidades. (Recuadro 9). Estos sitios más abiertos son en general más sensibles a la acción de los herbívoros ya que son los estadios de potencial regeneración del bosque impedida o frenada a través de la acción de ramoneo y pisoteo.

**ACTORES INVISIBLES:
GRANÍVOROS Y COMEDORES
DE PLÁNTULAS**

Los actores de la dinámica comunitaria menos visibles y difíciles de reconocer son los insectos y roedores que, protegidos por la noche, escondidos entre la hojarasca, siempre silenciosos, pero no por esos menos letales, consumirán a la mayoría de las plántulas antes de que lleguen a su primer año de vida. Tampoco llegarán a germinar la mayor parte de las semillas que se producen: serán consumidas por insectos en la misma planta y roedores una vez que hayan llegado al suelo. Un ejemplo claro de esto son los bosques de pehuén que poseen una amplia gama de consumidores de sus nutritivas semillas (Recuadro 10).

Otro ejemplo de animales poco visibles que pueden modificar fuertemente la dinámica de la vegetación son los escarabajos caminadores del suelo (*epigeos*) comedores de plántulas (*Nycteliarotun dipennis* y *Emmallodera obesa*, entre otros) que son muy abundantes en estepas, matorrales y bosques ecotonales. En bosques abiertos de ciprés hemos encontrado sus plántulas recién emergidas establecidas dentro de arbustos debido a efectos nodriza, comidas por escarabajos que habitan esos mismos arbustos (Capítulo 6).

Recuadro 10. El gremio de los piñoneros

Javier Sanguinetti

El pehuén es la especie arbórea de los bosques templados de Sudamérica que tiene semillas más grandes. Es, por tanto, un valioso recurso que podría estar desencadenando efectos en cascada sobre poblaciones de insectos, aves y mamíferos, desempeñando así un rol importante en el funcionamiento de todo el bosque.

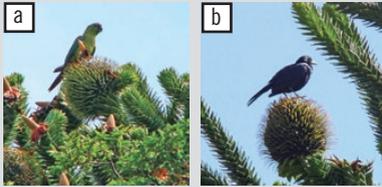
Este árbol tiene un gremio entero de consumidores de sus semillas. Aves como la cachaña (*Enicognathus ferrugineus*) consumen sus semillas en otoño sobre el árbol (*predación pre-dispersión*) y en el piso en primavera. Un conjunto importante de mamíferos, especialmente al menos cuatro especies de roedores, buscan sus semillas y las almacenan en grandes cantidades en cuevas o en pequeños grupos en el piso del bosque (*predación post-dispersión*). También consumen las semillas los ciervos nativos como el pudú o el huemul, aunque este último se cree ya extinto en zonas con pehuén. Entre los insectos, una larva de polilla puede perforar las semillas y consumirlas íntegramente aunque, en general, consume semillas previamente abiertas por aves o mamíferos. Por último, una serie de animales exóticos como el jabalí, el ciervo colorado y el ganado, consumen importantes cantidades de semillas y representan una amenaza para la regeneración de la especie.

Cada tipo de granívoro consume las semillas en diferentes micro ambientes, por ejemplo los roedores lo hacen especialmente debajo de los arbustos y la caña colihue, mientras que los ungulados, como el jabalí, prefieren sitios abiertos dentro del bosque y donde se concentran más semillas, es decir cerca del árbol.

A pesar de que cada árbol produce pocas semillas en comparación con otras especies, se sabe que el pehuén es capaz de saciar a todos los granívoros nativos, e incluso al jabalí, en años en que ocurre el pico de producción de semillas (semillazón). Durante períodos de escasa producción de semillas, las poblaciones de roedores disminuyen debido a la falta de alimento, en cambio, los granívoros más móviles, como los jabalíes, buscan recursos en otros bosques.

Esta producción de semillas sincronizada a escala local representa una adaptación anti-predación contra granívoros residentes, poco móviles como los roedores, mientras que la sincronización a escala más amplia (entre poblaciones de toda la distribución) refleja una estrategia adaptativa contra animales muy móviles como la cachaña. De esta

forma, este extraordinario árbol puede liberarse al menos parcialmente de su carga de depredadores de semillas y reproducirse sexualmente generando así típicamente pulsos (o eventos) de establecimiento de plántulas aproximadamente dos veces por década que se relacionan, directamente, a la semillazonas.



Grupo de granívoros nativos pre-dispersión del pehuén: cachaña (a) y el tordo patagónico (*Curaeus curaeus*) (b).
Fotos: S. Díaz y J. Sanguinetti.



Grupo de granívoros nativos post-dispersión del pehuén: ratón topo grande (*Chelemys macronyx*) (a), ratón pelilargo (*Abrotrix longipilis*) (b), ratón colilargo (*Oligoryzomys longicaudatus*) (c) (Fotos: R. Ditgen y J. Shepherd), comesebo patagónico (*Phrygilus patagonicus*) (d) (Foto: J. Sanguinetti), pudú (*Pudu pudu*) (e) (Foto: E. Ramilo), huemul (*Hippocamelus bisulcus*) (f) (Foto: H. Pastore), larva polilla (g) y babosa (h) (Fotos: J. Sanguinetti).



Grupo granívoros exóticos post-dispersión del pehuén: rata noruega (*Rattus norvegicus*) (a), liebre europea (*Lepus europaeus*) (b) y conejo de castilla (Fotos: R. Ditgen y J. Shepherd); vaca y ganado equino, ovino y caprino (c) (Foto: J. Sanguinetti), ciervo colorado (d) (*Cervus elaphus*) y jabalí (*Sus scrofa*) (e) (Fotos: N. Ferreyra).

MÁS SEMILLAS, UN ESCAPE A LA DEPREDACIÓN

En especies de plantas longevas, que viven decenas a centenas de años, la variación de la producción de semillas en el espacio y en el tiempo puede estar determinada por la fluctuación en la disponibilidad de los recursos los cuales dependen del clima, en particular la temperatura y la precipitación. Por el contrario, la modalidad con la que las plantas producen las semillas puede reflejar la adquisición de adaptaciones que las presiones selectivas moldearon a lo largo de su evolución. Cuando las poblaciones de una especie longeva producen semillas en forma sincronizada e intermitente a lo largo de los años, se dice que la especie tiene una reproducción del tipo semillazón. En sentido estricto la semillazón ocurre en especies que producen semillas una vez cada tanto con largos períodos de baja producción. En Patagonia, las especies de caña son casos extremos de reproducción por semillazón dado que los individuos sólo producen semillas una vez cada 20 a 70 años, según la especie, y luego mueren. En realidad, existe una definición más general, menos estricta, que dice que la semillazón es la producción de semillas altamente sincronizada y variable entre años en una población. En nuestra región existen árboles nativos del género *Nothofagus*, como la lenga o el raulí (*N. alpina*) o coníferas como el pehuén que cumplen con esta definición.

Existen diversas teorías sobre porqué existe la semillazón pero todas tienen un denominador común, el beneficio de concentrar el esfuerzo reproductivo, es decir la energía empleada en generar conos o flores, semillas, frutos, etc., en pocos años de gran producción de flores y semillas (*eventos de reproducción*). Según este principio, la evolución debería seleccionar la ocurrencia de *eventos reproductivos* aislados e intensos en lugar de varios, pequeños y regulares.

Las teorías que le dan significado evolutivo y ecológico a la semillazón están relaciona-

das con la polinización, con la supervivencia de las semillas y con la dispersión de las mismas. Una de las teorías plantea que durante un evento de gran producción de flores o conos (en el caso de las coníferas) aumenta desproporcionadamente la fertilización de los óvulos y, en consecuencia, el número de semillas en la planta. Esto se debe a que grandes "nubes" de polen fertilizan a muchos óvulos receptivos, es decir, la polinización se hace más eficiente que si hubiera poco polen y pocos óvulos disponibles.

Otra teoría propone que la semillazón es una adaptación para evitar los efectos negativos de la depredación de semillas que tiene la planta. Este mecanismo permitiría una mayor supervivencia de semillas al provocar, de manera alternada en años sucesivos la saciedad de los granívoros (durante la semillazón) y la inanición (durante períodos de baja producción), a la que los granívoros responden numéricamente, reproduciéndose más, pero se encuentran sin semillas que depredar ya que las mismas ya germinaron o se enterraron.

Una tercera y última teoría propone que la semillazón es una adaptación de la planta que favorece la dispersión de semillas por animales, como aves o roedores, que las trasladan y acumulan en el suelo en grupos pequeños. En años de semillazón, los dispersores de semillas terminan saciándose y olvidando, o abandonando, los sitios de acumulación permitiendo que nuevas plántulas crezcan en lugares más favorables distantes de las plantas madre.

Un caso arquetípico de semillazón en los bosques andino-patagónicos es el del pehuén (Recuadro 10). Esta especie presenta sexos separados, con árboles femeninos que poseen conos enormes, del tamaño de una pelota de vóley, que suelen albergar 100 a 300 semillas y árboles masculinos con órganos reproductivos alargados y grandes en cuyo interior albergan importantes cantidades de polen, siendo uno de los más pesados del mundo que es dispersado por el viento.

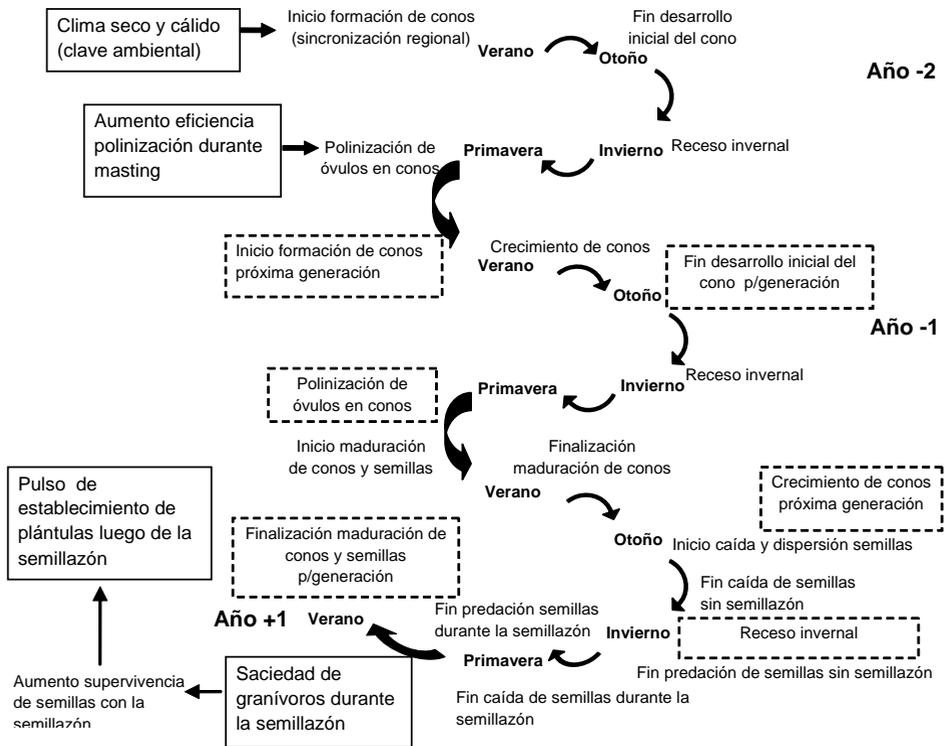


Figura 14: Ciclo fenológico y efectos de la *semillazón* sobre la dinámica de regeneración en el pehuén. La línea punteada indica las etapas de la 2da generación de semillas

El ciclo fenológico en el pehuén dura dos años, en la primera estación de crecimiento (año -2) se inicia la formación de las yemas reproductivas y el desarrollo de los conos y la polinización mientras que en la segunda, se produce el crecimiento de los conos y la maduración de las semillas (año -1) que finalmente caen a principios de otoño (año 0) y eventualmente producen el establecimiento de plántulas (año +1) (Figura 14). Estudios de monitoreo de producción de conos muestran que la *semillazón* en el pehuén presenta un altísimo nivel de sincronización entre los árboles de una población y entre las poblaciones a lo largo de toda la distribución de la especie en Argentina (Recuadro 10). Esta sincronización parecería estar asociada al clima seco y cálido del final de la primavera, típico de los años en que

ocurre la fase La Niña del fenómeno ENOS. Estas condiciones sirven de clave para que todas las plantas inicien simultáneamente la formación de conos, produciéndose un año de *semillazón* dos años más tarde. En un año “malo”, “normal” y en un año de *semillazón* los árboles madre suelen producir en promedio 2, 10 y hasta 80 conos, respectivamente. Durante la *semillazón* la cantidad de semillas por cono aumenta un 50% y un 100% comparado con años “normales” y “malos”, respectivamente. Además, este proceso favorece la supervivencia de semillas frente a los distintos tipos de granívoros. Algunos roedores, como el ratón pelilargo (*Abrotrix longipilis*), podría actuar como dispersor de semillas dado que las traslada hasta 30 m y las deposita en sitios aptos para la germinación. La *semillazón*, al

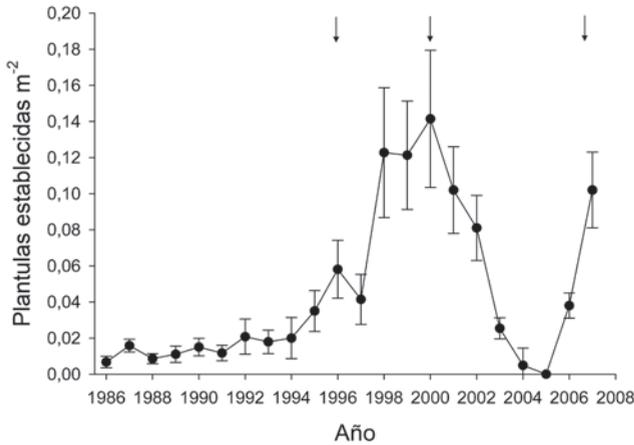


Figura 15: Variación anual en el número de plántulas de establecidas por individuo de pehuén entre 1986 y 2008. Las flechas indican los años de semillazón.

incrementar la cantidad de conos y de semillas producidas y la supervivencia de las mismas provoca, en el verano siguiente de cada evento, la ocurrencia de pulsos de regeneración (Figuras 14 y 15). Notablemente, este pulso de regeneración ocurre justo durante la fase climática húmeda y fría (El Niño), que suele suceder luego de años secos y cálidos, permitiendo una mayor probabilidad de supervivencia y crecimiento en las plántulas.

La semillazón y la longevidad en estas especies son claramente aspectos importantes de la estrategia de historia de vida que evolucionaron juntos y que le permiten maximizar su éxito reproductivo. Otra característica seleccionada en el pehuén es la de tener semilla grande lo que posiblemente le brinda la posibilidad de transferir su energía acumulada hacia la plántula en el primer año, otorgándole a la misma mayores probabilidades de establecerse en un ambiente desfavorable, con disturbios y frente a la competencia de especies colonizadoras de rápido crecimiento como los *Nothofagus*.

Por su parte la lenga es una especie arborea que depende casi exclusivamente de la reproducción sexual para su propagación y, por lo tanto, la producción de semillas es un aspecto crucial de su dinámica poblacional. A pesar de la inexistencia de estudios a largo plazo, observaciones de campo y algunos estudios de corta duración tanto en

Argentina como en Chile, indican que, tanto la producción de semillas como su viabilidad (capacidad de germinar), son muy variables en el tiempo así como en el espacio. Esta variabilidad espacial y temporal en la producción de semillas tiene un efecto pronunciado sobre el éxito de regeneración de la especie. En un ambiente de bosques más húmedos ese efecto es menor, dado que las condiciones ambientales son más constantes en el tiempo y más benignas para el establecimiento de plántulas. En un entorno más seco, como en los bosques ubicados más al este, cercanos a la estepa, el efecto de la variabilidad en la producción de semillas es más importante sobre el éxito de regeneración en el tiempo, porque las condiciones climáticas poco favorables hacen que haya una alta mortalidad de plántulas en general, de modo que un año de alta producción de semillas, si coincide con condiciones climáticas favorables, puede resultar en un pulso de establecimiento.

Si bien no se conoce aún la frecuencia de esos eventos, un monitoreo de las semillas de lenga producidas en tres bosques en la zona del Parque Nacional Nahuel Huapi, desde 1997 hasta 2008, reveló que la producción de semillas fue altamente variable, tanto espacial como temporalmente, es decir entre bosques y entre años dentro del mismo bosque. El estudio es simple pero requiere ser realizado todos los años: ubi-

camos cajones trampa de semilla y todas las primaveras, contamos las semillas de cada cajón estimando, así, la cantidad producida por hectárea de bosque. En los 11 años monitoreados hubo un solo año de producción masiva en el año 1999, y solo ocurrió en el bosque seco de lenga ubicado en el valle del Challhuaco. Allí, la producción anual promedio fluctuó alrededor de 1000 semillas/ha mientras que en el año 1999 ese valor trepó a 38 millones/ha. En cambio, en bosques más húmedos, como el de Puyehue, por ejemplo, la producción fue más constante año a año.

La variación en el tiempo observada sugiere una mayor frecuencia de pulsos de producción abundante hacia el este, en los bosques más secos de lenga, y una muy baja frecuencia en los bosques húmedos, de modo que la importancia que tiene este fenómeno de semillazón en la dinámica de regeneración de la especie puede que sea alta en Challhuaco y otros bosques relativamente secos, y baja en bosques húmedos como en Paso Puyehue.

Como parte del estudio también registramos las edades de los juveniles de lenga que crecían en los claros del bosque. La frecuencia de establecimiento de plántulas de lenga en Challhuaco indica que el establecimiento en ese bosque ocurre por pulsos, ya que casi la totalidad de las plántulas encontradas en los claros se había establecido en los años 1999 y 2000. Este pulso coincidió con el evento de producción masiva de semillas del año 1999, y este hecho demuestra, al igual que en el caso del pehuén, la importancia que tiene la semillazón para la continuidad de bosques de lenga.

DINÁMICA DE COMUNIDADES Y CAMBIO GLOBAL

Las previsiones climáticas para las próximas décadas en el norte de la Patagonia, según modelos de circulación global, son

de incremento de las temperaturas, en particular las de verano, y de reducción de las precipitaciones. Esta doble tendencia ya se encuentra instaurada en la región desde mediados de la década de los 70 habiéndose registrado un aumento a modo de “escalón” de 1°C en la temperatura de verano a partir del año 1977 (Figura 16). Incluso, en las últimas décadas, se ha registrado un aumento en la frecuencia de eventos climáticos extremos como sequías.

Estas tendencias pueden, por un lado, deberse a variabilidad natural del sistema climático global que se encuentra fuertemente influenciado por patrones cíclicos climático-oceánicos que se dan a diferentes escalas temporales (de años a milenios). El más difundido es El Niño Oscilación Sur (ENOS) que se da a una escala de 3 a 7 años, sin embargo, otros fenómenos cíclicos ocurren a escalas más largas como la *Oscilación Decádica del Pacífico* (ODP) que se manifiesta en forma similar a ENOS, pero a escalas de décadas. Otro fenómeno que muestra una tendencia no oscilatoria de origen polar es la *Oscilación Antártica* (OA).

El clima en el norte de la Patagonia está fuertemente influenciado por la conjugación de estos fenómenos climáticos naturales. A estos “forzantes” climáticos naturales se les agregan otros de origen antropogénico como los incrementos de gases de efecto invernadero. Una incógnita aún no develada es cómo interactúan estas variables, sin embargo, es muy importante reconocer que las tendencias climáticas pueden deberse a causas naturales, antropogénicas o, más probablemente, a una mezcla de las dos.

Para comprender los efectos que el cambio climático puede ejercer sobre la dinámica de comunidades es importante primero reconocer sobre qué procesos puede operar el clima. Principalmente reconocemos que el clima puede afectar la dinámica de las comunidades vegetales a través de dos grandes mecanismos, uno es modificar la demografía, es decir los nacimientos y las muertes de las plantas y, el otro es alterar

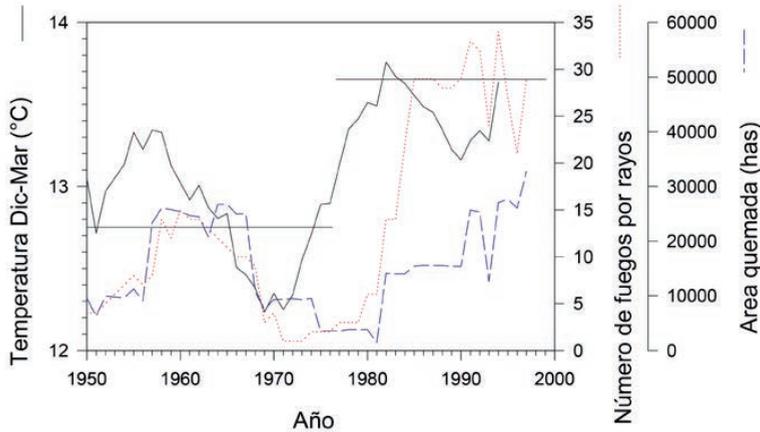


Figura 16: Número (promedio) de incendios por rayo (línea punteada), área quemada por año (línea quebrada) y la temperatura de verano de Bariloche (línea negra). Se puede observar el brusco salto en las temperaturas de verano, las igniciones por rayo y el área quemada hacia fines de la década del '70.

los regímenes de disturbio (fuegos, avalanchas, caídas de árboles por viento, etc.).

REGENERACIÓN DEL BOSQUE Y VARIABILIDAD CLIMÁTICA

Todas las comunidades de plantas se van perpetuando en el tiempo en forma natural. En los bosques, los árboles más viejos se van muriendo y son reemplazados por individuos más jóvenes. A este proceso se le conoce como *regeneración* e implica la producción de semillas, la germinación de las plántulas y el desarrollo de estos árboles jóvenes durante muchos años hasta llegar a ser adultos. Para que los bosques se regeneren deben ocurrir en forma ordenada en el tiempo ciertas condiciones climáticas de manera tal que el proceso no se interrumpa. Y, si bien las condiciones climáticas necesarias varían según el tipo de bosque y su ubicación geográfica, los dos factores climáticos más importantes para la regeneración son la precipitación y la temperatura.

En los bosques de lenga y coihue del noroeste de la Patagonia, las variaciones en la

precipitación juegan un papel muy importante en la regeneración. Por ejemplo, cuando ocurren varios años seguidos con mucha lluvia durante la primavera y el verano, la supervivencia de las plántulas de estas dos especies de árboles es alta. En cambio, cuando ocurren periodos largos de sequía, hay alta mortalidad de plántulas a pesar de que, durante los años secos, los árboles de algunos bosques produzcan grandes cantidades de semillas.

Para estos bosques, las condiciones que más favorecen el éxito de la regeneración son los periodos de alta variabilidad climática en los que se alternan años secos y húmedos en forma frecuente, se llega así a años con buena producción de semillas y alta supervivencia de plántulas, respectivamente. En cambio, hemos observado que la supervivencia de las plántulas, tanto de lenga como de coihue, es particularmente buena cuando la primavera y el verano son lluviosos. Esta alternancia de años secos y húmedos, hace que a largo plazo el proceso de regeneración de estas dos especies de árboles ocurra en forma de pulsos que no son regulares.

En el caso de los bosques de coihue, que casi siempre crecen en zonas húmedas como cañadones y costas de lagos, su proceso de regeneración es similar a los bosques de lenga de los sitios más lluviosos. Por ejemplo, se ha observado que en los bosques del Lago Steffen, Lago Espejo y Cascada de los Alerces (P.N. Nahuel Huapi) la regeneración de los bosques de coihue es constante en el tiempo. Esto significa que por las condiciones del clima, casi todos los años hay germinación y establecimiento de nuevas plántulas.

FUEGO Y CLIMA

Es posible relacionar la ocurrencia de incendios prehistóricos con reconstrucciones de condiciones climáticas, por ejemplo de precipitación, en base al ancho de anillos anuales de árboles sobrevivientes y a sus cicatrices de fuego (Figura 17). Estos datos nos demuestran que los fuegos de bosque se relacionan con sequías durante la primavera-verano del año del evento mientras que, los años sin fuego, se relacionan con años con lluvias por encima de lo normal. Esto sugiere que el clima es un fuerte condicionante de la ocurrencia de fuego no sólo durante el año del fuego sino también en años previos al mismo. Además, es importante notar que son los bosques húmedos de coihue y los bosques de altura de lenga los que requieren de mayores sequías para quemarse. En cambio, los bosques secos requieren sequías leves, en tanto los matorrales y pastizales de fondos de valle no requieren de sequías para quemarse y propagar fuego. Llamativamente estos sistemas secos requieren de uno o dos años lluviosos antes del evento de fuego, lo que puede interpretarse como un mecanismo que hace acumular combustible fino (pastos) que luego sirven para propagar el fuego.

El fenómeno ENOS en su fase de El Niño se relaciona con primaveras lluviosas en el

norte de Patagonia mientras que la Niña se relaciona con sequías en dicha región. La intensidad en la ciclicidad de ENOS es, entonces, un motor que produce fuego en Patagonia generando combustible y desencándolo luego (Figura 18).

Otra influencia climática importante sobre el régimen de fuego se centra en la presencia de actividad convectiva (nubes de tormenta) y la incidencia de rayos que potencialmente pueden servir como fuentes de ignición natural de incendios. En el norte de la Patagonia raramente se producen rayos. Esto ocurre únicamente cuando se frena la circulación oeste de aire estable del Pacífico y se la reemplaza por una circulación SE de masas atlánticas de aire cálido e inestable provenientes de los subtropicos. Claramente los veranos en que se producen estas anomalías aumentan las temperaturas máximas de verano y se producen tormentas eléctricas, generalmente secas, e igniciones por rayo sobre combustibles previamente desecados durante la estación seca. Esto hace que los rayos aunque escasos, posean altas probabilidades de producir incendios.

Un análisis del clima y los incendios por rayo producidos en los últimos 50 años en los parques nacionales del norte de la Patagonia revela que ha habido un brusco salto a mediados de la década del '70, con el doble de igniciones y el doble de área quemada en estas cuatro últimas décadas. En paralelo, durante el período, el aumento de igniciones por rayo se corresponde con un aumento de la temperatura de verano de aproximadamente 1°C (Figura 16).

¿Cómo afectará entonces el cambio climático al régimen de fuego y por ende a la vegetación en la Patagonia Andina? Uno de los pronósticos climatológicos indica un incremento en la variabilidad climática interanual que implicaría una mayor frecuencia de eventos extremos como sequías. De acuerdo a las relaciones climáticas detectadas, este escenario daría lugar a un incremento en la frecuencia y severidad

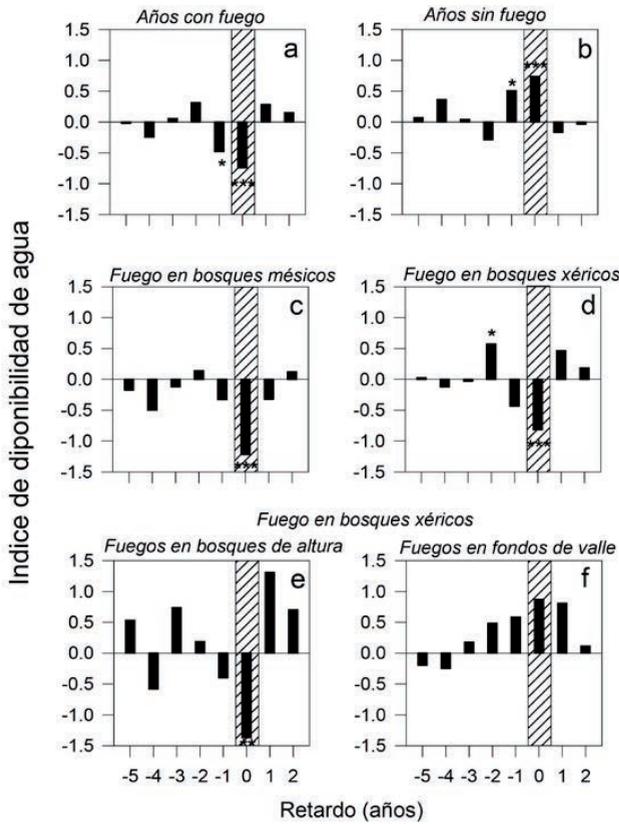


Figura 17: Condiciones de disponibilidad hídrica (precipitación de primavera-verano) en desviaciones del promedio antes (5 años, años negativos), durante (año 0, barra cruzada) y después (2 años, años positivos) de la ocurrencia de fuegos en diferentes comunidades vegetales (a, c, d, e y f) así como durante años en los que no se registró fuego (b). Nótese que por ejemplo un barra de signo negativo centrada en el año 0 para años con fuego sugiere que en promedio los fuegos ocurren durante sequías, este efecto es más marcado para fuegos en bosques mésicos (húmedos) y de altura, que en fuegos de bosques xéricos y comunidades de fondos de valles (matorrales, cipresales, estepas). Años sin fuego se caracterizan por valores positivos durante el año 0 sugiriendo que coinciden con temporadas lluviosas.

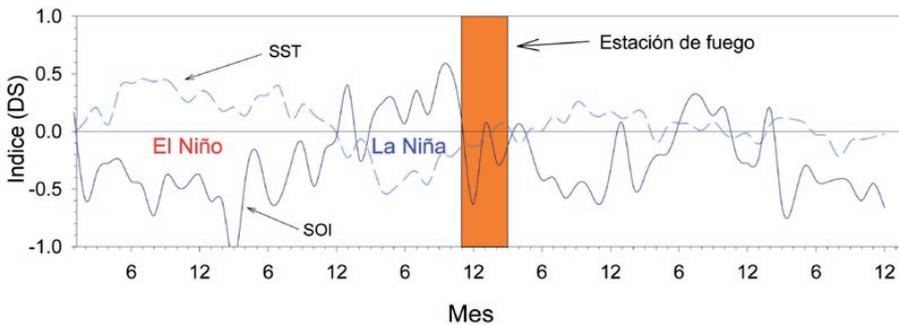


Figura 18: Promedio de los valores de la temperatura del mar (SST) en la costas del Ecuador (anomalías, línea continua) y del índice de Oscilación Sur (SOI, línea quebrada), ambos indicadores del estado de EONS 36 meses antes y 36 meses después de la estación de fuego durante años de abundantes fuegos en el norte de la Patagonia. Cuando la temperatura del mar (SST) es positiva y SOI es negativo el estado es del El Niño y viceversa para el estado de La Niña. Nótese que los años de fuego en el N de Patagonia ocurren al final de una fase La Niña y son precedidos 1 a 2 años antes por una fase El Niño.

de fuego, una afectación mayor de ecosistemas sensibles al fuego como son los bosques de lenga, un aumento del tamaño de los incendios y un aumento en los riesgos de fuego para la población en las interfases boscosas-urbanas. Por otra parte, una tendencia de aumento de las temperaturas de verano posiblemente irá incrementando la incidencia de fuegos por rayo en la región, en particular en bosques que normalmente no son afectados por fuegos, o que lo son en baja frecuencia.

En síntesis, es claro que dependiendo de la escala espacial y temporal con que las analizamos las comunidades son entes altamen-

te dinámicos, ya sea por fuerzas naturales en su rango de variabilidad natural o por factores antrópicos. La resiliencia que tengan los sistemas naturales para resistir estos cambios será altamente dependiente de las *preadaptaciones* que posean las especies. Así podremos esperar que haya comunidades a las cuales los rápidos cambios no las afecten en el largo plazo y otras que rápidamente se retraerán cambiando completamente su fisionomía hacia sistemas más simplificados en composición y funcionamiento con la consiguiente disrupción en propiedades tales como biodiversidad, estética y la provisión de servicios ecosistémicos.

PLANTAS PARÁSITAS Y PLANTAS NODRIZAS EN LA PATAGONIA

| Cecilia I. Núñez, Romina Vidal-Russell, Guillermo C. Amico, Norlan Tercero Bucardo

Plantas que crecen sobre otras plantas, plantas que ayudan a que otras puedan crecer, plantas que compiten entre sí por la luz, el agua o el espacio...Diversas formas de interacción entre individuos y entre especies que dan dinamismo a las comunidades vegetales.

Todos los organismos se relacionan con otros seres vivos y las plantas no son la excepción: de hecho interactúan entre ellas de maneras distintas, tanto en forma *negativa*, como *positiva*. La interacción *negativa* puede darse, por ejemplo, por la competencia para obtener recursos esenciales como luz, agua, nutrientes, espacio y también por los servicios de polinizadores y dispersores de semillas. Otro tipo de interacción negativa se produce cuando unas plantas utilizan los recursos que otras plantas han adquirido, parasitándolas. En cambio, cuando las relaciones son *positivas*, distintas especies de plantas se benefician

de diversas maneras por la presencia de otras, por ejemplo minimizando el impacto de un clima hostil, facilitando el acceso o, directamente, brindando recursos vitales. Hay muchos tipos de interacciones *positivas* entre plantas vecinas que incluyen la atracción de polinizadores, la fijación de nitrógeno (un recurso esencial) desde la atmósfera o la transferencia de nutrientes por medio de hongos ligados a las raíces (*micorrizas*). Además, las interacciones entre plantas pueden ser muy específicas, cuando la relación se da sólo entre dos especies, o generales cuando son varias las especies de plantas que interactúan.

Los distintos tipos de interacciones entre plantas influyen en el éxito ecológico de una especie particular y determinan en alguna medida qué especies pueden convivir en una comunidad determinada. Además, sus efectos pueden influir a una escala mayor, abarcando todo un ecosistema y un número muy grande de especies, incluyendo también animales y hongos.

En este capítulo describiremos dos tipos de interacciones de las muchas que ocurren entre ciertas especies de plantas de la región patagónica: el *parasitismo* (interacción *negativa*) y la *facilitación* (interacción *positiva*).

EL PARASITISMO ENTRE PLANTAS

Una planta *parásita* es aquella que se nutre de los productos de la fotosíntesis o del agua y los nutrientes minerales obtenidos por otra planta (*hospedadora*) a la cual se conecta mediante raíces modificadas denominadas *haustorios*.

Las parásitas pueden establecer sus haustorios en las raíces (*parásitas de raíz*) o bien en las ramas (*muérdagos*) de sus hospedadores. Las plantas parásitas de raíz tienen varios tipos de frutos, tanto carnosos como secos, mientras que la mayoría los *muérdagos* tienen frutos carnosos. Las semillas de las plantas parásitas de raíz son dispersadas de diversas maneras, germinan en el suelo y luego los haustorios infectan a las raíces de los hospedadores. Por su parte, la gran mayoría de los muérdagos son dispersados por animales que ingieren los frutos y luego defecan las semillas. La pulpa de estos frutos contiene una sustancia pegajosa llamada *viscina*, que permite a la semilla quedar adherida en la rama del hospedador luego de ser defecada por los animales, generalmente aves. Sin embargo, en el bosque templado de Sudamérica contamos con dos muérdagos que ofrecen interesantes excepciones a este patrón. Un caso es el quintral en el cual las semillas son disper-

sadas por un pequeño marsupial llamado “monito del monte” (*Dromiciops gliroides*) que se alimenta de sus frutos y al defecar deja en las ramas una ristra de semillas pegadas con la viscina de la pulpa de los frutos.

La otra excepción son las especies del género *Misodendrum* pues en todas ellas las semillas son dispersadas por viento. Los frutos maduran en verano y a falta de viscina, son secos y poseen unos largos “pelos”. Estos “pelos”, además de facilitarles flotar y viajar con el viento, le permiten al fruto “atarse” a una rama hasta que, en la primavera siguiente, la semilla germina y establece la conexión al hospedador.

Entre las plantas parásitas hay tanto hierbas anuales como perennes, arbustos e, incluso, árboles. Se estima que cerca del 1% de las especies de plantas con flores (*angiospermas*) son parásitas; este porcentaje, aparentemente pequeño, involucra cerca de 4000 especies distribuidas en todas partes del mundo. La gran mayoría de las plantas parásitas son parásitas de raíz en tanto los muérdagos representan unas 1400 especies, distribuidas en el mundo.

Las plantas parásitas se dividen en dos grandes grupos, las *hemiparásitas* y las *holoparásitas* según sea su forma de nutrición. Las hemiparásitas establecen sus haustorios en el xilema de la planta hospedadora, tejido que transporta los nutrientes de las raíces hacia las hojas, y tienen hojas y/o ramas capaces de realizar fotosíntesis. Se clasifican, a su vez, en facultativas u obligadas, según el grado de dependencia con sus hospedadores. Las hemiparásitas *facultativas* pueden llegar a vivir en forma independiente, al menos durante alguna parte del ciclo de vida. Por ejemplo, algunas logran crecer sin adherirse al hospedador por algún tiempo, pero si no logran la conexión haustorial mueren antes de producir flores. Las hemiparásitas *obligadas*, en cambio, no pueden vivir sin un hospedador.

El otro grupo de plantas parásitas, las *holoparásitas*, está formado sólo por parásitas

obligadas que carecen de clorofila y, por lo tanto no pueden fotosintetizar; sus haustorios se instalan tanto en el xilema como en el floema de la planta hospedadora. Este grupo de plantas carece de hojas y sólo se observan las estructuras reproductivas (flores y frutos).

Las plantas parásitas pueden producir daños severos a las plantas hospedadoras. Por ejemplo, muchas de ellas consumen hasta nueve veces más agua que la planta parasitada. Esto significa un gran gasto de agua que luego se refleja en un efecto negativo sobre la planta hospedadora, sobre todo en épocas de sequía. En general, las parásitas sólo reducen el crecimiento del hospedador o disminuyen la producción de frutos, pero hay casos extremos en los que pueden causarles la muerte. Muchas especies de plantas parásitas se instalan en árboles de plantaciones forestales comerciales, frutales y otros cultivos, provocando grandes pérdidas en la producción.

Si bien hay pocos estudios de los efectos de las especies parásitas de la Patagonia en sus hospedadores, los estudios realizados en los *farolitos chinos* (*Misodendrum* spp.) han encontrado que estas plantas, aun cuando están en altas densidades, no producen una reducción importante del crecimiento del hospedador. También se ha observado que los farolitos chinos consumen poca agua, por lo que tienen efectos directos poco nocivos para los árboles hospedantes. No obstante, el haustorio del farolito chino invade el interior de las ramas y produce una inflamación que las deforma y, si muere, deja cicatrices que son utilizadas como “puertas de entrada” por insectos y hongos que se alimentan de madera, lo que acaba provocando un deterioro y debilitamiento de las ramas y troncos. Además, la deformación producida en el sitio de infección debilita las ramas, así es común observar en el piso de los bosques numerosas ramas caídas que, por efecto del viento, se han roto justo en el lugar donde estaban las raíces (haustorios) de los faroli-

tos chinos. El quintral en cambio, suele ser más agresivo y en algunos casos termina secando a la planta hospedadora.

LOS MÚLTIPLES ORÍGENES DEL PARASITISMO

El parasitismo es una forma de vida que surgió de manera independiente en distintos grupos de plantas. Entre las angiospermas (plantas con flor) hay doce grupos (linajes) donde al menos una de sus especies es parásita. En el bosque templado austral el único linaje presente es el orden Santalales (que incluye las familias Balanophoraceae, Loranthaceae, Misodendraceae, Olacaceae, Opiliaceae, Santalaceae, Eremolepidaceae, Schoepfiaceae y Viscaceae) en el cual hay un único origen del parasitismo de raíz, pero el parasitismo aéreo evolucionó independientemente cinco veces (en las familias Misodendraceae, Loranthaceae, Eremolepidaceae, Santalaceae y Viscaceae). El mayor número de especies de muérdagos se encuentra en la familia Loranthaceae. En la zona de la estepa se pueden encontrar miembros de otros grupos, como la familia Apodanthaceae y la familia Hydnoraceae (orden Cucurbitales y Piperales respectivamente).

Otra familia importante y particular (aunque pequeña) es Misodendraceae, que surgió en el antiguo continente Gondwana y representa el linaje más antiguo (o uno de los más antiguos) de cualquier parásito aéreo del orden Santalales. Esta familia tiene un solo género, *Misodendrum* que a su vez tiene ocho especies, todas hemiparásitas aéreas y se las conoce con el nombre común de farolito chino, *misodendrons*, flor de ñire o injerto. Una de las particularidades de los farolitos chinos es que crecen casi exclusivamente sobre especies del género *Nothofagus* (lenga, ñire, coihue, raulí, roble pellín, etc.) aunque ocasionalmente se han reportado sobre otros hospedadores, como retamas o castaños. Como solamente se las puede

encontrar en los bosques de *Nothofagus* de Argentina y Chile, se las considera endémicas del sur de Sudamérica y en Argentina se encuentran desde Neuquén hasta Tierra del Fuego.

Entre las parásitas de raíz hay dos hierbas, *Quinchamalium* y *Arjona* (Schoepfiaceae), y un arbusto, *Myoschilos oblongum* (Santalaceae). Se las encuentra desde el bosque valdiviano hasta el ecotono bosque-estepa, desde Neuquén hasta Santa Cruz y también en Chile.

ESPECIES PARÁSITAS DEL BOSQUE TEMPLADO AUSTRAL

Hemiparásitas

Parásitos aéreos (muérdagos)

Los farolitos chinos son plantas parásitas aéreas (*muérdagos*) muy comunes en los bosques de la Patagonia. El género *Misodendrum* posee ocho especies distribuidas tanto en Argentina como en Chile (Figura 1). Las dis-

tintas especies se diferencian por sus formas y colores, una época aconsejable para observarlos es al inicio de la primavera, cuando están floreciendo, o en el verano, cuando están fructificando, porque se vuelven más vistosos.

La mayoría de los farolitos chinos son especies dioicas, con algunas plantas masculinas y otras femeninas que florecen al inicio de la primavera y son polinizadas por el viento. Las flores son muy pequeñas y poco vistosas; la masculina está reducida a solo 2 o 3 estambres, sin tener pétalos ni sépalos, y la femenina solo al gineceo aunque, en algunas especies, se puede diferenciar unos lóbulos coronando al ovario que representan los pétalos. Una vez polinizadas, su ovario madura en un fruto denominado *aqueño* de aproximadamente 1,5 milímetros que contiene una sola semilla y cuenta con tres setas plumosas. El largo de las setas varía según la especie y pueden medir entre 1,5 y 8,5 centímetros de largo.

Cuando la semilla germina, la *raíz embrionaria* se adhiere a la rama del hospedador por medio de un disco pegajoso y se transforma

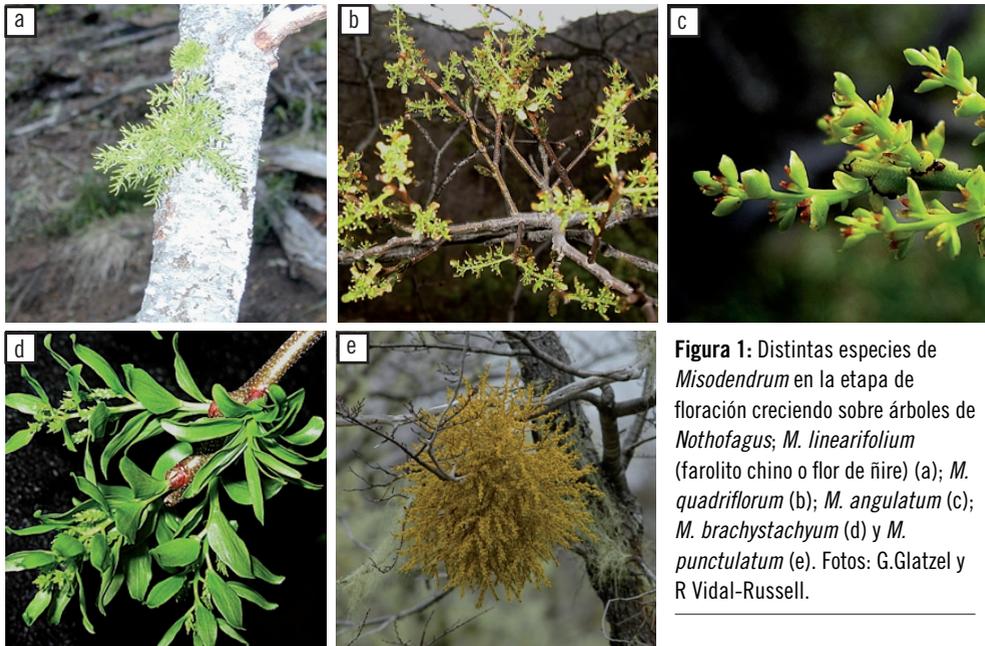


Figura 1: Distintas especies de *Misodendrum* en la etapa de floración creciendo sobre árboles de *Nothofagus*; *M. linearifolium* (farolito chino o flor de ñire) (a); *M. quadriflorum* (b); *M. angulatum* (c); *M. brachystachyum* (d) y *M. punctulatum* (e). Fotos: G.Glatzel y R Vidal-Russell.



Figura 2: Semilla de *Misodendrum*, Foto: N. Tercero-Bucardo.

en un haustorio que penetra la rama, se ramifica y se establece en el xilema (Figura 2). En general, se instalan en las ramas más delgadas, de menos de 2 cm de diámetro. En algunos casos, como *M. punctulatum*, la planta parásita puede vivir dentro del hospedador sin generar tallos.

La longevidad varía según la especie de *Misodendrum*, la hospedadora y el sitio de infección. Por ejemplo, *M. punctulatum* cuando crece sobre ramas de ñire vive hasta 18 años, en cambio, cuando crece en ramas de lenga vive aproximadamente 22 años, pero se han encontrado infecciones establecidas en el tronco principal de las lengas o de los coihues de más de 120 años.

Otro parásito aéreo es el quintral (Figura 3) (*Tristerix corymbosus*, Loranthaceae); tiene una distribución relativamente amplia en términos de ambientes, ya que habita tanto el matorral chileno, seco y cálido, como el bosque templado austral de Sudamérica, húmedo y templado-frío. Parasita principalmente al maqui (*Aristotelia chilensis*), al maitén (*Maytenus boaria*) y al chin chin (*Azara microphylla*). Se diferencia de las demás plantas del bosque porque es la única especie que se encuentra en plena floración durante el invierno y, de este modo, se



Figura 3: Flor del quintral (*Tristerix corymbosus*)

convierte en la única fuente de néctar para el picaflor rubí (*Sephanoides sephanioides*), lo que permite a esta ave pasar el invierno en el bosque austral.

En relación a sus frutos, curiosamente, en las poblaciones de quintral del matorral chileno los frutos maduran en primavera y poseen un color amarillo a la madurez, mientras en el bosque los frutos maduran a finales del verano y mantienen el color verde. En el matorral chileno los frutos son dispersados por aves, mientras tanto en el bosque austral el monito del monte es el único dispersor (Figura 4). El monito del monte presenta hábitos nocturnos y es endémico de los bosques australes. Este pequeño marsupial tiene la particularidad de ser el único representante viviente de su grupo (Microbiotheridae) y está más relacionado con los marsupiales australianos que con los americanos.

El quintral juega un rol ecológico clave en el funcionamiento y mantenimiento de la biodiversidad del bosque. Por un lado, es fuente de alimento mediante el néctar de sus flores para el picaflor, y con sus frutos, para el monito del monte y, por otro lado, es un importante factor de mortalidad para las plantas que parasita, lo que permite la renovación del bosque.

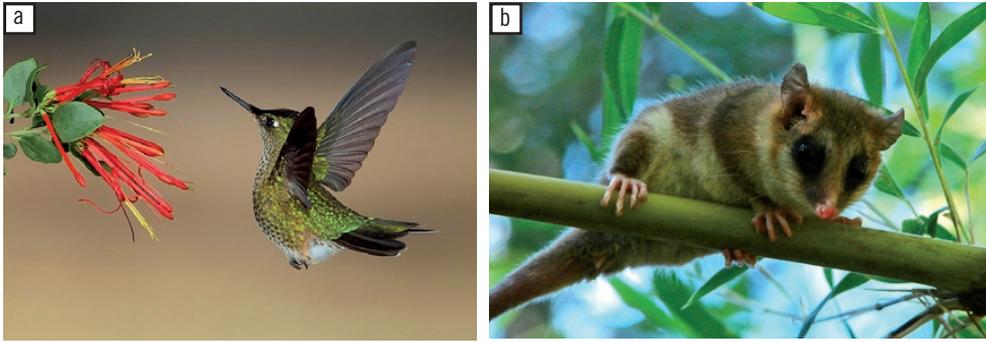


Figura 4: (a) Picaflor rubí. Foto: M. Díez Peña, (b) Monito de monte. Foto: M. Rodríguez Cabal.



Figura 5: Quintral amarillo. Foto: G. Amico.



Figura 6: Quintral del boldo. Foto: G. Amico.

El quintral amarillo (*Desmaria mutabilis*, Loranthaceae) (Figura 5) es una especie de género monotípico y no muy abundante. Posee flores grandes (de 3 a 4 cm) bisexuales de color anaranjado-amarillo que son polinizadas por insectos. Al igual que la familia Misodendraceae es una parásita aérea, que crece en árboles del género *Nothofagus*. Una particularidad de esta especie es que es caducifolia, pierde sus hojas en otoño.

El quintral del boldo (*Notanthera heterophylla*, Loranthaceae) (Figura 6) es una especie de género monotípico. Posee flores un poco más pequeñas que el quintral amarillo (aproximadamente 1,5 cm) de color rosado, también polinizadas por insectos. Su nom-

bre se debe a que parasita las ramas de boldo (*Peumus boldus*) entre otros.

Parásitos de raíz

El codocoipo (*Myoschilos oblongum*, Santalaceae) (Figura 7) pertenece a un género monotípico, o sea es la única especie. Sus hojas son caducas, con flores de color violáceo que salen antes que las hojas, a fines de septiembre. Sus frutos son carnosos y de color oscuro y, probablemente, son consumidos por aves en verano. Es una planta hemiparásita de raíz que parasita varias especies de hospedadores y tiene propiedades medicinales.

El quinchamali (*Quinchamalium chilense*,



Figura 7: Codocoipo. Foto: R. Vidal-Russell.



Figura 8: Quinchamali. Foto: R. Vidal-Russell.

Schoepfiaceae) es una planta herbácea con tallos rastreros y hojas delgadas que a veces tienen un color rojizo (Figura 8). Sus flores forman una cabezuela y son amarillas hasta anaranjadas, según su madurez. Se la encuentra en todo tipo de ambientes, tanto en sotobosques, zonas húmedas como en la estepa. Al igual que el codocoipo, es una planta hemiparásita de raíz que parasita varias especies de hospedadores.

Arjona (Schoepfiaceae) es un género con cinco especies en la zona. Habitan en sitios secos y abiertos como en la estepa, hay también algunas especies en altura. Posee flores de color blanco y también cabezuelas pero menos densas que el quinchamáli (Figura 9). Algunas especies poseen rizomas tuberosos y tubérculos que son comestibles. Todas son hemiparásitas de raíz y parasitan a varias especies.



Figura 9: Arjona. Foto: J. Puntieri.

Holoparásitas de raíz

Pilostyles berteroi (Apodanthaceae) es uno de los dos casos de holoparásita que se encuentran en la región. Establece conexión con las raíces de *Adesmia* de la familia Fabaceae. En primavera y verano se pueden ver las flores de color lila rodeada de dos filas de brácteas. Las flores parecen “brotar” de los troncos de *Adesmia*.



Figura 10: *Pilostyles berteroi*. Foto: N. Tercero-Bucardo.

LA FACILITACIÓN ENTRE PLANTAS

La *facilitación* ocurre cuando una especie o un grupo de especies, es favorecido por otras que ayudan a su establecimiento y desarrollo, sin que la especie que provee el beneficio se perjudique por ello. Si bien durante mucho tiempo el estudio de las interacciones entre plantas estuvo centrado en la *competencia*, considerada como la interacción más importante en las comunidades, el reconocimiento y estudio de la *facilitación* toma cada vez más importancia.

La *facilitación* entre plantas es frecuente en ambientes donde no hay vegetación ni suelo, por ejemplo cuando se retira un glaciar y quedan sólo rocas y arena, o luego de una explosión volcánica que deja sólo lava endurecida y ceniza. O también en áreas donde disturbios como el fuego o la agricultura eliminan la vegetación previa pero dejan suelo donde nuevas plantas pueden asentarse. Las primeras especies que se establecen después de tales perturbaciones se denominan *colonizadoras* o *pioneras* y son más tolerantes a condiciones difíciles tales como insolación, sequía, viento o suelos pobres. Estas especies aportan materia orgánica y nutrientes, y mejoran las condiciones ambientales de modo que otras también puedan establecerse. Con el tiempo, dependiendo del tipo de ambiente, las especies colonizadoras pueden ser reemplazadas por otras, definiendo una sucesión de especies.

Durante mucho tiempo se consideró que las relaciones de *facilitación* estaban restringidas principalmente a este tipo de ambientes cambiantes; sin embargo, actualmente está claro que también son comunes en ambientes estables o más constantes a lo largo del tiempo.

PLANTAS NODRIZAS

En el proceso de *facilitación* las plantas que crean un ambiente adecuado para que otras

puedan germinar y crecer son denominadas *plantas nodriza*. Estas plantas disminuyen el efecto perjudicial del estrés ambiental, por ejemplo reduciendo la variación entre temperaturas mínimas y máximas, evitando la excesiva transpiración (pérdida de agua) e insolación gracias al sombreado, reduciendo el efecto secante y abrasivo del viento, aportando nutrientes por medio de las hojas caídas, o creando una protección contra los herbívoros.

Las plantas nodrizas son ecológicamente muy importantes, pues su presencia es clave para que otras especies puedan habitar en un ecosistema y determinan, entre otras cosas, la manera en que las plantas se distribuyen en el paisaje. Si bien las relaciones de *facilitación* están presentes en todo tipo de ambientes, las plantas tienden a asociarse de forma positiva con mayor frecuencia e intensidad en zonas o en períodos de tiempo donde las condiciones ambientales son más rigurosas, o sea, en ambientes o en períodos más áridos, fríos, calientes, salinos, etc. Así, en sitios áridos y/o fríos es común ver “islas” de vegetación con una gran diversidad de plantas, rodeadas de suelo desnudo o con muy poca vegetación (Figura 11). Como en la Patagonia la estepa y la zona alto-andina representan ambientes severos para las plantas, en ambos se observan con frecuencia interacciones de *facilitación* entre especies. Un caso concreto es el que ocurre con la regeneración del ciprés de la cordillera (*Austrocedrus chilensis*) y otros árboles nativos. En sitios áridos y zonas del ecotono bosque-estepa de la Patagonia, la regeneración de estas especies arbóreas está asociada a la presencia de plantas nodrizas (Recuadros 1 y 2).

Otro caso es el del ambiente altoandino, donde los individuos tienden a agruparse en parches de vegetación que acumulan un gran número de especies. En estos lugares, por encima del límite de la vegetación arbórea, las condiciones ambientales son adversas, no muy diferentes a los de la estepa patagónica pero más extremas, por ejemplo,



Figura 11: Parche de vegetación con presencia de *Mulinum leptacanthum* y numerosas especies altoandinas, Cerro Challhuaco (P. N. Nahuel Huapi). Foto M. Ferreyra.

Recuadro 1. ¿Dónde crece el ciprés de la cordillera?

Adriana E. Rovere

Si bien se considera que el ciprés es una especie intolerante a la sombra, estudios recientes muestran que los requerimientos de luz varían según las diferentes fases de crecimiento. En los estadios adultos las ramas inferiores mueren por falta de luz (*autopoda*) mientras que los árboles más jóvenes, plántulas y renovales toleran intensidades de luz menores y generalmente se los encuentra debajo de árboles adultos o bajo arbustos.

Para evaluar las condiciones ambientales de la regeneración del ciprés se realizó un trabajo comparando las condiciones de crecimiento en bosque (condiciones naturales) y en vivero (experimento con condiciones artificiales que imitan las naturales). También se evaluó la asociación de renovales de ciprés con distintos arbustos y hierbas en bosques puros de ciprés.

Los resultados de este estudio mostraron que el ciprés necesita estar protegido para poder establecerse y continuar creciendo en condiciones más expuestas. La asociación espacial de juveniles de ciprés con arbustos sugiere que éstos actúan como; enredaderas y hierbas también cumplen esta función. Entre los arbustos nativos pioneros en zonas del ecotono bosque-estepa que actúan de nodrizas del ciprés se encuentran el calafate (*Berberis microphylla*) y el maqui. Se ha registrado que algunas enredaderas nativas, como las arvejillas (*Vicia nigricans* y *Lathyrus magellanicus*) crecen sobre los renovales de ciprés cubriéndolos y protegiéndolos de la desecación. Una especie exótica que invade áreas degradadas, la rosa mosqueta (*Rosa rubiginosa*) también resulta una nodriza común, no sólo de los renovales de ciprés, sino también de otras especies leñosas nativas.

Es importante destacar la importancia de estudiar y conocer los principios de facilitación, pues estos constituyen una herramienta necesaria para la elaboración de programas de *restauración ecológica* (Capítulo 8).

temperaturas bajas, alta irradiación solar, gran amplitud térmica, suelos sueltos y pobres, vientos fuertes, etc. La cobertura vegetal es escasa, las plantas son bajas y achata- das agrupadas en parches (o “islas”) de ve- getación compuestos por arbustos en forma de cojín y hierbas que, debido a su pequeño tamaño, suelen pasar desapercibidas (Figura 11). En estos parches las especies tienden a asociarse de forma positiva y se ha obser- vado, que cuando están dominados por dos especies de plantas en cojín (*Mulinum lepta-*

canthum y *Oreopolus glacialis*), son de mayor tamaño y presentan una diversidad mucho mayor de plantas que en parches donde estas especies están ausentes. Estas plantas en cojín pueden crecer también de forma soli- taria, actuando como pioneras y creando las condiciones para que otras puedan estable- cerse. Por otra parte, ciertas especies están presentes sólo en los parches más grandes y diversos, mostrando que son más sensibles a las condiciones ambientales adversas y sólo se pueden establecer en los parches donde

Recuadro 2. Nodrizas en tiempos difíciles

Thomas **Kitzberger**

En los desiertos, los fenómenos de facilitación son muy comunes ya que a menudo hay escasez de un recur- so limitante para las plantas, como el agua. Sin embargo, en ecosistemas con gran variabilidad climática, por ejemplo, con años muy lluviosos seguidos por períodos secos, la facilitación puede variar según la condi- ción climática o suceder durante fases críticas de la vida de una planta, como el establecimiento.

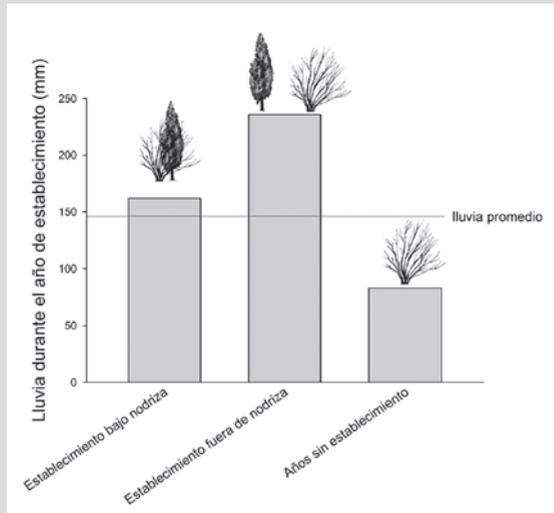
En el ecotono bosque-estepa del norte de la Patagonia, es común observar a juveniles de ciprés creciendo en arbustos nodriza como la mata negra, palo piche (*Fabiana imbricata*), michay (*Berberis darwinii*), laura (*Schinus patagonicus*). Estos reducen la radiación y la temperatura bajo sus copas incrementando la dispo- nibilidad de agua en el suelo durante los períodos más secos del verano, aumentando así las posibilidades de las plántulas de ciprés de sobrevivir.

Sin embargo, muchas veces se observan cipreses jóvenes creciendo fuera de los arbustos, esto ocurre por- que durante años muy lluviosos, en el ecotono bosque-estepa, el ciprés es capaz de establecerse fuera de los arbustos, mientras que durante años normales, que son la mayoría, el ciprés necesita de los arbustos nodri- zas. A su vez, durante años extraordina- riamente secos el ciprés no es capaz de establecerse en ningún sitio.

Este fenómeno pudo descubrirse me- diante el estudio de los anillos anuales de crecimiento, que permite determinar las fechas de establecimientos de cada árbol, y relacionarlas con registros de las lluvias de primavera y verano de esos años, ya que la humedad es un factor fundamental para el estable- cimiento de plántulas.

Por lo tanto, los arbustos nodriza son importantes para la vegetación en el ecotono cuando el clima no es el óptimo o es muy fluctuante.

Relación entre establecimiento de ciprés de la cordillera y precipitación anual



están más protegidas. Por lo tanto, las especies en cojín del ambiente altoandino que actúan como plantas nodrizas tienen un rol fundamental regulando la biodiversidad de estos ecosistemas tan adversos, pues permiten la existencia de un número importante de especies asociadas que, de otra forma, estarían ausentes.

BALANCE ENTRE FACILITACIÓN Y COMPETENCIA

Las relaciones de facilitación y competencia entre plantas vecinas no necesariamente son mutuamente excluyentes, sino que suele existir un balance entre ambos tipos de interacción, que puede inclinarse para uno u otro lado según las condiciones ambientales y el estadio de desarrollo de las plantas protegidas.

En la competencia, dos especies (o dos individuos de una misma especie) requieren de un mismo recurso para poder vivir. Por ejemplo, si dos plantas crecen muy cerca una de otra no habrán suficientes recursos para las dos, de modo que el individuo que logre superar al otro en altura podrá recibir más luz y crecerá más que el que quedó a la sombra. Dado que la competencia es muy perjudicial, las plantas tienen numerosas **adaptaciones** para minimizar sus efectos, tales como la capacidad de producir hojas que funcionan bien a la sombra y otras que funcionan bien al sol. Con el agua y los nutrientes ocurre algo similar, el individuo que logre extender sus raíces podrá tener un mejor acceso a estos recursos en detrimento de los individuos con menor acceso, sean o no de la misma especie.

Las relaciones de facilitación y competencia pueden ser dinámicas y cambiar a lo largo del tiempo. En zonas áridas, suele ocurrir que en períodos secos y cálidos, una planta dependa de la protección de otra para poder germinar y crecer bajo su sombra, mientras que en períodos frescos y

húmedos es posible que pueda hacerlo de forma solitaria, como es el caso del ciprés de la cordillera. En zonas con mucha herbivoría, por ejemplo por ganado, una planta joven (tierna y sabrosa) podrá sobrevivir sólo si está protegida por otra que impida que se la coman, como un arbusto espinoso, aun cuando exista cierta competencia por recursos entre la planta protegida y el arbusto. En general, las plantas nodrizas suelen serlo mientras la planta protegida es joven y pequeña, al crecer o durante cierta parte de su vida, pueden convertirse en competidoras; por ejemplo, durante los primeros estadios de desarrollo del ciprés de la cordillera. En áreas del **ecotono** bosque-estepa del norte de la Patagonia los individuos que crecen en lugares abiertos sufren mucho más la falta de agua que los que crecen protegidos dentro de arbustos, sin embargo cuando tienen un tamaño intermedio, los que sufren más la falta de agua son los que están conviviendo con los arbustos. En individuos adultos no hay evidencia de competencia por el agua entre árboles y arbustos.

Los requerimientos de luz también varían según el desarrollo de los árboles (Recuadro 1). En zonas de estepa también ocurre que, tanto la facilitación como la competencia, determinan la abundancia y distribución de las plantas, como ocurre con el charcao verde (*Senecio bracteolatus*) y los coirones dominantes (*Pappostipa speciosa* y *Festuca pallezensis*) (Recuadro 3).

Los procesos de facilitación son muy comunes en la naturaleza. En los ambientes con niveles severos de estrés por escasa humedad, fuertes viento o bajas temperaturas, como los de muchas regiones de la Patagonia, estas interacciones positivas son frecuentes y juegan un papel muy importante al determinar, en gran parte la sobrevivencia de individuos, la composición de especies y la estructura de una comunidad.

En conclusión, si bien es cierto que parasitismo y facilitación son interacciones muy diferentes, tienen en común el pasar

desapercibidas ante un observador desprevenido, y el haber sido tradicionalmente soslayadas por los ecólogos en cuanto a su importancia en la naturaleza. A través

de diversos estudios, muchos biólogos han contribuido a mejorar la comprensión del rol ecológico de estas interacciones en la región patagónica.

Recuadro 3. No tan buenas vecinas...

Jorgelina Franzese

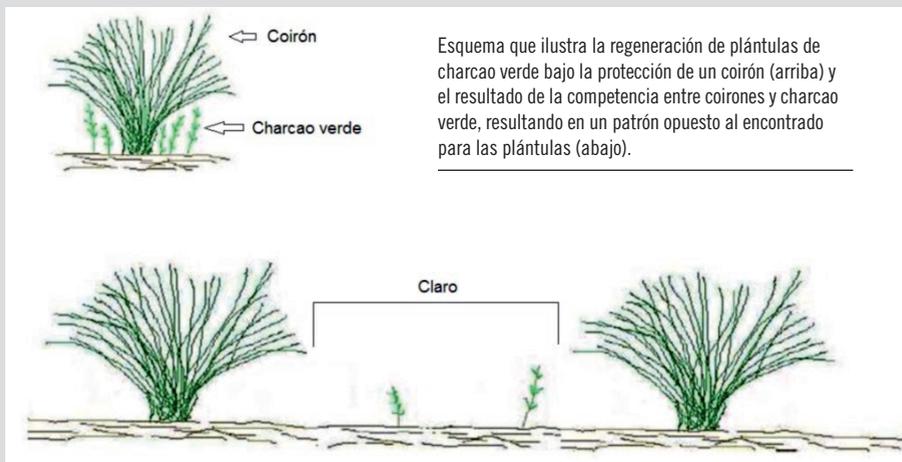
En los pastizales de la estepa, las relaciones entre plantas vecinas pueden determinar la abundancia y los patrones de distribución local de las distintas especies vegetales. En este ambiente, resulta interesante la relación entre los pastos dominantes (*coirones*), y un arbusto nativo llamado charcao verde, que se encuentra disperso en el pastizal. Un tiempo después de un incendio ocurrido en 1999, observamos una densidad particularmente alta de este arbusto, y nos preguntamos de qué manera la relación que se establece entre los charcaos y los coirones influye en la abundancia y distribución de los primeros.

Hicimos una serie de experimentos, y encontramos que los coirones colaboran en el establecimiento de las plantas de charcao al proveerles de un refugio para sus semillas. Estas semillas, que son dispersadas por el viento, muchas veces quedan atrapadas bajo el follaje de los coirones. Allí germinan en primavera produciendo plántulas que pueden sobrevivir a las estresantes condiciones de verano, ya que la sombra que provee el follaje del coirón reduce la incidencia de luz directa sobre las mismas, conserva la humedad y disminuye la temperatura del suelo.

Pero curiosamente también observamos que la abundancia de plantas juveniles (3 - 4 años) era mayor en claros (sin el resguardo de los pastos) que bajo el follaje de los coirones, mostrando un patrón opuesto al encontrado para las pequeñas plántulas.

Esto sugiere que la aparente relación de “buenos vecinos” entre el charcao y los coirones no tiene un final feliz para los charcaos. A medida que las plántulas van creciendo, los arbustos establecidos bajo el follaje de los coirones experimentan una fuerte competencia con estas plantas que previamente habían facilitado su establecimiento. Por otra parte, las plantas de charcao que logran establecerse en los claros (probablemente durante veranos atenuados), se desarrollan mejor, entre otras cosas, debido a la falta de competencia.

Esta combinación de procesos (facilitación y competencia) juega un rol importante en determinar la abundancia y distribución del charcao verde.



HERBÍVOROS: ACTORES CLAVE

Juan **Gowda**, Lucas **Garibladí**, Gabriela **Pirk**, Melisa **Blackhall**, Enrique **Chaneton**, Manuel **de Paz**, Soledad **Díaz**, Gladys **Galende**, Noemí **Mazía**, Juan **Paritsis**, Estela **Raffaele**, María Andrea **Relva** y Yamila **Sasal**

El consumo de plantas por animales, la herbivoría, es el principal canal de redistribución de la energía solar entre seres vivos. Esta interacción permite su circulación en nuestro entorno generando vida y movimiento, modelando la estructura y dinámica de nuestros paisajes y determinando, muchas veces, nuestra relación con las principales comunidades vegetales que los componen. A continuación exploramos algunas facetas de esta interacción, buscando comprender por qué el sencillo acto de comer una planta ha llevado a una enorme diversidad de adaptaciones, tanto en plantas como en animales.

Las plantas tienen la capacidad de fijar la energía solar haciéndola disponible a través de la fotosíntesis. La palabra *herbivoría* significa consumo de plantas pero podríamos definirla también como el proceso de transformación y redistribución de dicha materia al resto de los seres vivos, quienes la utilizarán como principal fuente de energía y nutrientes para crecer y reproducirse. Si bien muchos organismos consumen plantas, por lo general limitamos el estudio de la herbivoría a animales que obtienen todos sus recursos energéticos de ellas, para comprender mejor qué características de las plantas condicionan su consumo. Pero la

herbivoría es aún más compleja: hay situaciones en que ofrece beneficios tanto para la planta como para el herbívoro, como en los procesos de polinización y dispersión de semillas (Capítulo 5), y también puede afectar la estructura del paisaje y sus comunidades vegetales (Capítulo 2).

El fuego, el otro gran proceso de conversión de materia y energía, tiene dos características que lo diferencian de la herbivoría: la energía generada no es accesible a otros seres vivos sino que se pierde del sistema y, por lo general, implica también una pérdida de nitrógeno a la atmósfera. Este mineral es un nutriente clave para la vida de las plan-

tas y los animales, siendo el componente básico de la clorofila y elemento esencial en el proceso de diferenciación celular. También es clave para el buen funcionamiento del aparato digestivo de la mayoría de los herbívoros y la construcción de músculos de todos los animales. Sin embargo, sólo es accesible para las plantas cuando se encuentra en estructuras orgánicas. Por lo tanto, a diferencia del fuego, la herbivoría no sólo transforma la energía en formas utilizables para otros seres vivos, sino que también mantiene al nitrógeno en estructuras que permiten su uso por otros organismos.

HERBIVORÍA EN PATAGONIA

Los herbívoros en Patagonia tienen una historia rica y diversa, cuyos protagonistas más notables tal vez fueron los enormes dinosaurios. Ya en tiempos más cercanos, hasta hace unos 30.000 años, la región estaba poblada por megaherbívoros (gliptodontes, milodones y otros enormes herbívoros, ancestros de las mulitas y perezosos), cuya extinción coincide con la aparición de los

primeros seres humanos en la Patagonia.

Hasta la llegada de los colonos europeos, que introdujeron el ganado ovino y vacuno, hace sólo 150 años, la Patagonia árida y semiárida era una región poblada por millones de guanacos, ñandúes enanos (*choiques*) y una diversa fauna de roedores entre los que se destacan por su tamaño la mara, que llega a pesar hasta 15 kilos, y el chinchillón, confundido a veces con una enorme "ardilla". Pero los guanacos (Figura 1) vivieron una historia tan triste como la del bisonte americano: considerados por los colonos como plaga que competía con el ganado ovino, fueron desplazados de sus mejores sitios y sus crías cazadas debido al alto valor de su piel. En menos de 100 años, su población se redujo de varios millones a apenas 500.000 individuos en la región.

En la transición entre la estepa y el bosque (*ecotono*) habitaban numerosos huemules que eran cazados por su carne y su piel por las comunidades indígenas que habitaban la región, ya que constituía, junto al guanaco y al choique, su principal fuente de alimento. De los herbívoros patagónicos, probablemente haya sido el huemul quien



Figura 1. Guanaco en la estepa. Foto: J. H. Gowda.

recibió de forma más rápida el impacto del colono y su ganado, lo que lo llevó a desaparecer de su hábitat preferido y refugiarse en matorrales y pastizales de alta montaña.

Posiblemente el primer herbívoro que llegó a la región asociado a la colonización europea, anticipándose incluso a quienes lo introdujeron al país, fue el caballo. Grandes tropillas de caballos salvajes, escapados de las primeras incursiones españolas, prosperaron a lo largo de la zona de transición entre el bosque y la estepa, complementando al guanaco como fuente de alimento y cuero, pero también brindando transporte, tanto a las poblaciones indígenas como a los colonos, transformándose en un elemento fundamental de nuestra cultura actual. Por su parte, el ganado ovino y caprino traído por los europeos se adaptó rápidamente a la estepa patagónica, siendo hoy el principal grupo de herbívoros en las zonas áridas y semiáridas, así como la principal fuente de alimento e ingreso para sus habitantes.

En el bosque, donde los grandes herbívoros introducidos no podían encontrar suficiente comida para sustentarse, sólo el pudú, el cérvido más pequeño del mundo, encontró su refugio en comunidades silenciosas y tímidas de las que poco sabemos aún hoy. Este habitante de los bosques, vive en grupos, generalmente en pares con alguna cría, en el norte de la Patagonia andina. De hábitos estacionarios, cuida y marca su territorio para avisar de su presencia a otras parejas. A pesar de lo difícil que es observarlo y de lo limitado de su distribución, no se lo considera amenazado.

Si bien el bosque patagónico es poco diverso en grandes herbívoros, sustenta una enorme masa de herbívoros menos visibles pero no menos eficientes a la hora de consumir hojas, tallos, madera y raíces: los insectos herbívoros. Seres muchas veces invisibles y silenciosos, sus larvas promueven la vida de nuestros bosques, dando alimento a especies clave como el pájaro carpintero, lechuzas y muchas otras aves.

Los colonos no sólo tuvieron un gran impacto sobre los herbívoros de zonas áridas. Con su llegada, el bosque andino fue rápidamente transformado en pasturas a fuerza de fuego. Los enormes incendios de fines del siglo XIX y principios del siglo XX permitieron el ingreso del ganado vacuno, ovino y equino a los bosques de la Patagonia. El ganado pasó a ser así el principal grupo de herbívoros mamíferos de toda la región.

Otros herbívoros, introducidos más tarde por su valor para la cacería, como la liebre europea, el jabalí y el ciervo colorado, han encontrado en diferentes comunidades vegetales de la Patagonia condiciones ideales para reproducirse, modificando también las reglas de juego de la herbivoría en la región. Estos herbívoros han crecido tanto en importancia que son hoy especies clave en la dieta de predadores (zorros, puma, carachos, etc.) y carroñeros (cóndores, chimangos y muchos otros) nativos. Dado que los herbívoros tienen la capacidad de modificar la composición y dinámica de regeneración de nuestras comunidades vegetales, así como la composición y abundancia de los depredadores y carroñeros, y son además un componente importante de nuestra dieta, es importante entender qué factores determinan su interacción con las plantas.

LA ACCIÓN DE LOS HERBÍVOROS

Para los animales, decidir qué y dónde comer no es un acto al azar, sino que resulta de una variedad de factores que le permiten obtener la energía y los nutrientes necesarios para vivir y reproducirse. Para los carnívoros el mayor problema es atrapar sus presas, que son de *valor nutricional* alto y relativamente constante pero que por lo general se encuentran dispersas, son móviles y pueden defenderse. Por el contrario, a pesar de estar en un mundo lleno de vegetación, para los herbívoros decidir qué comer, depende de una compleja red de factores

asociados con la abundancia relativa de alimento en el hábitat, el valor nutricional de cada bocado y el tiempo de exposición al riesgo de ser capturados por sus depredadores.

Pero, ¿qué es el valor nutricional del tejido de una planta? De manera simplificada se puede decir que es la energía y la cantidad de nutrientes disponibles por unidad de biomasa. La disponibilidad, abundancia y valor nutricional de las plantas cambian a lo largo del año, variando con gradientes de precipitación y calidad de suelo, lo que hace que cada bocado sea diferente. Además, las distintas partes de una planta (hojas, flores, tallos, raíces, troncos) varían ampliamente en su composición, haciendo muy difícil decidir qué es un buen bocado.

HERBÍVOROS: LOS RECICLADORES DE ENERGÍA

En términos generales, todos los organismos necesitamos energía para vivir. La principal fuente de energía viviente está atrapada por las plantas en compuestos basados en carbono que pueden “quemarse” (metabolizarse) tales como azúcares, almidones, hemicelulosa, celulosa y lignina. De éstos, sólo los azúcares, que son muy poco comunes en las plantas, pueden ser digeridos por todos los animales.

Los almidones son estructuras utilizadas por las plantas para guardar la energía que necesitarán para iniciar un nuevo período de crecimiento. Para los humanos también son la principal fuente de energía, pero sólo podemos digerirlos parcialmente cuando están crudos. Cocinar es una adaptación que nos ha permitido extraer mucha más energía del arroz, trigo, papas, maíz, avena, batatas, o de la mandioca, alimentos básicos para nuestra subsistencia. Al hervir una papa, por ejemplo, transformamos el almidón en carbohidratos y azúcares que son fácilmente asimilables por nuestro organismo.

Quien dude del valor energético de la celulosa y la lignina, que no use papel para hacer el fuego ni leña. Sin embargo, no se nos ocurriría comer papel o, menos aún, madera. La celulosa no presenta, en cambio, un problema mayor para los hongos y bacterias. Una prueba sencilla es enterrar un papel o dejarlo en un lugar húmedo, en pocos días será completamente consumido por hongos y bacterias; del mismo modo la madera no protegida se pudre rápidamente al estar en contacto con la humedad del suelo, atacada por hongos.

Los herbívoros utilizan diversos mecanismos para acceder a la energía de la celulosa, por ejemplo las bacterias son ampliamente utilizadas por los rumiantes, tanto por los nativos de nuestra región (guanaco, huemul y pudú), como por sus competidores introducidos (vacas, ciervos, ovejas y cabras). Estos herbívoros han desarrollado su propio sistema de compostaje del que recuperan energía al matar a las bacterias que pasan de su estómago (*rumen*) a su intestino. Otros herbívoros, en cambio, han expandido partes de su intestino para retener por más tiempo la comida y permitir ahí su degradación bacteriana. El apéndice es el lugar perfecto para descomponer materia orgánica y convertirla en energía microbiana, no sólo en animales como el caballo y el elefante, sino también en la mara, los cuises, las liebres, las vizcachas y los chinchillones. Los animales grandes tienen intestino suficiente como para absorber esta energía pero algunos herbívoros pequeños, como liebres, conejos y chinchillas, reingieren sus excrementos para tener una segunda oportunidad de extraer energía y nutrientes (*coprofa*). En el caso de los insectos, muchos utilizan hongos para descomponer celulosa y hemicelulosa. Algunos, como la avispa de pino, inoculan los hongos en la madera en tanto otros son cultivados por hormigas en túneles subterráneos y alimentados por ellas con hojas.

Es decir que los herbívoros han desarrollado **adaptaciones** que les permiten recuperar

gran parte de la energía fijada por las plantas, llegando en algunos casos a extraer hasta un 80% de la biomasa de los tejidos que consumen aunque, por lo general, no logran descomponer más que un 40%. La celulosa, hemicelulosa y lignina constituyen más del 50% del *peso seco* (peso calculado luego de secar el material) de las hojas maduras de los árboles y arbustos, un porcentaje algo mayor en los pastos y la casi totalidad de la madera.

DISTINTOS TIPOS DE HERBÍVOROS

Exploraremos dos grandes grupos de herbívoros en los que hay diferencias, coincidencias, antagonismos y sinergias: los mamíferos y los insectos. Los primeros deben elegir dónde comer y qué comer entre lo que hay disponible y, por lo general, una planta equivale sólo a un número limitado de bocados, en vez, para los insectos, una planta, e incluso una hoja, puede ser su hogar y toda su fuente de alimento durante gran parte de su vida. En el caso de los invertebrados muchas veces el sitio de oviposición de las hembras adultas en el follaje determina o condiciona el hábitat de los estadios juveniles de desarrollo (*larvas*). Los herbívoros mamíferos, en cambio, tienen por lo general una mayor capacidad para desplazarse y seleccionar tanto el hábitat y el microhábitat, como el alimento.

Si bien los insectos herbívoros son muy abundantes, de tamaño pequeño, el daño que producen individualmente afecta sólo una parte pequeña de la planta, por ejemplo una hoja o parte de un tallo. En cambio, los mamíferos herbívoros, que son de mayor tamaño, son menos abundantes pero el daño que producen individualmente puede afectar gran parte de la planta, como ramas enteras, o incluso a la planta completa.

Otra diferencia importante entre ambos grupos es su especialización alimentaria. Los mamíferos, en general, consumen dife-

rentes tejidos de muchas plantas (*polífagos*), en cambio los insectos son más especializados (*monófagos* u *oligófagos*), concentrando su consumo a una parte de una planta. Por ejemplo algunos comen raíces o tallos, otros succionan la savia y otros mastican hojas. En algunos casos, los insectos herbívoros en conjunto, pueden generar mayores efectos sobre el crecimiento y reproducción de las plantas que los mamíferos, debido a su gran abundancia, capacidad reproductiva y especificidad de dieta.

Muchas veces los insectos son consumidos en forma casual junto con las hojas o pueden ser afectados indirectamente por los mamíferos cuando éstos modifican el tamaño o la abundancia de las plantas que les sirven para alimentarse, refugiarse y poner sus huevos, así como cuando el ataque de los mamíferos a las plantas produce cambios en la morfología (relación entre hojas, tallos y espinas, tamaño de hojas) o en su valor nutricional.

Por lo tanto, los mamíferos pueden beneficiar a los insectos cuando el *ramoneo* (acción de comer ramitas y hojas de arbustos y árboles) produce el rebrote de hojas y ramas, ricas en nitrógeno y con pocas defensas anti-herbívoro, lo que aumentaría la herbivoría por insectos. Pero también pueden perjudicar a los insectos cuando el ataque de los mamíferos produce un aumento en los niveles de defensas anti-herbívoro que impiden a los insectos alimentarse de esas plantas. Estos efectos dependen de las características de las plantas (como *palatabilidad*, es decir cuán preferidas son por los mamíferos, o tolerancia a la sombra o al ramoneo) y de las características de los insectos (por ejemplo sus requerimientos nutricionales y el período en el que utilizan los recursos).

Por ejemplo, en los bosques andino-patagónicos el maqui (*Aristotelia chilensis*), es un arbusto muy **palatable** para los mamíferos como vacas o ciervos y se encuentra casi ausente en bosques muy ramoneados. Cuando el maqui es atacado por los mamíferos queda reducido a una planta de baja altura y

con pocas hojas, lo que brinda pocas oportunidades para que los insectos se alimenten. Es decir, los mamíferos perjudican a la planta por comerla pero también la benefician al disminuir el ataque de insectos. En cambio, en plantas jóvenes de coihue (*Nothofagus dombeyi*), que presentan palatabilidad intermedia para los mamíferos, el ramoneo aumenta la herbivoría por insectos. Por lo tanto, el coihue es perjudicado doblemente por el ganado, ya sea por la disminución en su altura y pérdida de ramas como por el aumento en el ataque de insectos.

MAMÍFEROS HERBÍVOROS

Los mamíferos herbívoros pueden percibir algunos componentes asociados a la calidad nutricional de la vegetación mediante la vista, el gusto y el olfato sin embargo, no pueden reconocer la mayoría de los nutrientes por estos sentidos. La vista los ayuda a reconocer **defensas físicas** como las espinas, el olfato es importante para determinar si existen compuestos tóxicos volátiles como los flavonoides y terpenos, en tanto que el gusto les permite evaluar el *valor energético* (azúcar = dulce = energía) de su alimento, así como detectar taninos y otros compuestos que reducen el valor nutricional de su dieta. Los sentidos, por lo tanto, sirven para evaluar si la dieta puede ser peligrosa (olfato y vista) o nutritiva (gusto).

Dado que un herbívoro mamífero incluye muchas plantas en su consumo, la elección de alimentos dependerá en gran medida del medio que elija para vivir y alimentarse (*hábitat*). La selección del hábitat dependerá no sólo de la disponibilidad de alimento sino, muchas veces, de la protección contra depredadores y condiciones climáticas desfavorables.

El chinchillón, el guanaco y el huemul, ofrecen tres buenos ejemplos de la diversidad de hábitats que puede aprovechar un herbívoro. Así como el guanaco puede vivir largos períodos en ambientes sin disponibilidad de



Figura 2. Chinchillón grande. Foto: G. Ignazi.

agua, y el huemul ha abandonado los pastizales del ecotono para refugiarse en la montaña del avance del hombre y sus animales, el chinchillón (Recuadro 1, Figura 2), pariente patagónico de la vizcacha, encuentra su mayor seguridad en roquedales donde es fácil ocultarse de sus depredadores y encuentra protección para sus crías en períodos climáticos adversos. Debido a su selección de hábitat, su dieta está fuertemente determinada por la abundancia y valor nutricional de las plantas que crecen cerca de los roquedales.

Por su parte el guanaco, especie suficientemente grande como para escapar de todos los depredadores excepto del puma, prefiere zonas abiertas. Su gran eficiencia en el uso del agua le permite acceder a comunidades vegetales lejanas a aguadas, por lo que habita grandes áreas de la Patagonia a las que no accede el ganado doméstico. El huemul, en cambio, perseguido por el hombre y sus perros, desapareció ya de las comunidades del ecotono, y ha adecuado su dieta a las plantas características de las comunidades altoandinas y de los matorrales, donde la presencia del hombre y sus acompañantes es esporádica.

Es posible reconocer dos grandes grupos de

Recuadro 1. El chinchillón: un especialista en rocas

Gladys Galende

Muchos herbívoros son capaces de moverse entre diferentes comunidades vegetales en busca de la mejor comida. Otros, como el chinchillón (Figura 2), se encuentran sólo en ambientes particulares como roquedales, cuya irregularidad de relieve con grietas, repisas y paredes verticales, crea condiciones ambientales favorables para ocultarse de depredadores y resguardarse de condiciones climáticas desfavorables. Los animales que sólo viven en las rocas, o en sus grietas, son denominados *saxícolas* o *petrofilicos* y tienen características morfológicas, ecológicas y de comportamiento que favorecen la vida en estos ambientes. La complejidad climática, de suelo y estructural de los roqueríos permite el desarrollo de una gran diversidad de plantas que son utilizadas como alimento o refugio, constituyéndolos en verdaderos “oasis” de gran diversidad de flora y fauna.

El chinchillón es un roedor nativo, de tamaño mediano que vive en grupos familiares y tiene una cría al año. Posee muchos rasgos asociados a la vida entre rocas tales como las almohadillas plantares desarrolladas y uñas cortas, que favorecen la tracción y el desplazamiento en el sustrato rocoso, el uso de apostaderos de vigilancia para la detección de los depredadores y la emisión de sonidos de alarma que promueven la rápida huida por las rocas ante un potencial peligro.

En roquedales de la estepa del noroeste patagónico su dieta está influenciada no sólo por la calidad y la abundancia de las plantas, sino también por la protección que le ofrece el refugio rocoso. Este herbívoro se alimenta principalmente de pastos como el coirón dulce (*Poa lanuginosa*) y el amargo (*Pappostipa speciosa*). En invierno, cuando disminuye la calidad y la abundancia del alimento, el chinchillón no se aleja de los roquedales para buscar alimento sino que, se hace más selectivo y, aunque come plantas de baja calidad nutricional, evita aquellas que contienen componentes tóxicos. Este comportamiento especializado puede conducir a cambios en la composición y en la abundancia de las plantas preferidas.

La mayor superposición en la dieta entre los chinchillones y herbívoros **exóticos** como la liebre europea y la oveja, coincide con el período de mayor escasez de alimento. El **pastoreo** de estos herbívoros, combinado con eventos climáticos como nevadas y sequías, podría reducir la disponibilidad del coirón amargo, principal componente de la dieta del chinchillón, poniendo en riesgo sus pequeñas poblaciones en la estepa patagónica.

herbívoros mamíferos: los *pastoreadores* (como vacas y caballos), que se caracterizan por su gran capacidad de consumir plantas con bajo contenido de nutrientes y alto contenido de fibra, y los *ramoneadores* (como el pudú y el huemul), que son mucho más selectivos y se especializan en encontrar bocados con alto contenido de nutrientes en arbustos, árboles y herbáceas. Los *ramoneadores* son por lo general mucho más difíciles de ver, ya que pueden habitar vegetación densa y se mantienen por lo general en grupos chicos. El pudú, el ramoneador más emblemático de nuestra región, habita los bosques del norte patagónico, formando pequeños grupos familiares.

Gran parte de los rumiantes introducidos (oveja, liebre) y nativos (huemul, guanaco y mara) eligen una dieta intermedia entre estos extremos, aprovechando el alto valor nutricional de los pastos de primavera y refugiándose en el consumo de arbustos y brotes en otoño e invierno, cuando el contenido nutricional y la disponibilidad de los pastos y hierbas son bajos. Durante períodos de escasez, como ser inviernos con nieve, los herbívoros sobrevivirán con una dieta rica en arbustos en tanto que, durante la primavera, cuando los pastos jóvenes tienen poca celulosa y mucha energía disponible, aumentarán su consumo.

**OTROS VERTEBRADOS
HERBÍVOROS**

Durante la etapa juvenil de todos los animales, una dieta rica en nutrientes es imprescindible para el buen desarrollo, siendo determinantes para su crecimiento y supervivencia. Los mamíferos buscarán los mejores lugares y serán más selectivos en sus dietas durante este período, alimentando a sus crías con una dieta animal (leche materna) que irán disminuyendo a medida que sus sistemas digestivos se adaptan a la compleja tarea de digerir vegetales. En general, concentrar la etapa reproductiva a la primavera es clave para aprovechar un período en el que las plantas están también expandiendo sus tejidos, por lo que movilizan a sus brotes y hojas nuevas grandes cantidades de nutrientes.



Figura 3: Cachaña adulta. Foto: S. Díaz.

Recuadro 2. La estrategia de los loros andino-patagónicos

Soledad Díaz

Estudiamos la dieta de una población de loros patagónicos, *cachañas* (Figura 3), que habita los bosques puros de lenga (*Nothofagus pumilio*) del Valle de Challhuaco, cerca de Bariloche. Observamos que en la primavera, su alimento principal son las flores de lenga y que consumen hojas, un alimento de bajo contenido nutricional, hasta que maduran las semillas a fines del verano. Durante el otoño, los loros se mueven hacia las zonas bajas en busca de alimento.

Pero esta rotación de alimento es más compleja de lo que aparenta: las lengas que se encuentran en las partes bajas de las laderas son las primeras que florecen y semillan. Esta maduración de flores y semillas va “subiendo” las montañas con el paso de los días y las cachañas acompañan este ascenso, maximizando el consumo de estos alimentos.

El consumo de flores y semillas de lenga es clave para la reproducción de las cachañas, ya que su polen madura en la época en que inician la puesta de sus huevos, y las semillas en la última etapa de desarrollo de los pichones, durante las primeras semanas que éstos pasan fuera del nido. El polen es difícil de digerir debido a su cubierta de doble capa que protege al contenido proteico. La capacidad de las cachañas para digerir polen (la más alta conocida hasta el momento, casi el 65% del contenido), les permite aprovechar un alimento altamente nutricional.

En primavera hemos observado el uso de otros alimentos poco usuales, como yemas y larvas. Estas últimas las obtienen del interior de agallas de hojas y semillas de lengas parasitadas por avispas. El consumo de larvas es algo poco común para loros y cotorras, y podría ser una fuente extra de proteínas en la época pre-reproductiva.

A diferencia de la mayoría de las cachañas, que habitan en bosques puros de lenga, estudios sobre esta especie en un bosque mixto de lenga y pehuén (*Araucaria araucana*) muestran que consumen polen y semillas de pehuén cuando los de lenga no está disponible, por lo que podrían estar en mejor condición de soportar el largo invierno patagónico o tener un mayor éxito reproductivo.

A diferencia de los mamíferos herbívoros, que son amamantados durante sus primeras etapas de crecimiento, otros vertebrados herbívoros no tienen la posibilidad de compensar una dieta pobre en proteínas consumiendo leche materna, por lo que deben buscar proteína (o nitrógeno) en otros alimentos. Muchas aves herbívoras, como el choique, mantienen una dieta con alto contenido de insectos durante su etapa juvenil, por lo que seleccionarán sitios de nidificación en los que éstos sean abundantes. La cachaña, un loro patagónico, ha encontrado una solución diferente que le permite explotar un recurso vedado para la mayoría (Recuadro 2 y Figura 3).

INSECTOS HERBÍVOROS

Si bien los bosques patagónicos se caracterizan por una baja diversidad de grandes herbívoros en comparación con otros bosques templados, una gran cantidad de insectos se alimentan de sus árboles, arbustos y hierbas, agregándoles vida, movimiento y determinando, en algunos casos, su dinámica. Los insectos que consumen plantas (Figura 4) pueden ser agrupados según su modo de alimentarse en *succionadores*, como los pulgones, que tienen un aparato bucal especializado para penetrar los tejidos de las plantas y extraer su savia o *masticadores*, que han desarrollado mandíbulas grandes y fuertes que les permiten cortar y triturar tejidos vegetales. Este grupo a su vez, puede dividirse según el tipo de alimento que consume en *folívoros* (hojas), *rizófagos* (raíces), *xilófagos* (madera), y *frugívoros* (frutos). Un grupo muy particular es el de los *galígenos*, que inducen a las plantas a producir "casas" en las que viven y se alimentan.

Algunos *succionadores*, como chinches y pulgones, se alimentan de los tejidos vasculares de las plantas, unos del *floema* que transporta carbohidratos y azúcares producidos por las hojas hacia otros órganos del árbol, y otros del *xilema*, que transporta los

nutrientes de las raíces hacia las hojas. Una diferencia fundamental entre los pulgones y otros herbívoros es que su dieta es muy alta en azúcares pero baja en nutrientes en relación con sus requerimientos. Por esta razón poseen en el sistema digestivo una *cámara de filtro* que les permite retener nutrientes y eliminar líquidos y exceso de azúcares. Este excremento, que se conoce en forma popular como "lluvia o llanto del árbol", común en cipreses y sauces durante el otoño, atrae a otros insectos tales como abejas, hormigas y avispa, que encuentran allí una fuente alternativa de energía "gratis". Por eso, durante las últimas semanas del verano quienes busquen la sombra de los sauces en las costas de nuestros ríos escucharán el zumbido de miles de abejas y chaquetas amarillas que están aprovechando este último gran banquete de energía en una época en la que ya casi no quedan flores. A su vez, los insectos succionadores pueden reducir de manera importante el crecimiento arbóreo, así como transmitir al árbol algunas enfermedades a través de sus estiletes.

Entre los masticadores, algunos folívoros se alimentan protegidos por las hojas, convirtiéndolas en casa y alimento (Figura 4), entre ellos los minadores que viven y se alimentan de la parte tierna central de la hoja dejando las caras superior e inferior intactas y los pegadores que juntan varias hojas para armar un receptáculo dentro del cual viven y se alimentan. Los xilófagos son en general escarabajos, polillas, avispa y termitas que en su estadio larval se alimentan y viven en la madera (Figura 4). Estos insectos contribuyen al reciclado de la madera transformándola nuevamente en materia orgánica y nutrientes disponibles para las plantas en general, construyen su hogar a medida que se alimentan, dejando extensas galerías cuyos diseños son característicos de cada especie. Para aprovechar los escasos nutrientes que posee la madera, los xilófagos han desarrollado un tracto digestivo largo, por lo que generalmente el tamaño de las larvas es mayor al del adulto. Además, muchos

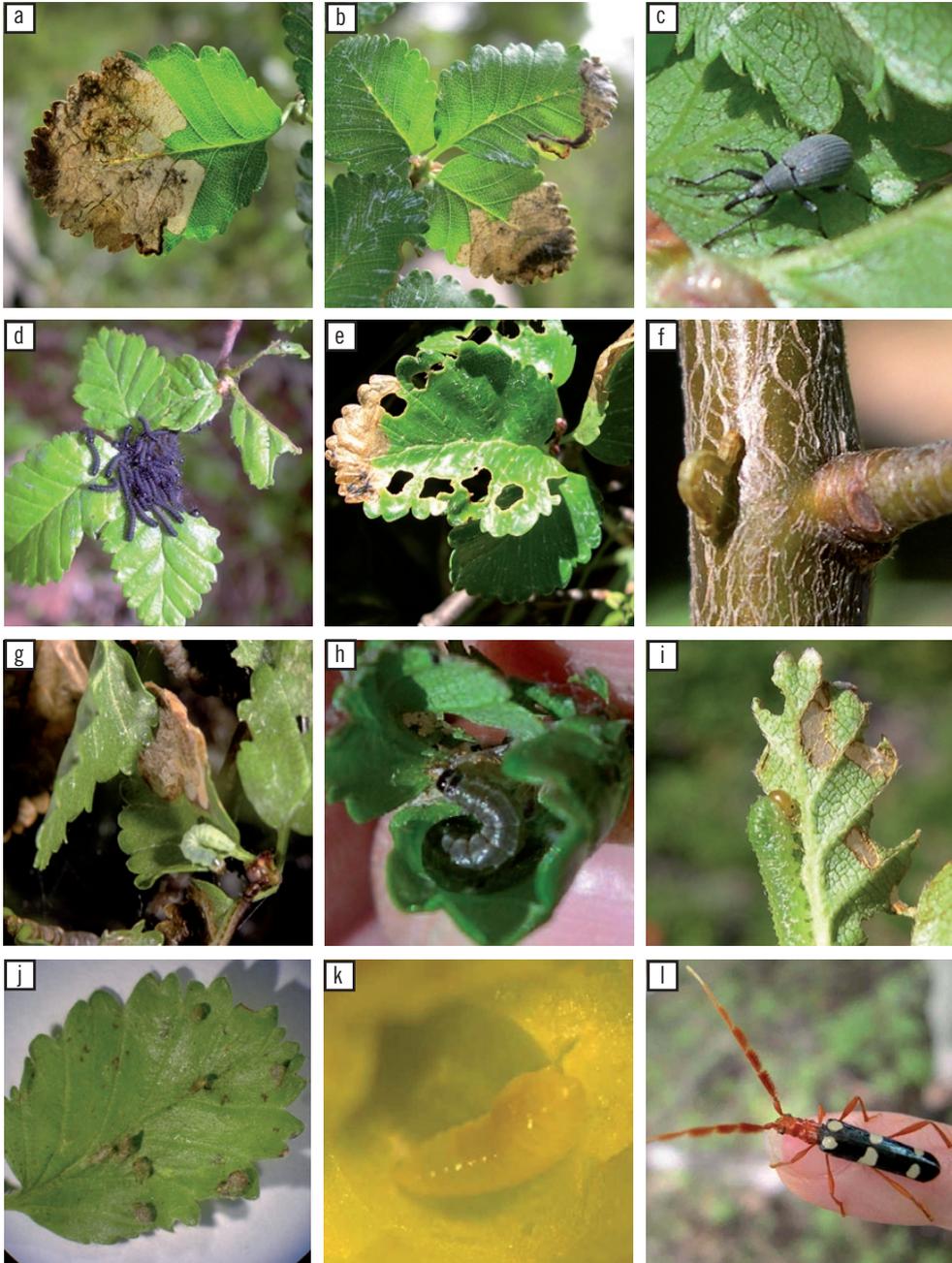


Figura 4: Insectos herbívoros que consumen lenga: folívoros minadores (a y b), masticadores o defoliadores (c, d, e y f), pegadores (g y h), esqueletizadores (i), galígenos (j y k) y xilófagos (l). Fotos: L. Garibaldi y J. Paritsis.

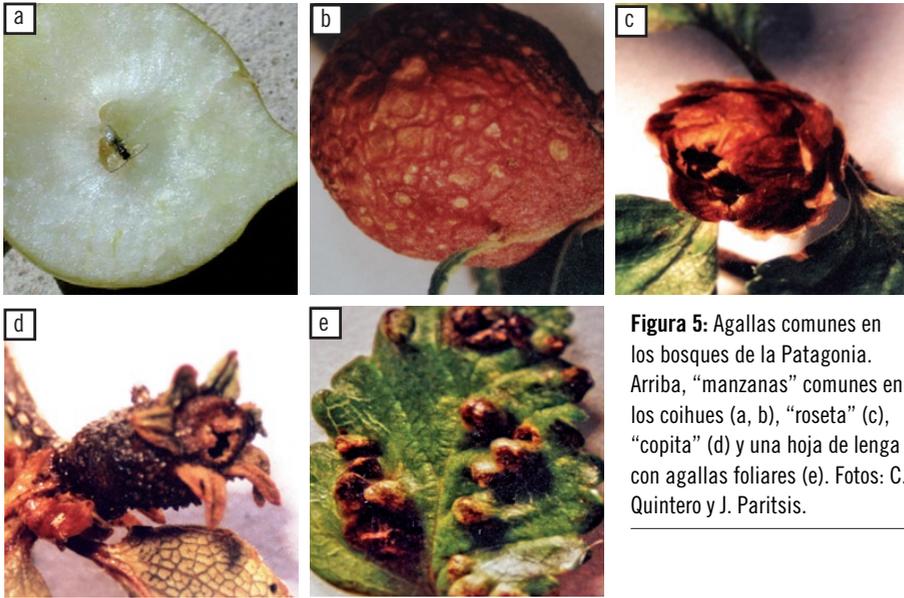


Figura 5: Agallas comunes en los bosques de la Patagonia. Arriba, “manzanas” comunes en los coihues (a, b), “roseta” (c), “copita” (d) y una hoja de lenga con agallas foliares (e). Fotos: C. Quintero y J. Paritsis.

de estos insectos tienen una flora intestinal especializada en descomponer la madera. En los bosques de *Nothofagus* existe gran número de especies xilófagas por lo que es fácil observar orificios de emergencia de los adultos en troncos y ramas de lengas y ñires (*Nothofagus antarctica*) pero es difícil observar a los insectos en sí. Estos insectos constituyen la dieta del pájaro carpintero austral.

Un xilófago que podremos encontrar si prestamos atención en nuestros jardines es el tebo (*Chilecomadia valdiviana*), una polilla que taladra la madera de árboles vivos. Está asociada a la lenga y al coihue pero también a varias otras especies, entre las que se encuentran árboles frutales y ornamentales. La duración de su ciclo de vida probablemente es de dos a tres años, pero es escasa la información que tenemos sobre su comportamiento. Esta especie no mata al árbol en forma directa, pero las galerías construidas por las larvas debilitan el tronco haciéndolo más susceptible a quiebres por viento. Además, las galerías facilitan el ingreso de hongos patógenos que producen pudrición de la madera. Los árboles

atacados presentan orificios de hasta un centímetro de diámetro y tienen abundante cantidad de aserrín en la base del tronco. Es frecuente observar *puparios* (pupas vacías) asomando en los orificios de salida durante la primavera y el verano.

Por su parte los galígenos, que en general se especializan en una o pocas especies de plantas, son insectos que inducen a la planta a destinar recursos y energía para formar estructuras en las que la larva vivirá y se alimentará, llamadas *agallas*. Estas estructuras no presentan ningún beneficio para la planta y pueden formarse a partir de hojas, ramas, tallos, yemas o tejidos reproductivos y es común que el observador casual las confunda con frutos en el coihue o con flores en el calafate (*Berberis buxifolia*) (Figura 5).

LA RESPUESTA DE LAS PLANTAS

Los herbívoros pueden causar grandes daños en las plantas que consumen, afectando su crecimiento, reproducción y, en casos ex-

tremos, su supervivencia. Como respuesta al continuo consumo de sus tejidos, la vegetación ha desarrollado múltiples adaptaciones que exploraremos a continuación. Estas pueden ser de *resistencia*, aquellas que permiten prevenir o reducir la herbivoría o de *tolerancia*, las que confieren capacidad para sobreponerse luego de haber sufrido daños.

Algunas plantas disminuyen el ataque de los herbívoros armándose de *espinas* y *pelos*, estrategia de resistencia conocida por quien se haya pinchado mientras cosechaba frutos del calafate. Las comunidades patagónicas cuentan con algunos ejemplos extremos de resistencia física como el espino negro (*Colletia hystrix*) y la mata negra (*Discaria articulata*) que no producen hojas sino que éstas se han convertido en corazas de tallos verdes y espinosos.

Otras plantas son poco elegidas por los herbívoros por tener muchas fibras (lignina, hemicelulosa y celulosa) en sus hojas, lo que aumenta su dureza y disminuye su digestibilidad. Así, podemos encontrar plantas con hojas muy duras y poco digeribles como el radal (*Lomatia hirsuta*) o plantas como la parrilla (*Ribes magellanicum*) con hojas muy blandas que generalmente son muy consumidas por grandes herbívoros. Las plantas además producen una gran diversidad de sustancias químicas no asociadas directa-

mente con el crecimiento, desarrollo o la reproducción, denominadas **defensas químicas** o compuestos secundarios. Estas sustancias (alcaloides, terpenos y fenoles, entre otras) pueden interferir con la digestión o bien intoxicar o envenenar a los herbívoros. La lechuga salvaje, una planta introducida y común en todo el territorio argentino, posee una gran concentración de *látex*, sustancia lechosa de sabor amargo. En la estepa patagónica, esta herbácea anual es evitada por los insectos y presenta niveles de herbivoría casi nulos, incluso suelen observarse insectos muertos sobre la superficie de sus hojas.

Otros ejemplos conocidos son los dos arbustos nativos, el neneo (*Mulinum spinosum*) que contiene terpenos en sus flores, lo que le da un sabor característico a la carne de corderos de la estepa durante el comienzo del verano, y el pillo-pillo (*Ovidia andina*) que contiene alcaloides, tóxicos para el ganado. Cabe destacar que la eficacia de las distintas estrategias de resistencia dependerá del herbívoro en cuestión: por ejemplo, sabemos que el michay (*Berberis darwinii*), una especie con espinas y hojas duras y espinosas, es evitada por herbívoros de gran tamaño como las vacas, mientras que sus hojas resultan altamente atractivas para los *succionadores* y para algunos insectos productores de agallas.

Recuadro 3. Vacas, ciervos y cipreses

María Andrea Relva

Para saber si el ciprés de la cordillera (*Austrocedrus chilensis*) puede compensar el tejido perdido por la herbivoría simulamos “ser” un herbívoro, cortando ramas con distintas intensidades (alta, media y leve) en varios individuos en dos situaciones distintas: en su ambiente natural (en un bosque de ciprés, con riego natural) y en un ambiente artificial con riego periódico (en un vivero).

Encontramos que la respuesta a la herbivoría fue independiente de la calidad del sitio en que estaban creciendo los individuos y que aquellos individuos a los que les cortamos pocas ramas crecieron como aquellos a los que no les cortamos ninguna. Por el contrario, cuando el corte de ramas fue intenso los individuos crecieron 44% menos que los demás. Concluimos que el ciprés tiene capacidad de tolerar niveles moderados de herbivoría por lo que densidades altas de ganado y ciervos pueden frenar la regeneración de nuestros bosques de ciprés.

Así como todas las plantas producen compuestos químicos que repelen o reducen su consumo por diferentes herbívoros, todas las plantas son capaces de soportar, una vez establecidas, algún nivel de daño. La capacidad de recuperarse luego de sufrir daños se denomina *tolerancia* y lo medimos en términos relativos (crecimiento de la planta dañada en relación a plantas no dañadas). Si bien la capacidad de **compensación** depende de la edad de la planta, de la intensidad del ataque, de la disponibilidad de luz, agua y nutrientes entre muchas otras variables, hay especies como el maitén (*Maytenus boaria*) y el maqui, que subsisten a pesar de ser muy ramoneadas, rebrotando luego de cada ataque, en tanto que la supervivencia y crecimiento de otras especies menos tolerantes, como el ciprés de la cordillera dependerá en gran medida de la frecuencia e intensidad de herbivoría (Recuadro 3).

Las plantas que crecen en ambientes ricos en nutrientes suelen presentar una mayor compensación al ramoneo. Existen varios mecanismos compensatorios: crecer más rápido, aumentar su tasa fotosintética, modificar la asignación de los recursos (agua, minerales, y carbono) favoreciendo otras estructuras y funciones, producir más ramas y/o rebrotar. Varias especies como el ñire, el maqui, la parrilla, la caña colihue (*Chusquea culeou*), el maitén y el notro (*Embothrium coc-*

cineum) son capaces de producir numerosos nuevos brotes desde sus yemas luego de un ramoneo intenso, y por lo tanto, suelen adquirir una forma muy diferente a la que poseen en sitios sin ramoneo. A su vez, estas especies pueden generar nuevos brotes desde el tocón o cerca del mismo, extendiéndose desde las raíces. Algunos herbívoros, como las hormigas tienen la capacidad de concentrar nutrientes ejerciendo un efecto beneficioso sobre las plantas. Se produce así una paradoja: un herbívoro puede aumentar indirectamente la tolerancia a la herbivoría (Recuadro 4).

Las especies que componen una determinada comunidad vegetal son buenas indicadoras del papel que están jugando los herbívoros. Así por ejemplo, las que puedan resistir o tolerar la herbivoría se verán favorecidas en sitios donde la presión es alta dado que allí las plantas no defendidas tendrán un desempeño más pobre por los altos niveles de daño y, por lo tanto, se convertirán en competidoras débiles, perdiendo la carrera por recursos como luz y nutrientes.

En la mayoría de nuestros bosques podemos encontrar parrillas y calafates, ambos de frutos muy sabrosos y fáciles de reconocer. Su presencia, crecimiento y capacidad reproductiva, sin embargo, dependerá en gran medida de la carga ganadera del bosque: la parrilla es una especie muy palata-



Figura 6: Calafate en un área con altas densidades de ganado. Fotos: M. de Paz.

Recuadro 4. Basureros fértiles

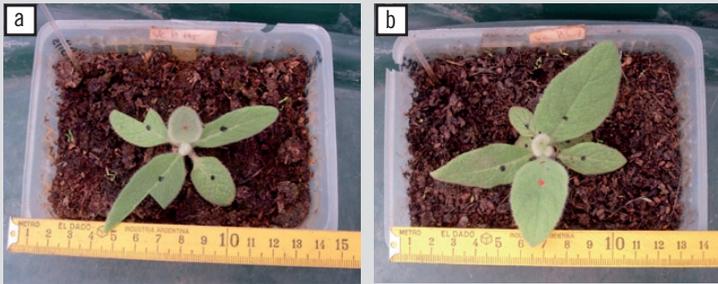
Gabriela I. Pirk

La hormiga cortadora de hojas (*Acromyrmex lobicornis*) acumula el material de desecho de sus colonias en importantes montículos (basureros) cerca de sus hormigueros. En la estepa patagónica estos basureros son más ricos en materia orgánica, nitrógeno y potasio y retienen más humedad que el suelo y funcionan como un fertilizante natural para varias especies de plantas.

Para averiguar si las plantas que crecen en los basureros tienen una mayor capacidad para sobreponerse a la herbivoría (tolerancia) que aquellas que crecen en el suelo, plantamos individuos de cinco especies de herbáceas en bandejas, la mitad con suelo de la estepa patagónica, y la otra mitad, con suelo de basurero de hormigas.

Elegimos tres especies exóticas y dos nativas abundantes en las áreas donde habitan las hormigas cortadoras. Las exóticas fueron el tabaco de indio (*Verbascum thapsus*) y dos cardos (*Carduus thoermeri* y *Onopordon acanthium*), y las nativas, don Diego de la noche (*Oenothera odorata*) y vara de oro (*Solidago chilensis*). Realizamos cortes en las hojas de la mitad de las plantas en cada sustrato simulando un 10 % y un 30% de herbivoría aproximadamente (niveles similares a los naturales) y las colocamos en un invernadero, regándolas regularmente.

Al cabo de tres meses observamos que las plantas con cortes crecieron igual que las plantas sin cortes en cada uno de los sustratos, es decir, que la herbivoría simulada no afectó el crecimiento, y que tanto las plantas exóticas como las nativas lograron compensar de la misma forma los daños ocasionados por la herbivoría. Sin embargo, todas las plantas crecieron mucho más en el basurero que en el suelo y las especies exóticas crecieron aún más que las nativas. Podemos concluir entonces, que las hormigas cortadoras favorecen indirectamente, a través de sus desechos, el crecimiento de las plantas, pero no modifican la forma en que éstas se recuperan de los daños en sus hojas.



Bandejas experimentales con plantas de tabaco indio sometidas a herbivoría simulada (a) y sin herbivoría (b), creciendo sobre basureros de hormigas cortadoras. Fotos: G. Pirk.

ble por lo que es preferida por el ganado vacuno. En bosques de lenga recientemente quemados encontramos que, donde hay ganado, la parrilla muestra mucho menor crecimiento que en sitios donde no hay. Además, cuando es ramoneada, la producción de flores y frutos es casi inexistente. Una explicación posible es que al ser ramoneada disminuye la cantidad de hojas y, por lo tanto, la planta asigna recursos a las partes

que garantizan su supervivencia a expensas de su éxito reproductivo.

El caso opuesto es el calafate, que es una especie poco palatable y con gran resistencia a la herbivoría gracias a sus espinas (Figura 6). En lugares con ganado no ve modificada su asignación de recursos, produciendo así abundantes flores y frutos. Incluso, al ser una especie que prefiere los ambientes de mucha luz, puede incrementar su creci-

miento por la eliminación de competencia y sombra gracias al ganado que consume las especies menos defendidas.

VARIABILIDAD ESPACIAL Y TEMPORAL EN LA HERBIVORÍA

Las condiciones ambientales de cada lugar (clima, suelos, topografía) afectan tanto a las plantas como a los herbívoros y en consecuencia a la interacción entre ambos (Figura 7). Las laderas con orientación norte generalmente reciben mayor luz solar y presentan mayor temperatura que aquellas con orientación sur, pudiendo determinar fuertes gradientes de herbivoría en pocos metros. Las características de los suelos son muy distintas si nos encontramos en una llanura sedimentaria, en laderas con mucha deposición de ceniza volcánica, o en la naciente de la cuenca. La latitud influye a su vez sobre la cantidad de horas de luz y temperatura, en tanto que procesos de muy gran escala como la dinámica de corrientes

marinas antárticas y tropicales determinarán períodos de lluvia y sequías.

En términos generales, la vegetación de la Patagonia está influenciada por un fuerte gradiente de precipitación que, con la excepción de una angosta franja de bosques recostados sobre los Andes, sólo permite el crecimiento de arbustos, hierbas y pastos accesibles a los grandes herbívoros, como guanacos, huemules, choiques y ovejas. En la estepa, las precipitaciones de invierno tienden a acumularse en fondos de valle, generando mallines en los que las gramíneas alcanzan una gran productividad. Los mallines a su vez son comunidades clave para la mayoría de los grandes herbívoros silvestres (guanacos, choiques, avutardas, etc.) y domésticos.

Al acercarnos a la Cordillera, el aumento en la disponibilidad de agua resulta en una mayor competencia por luz entre plantas, permitiendo el reemplazo de pastizales y matorrales por bosque. A diferencia de las herbáceas y los arbustos, los árboles pasan gran parte de su vida fuera del alcance de los grandes herbívoros, excepto en su etapa

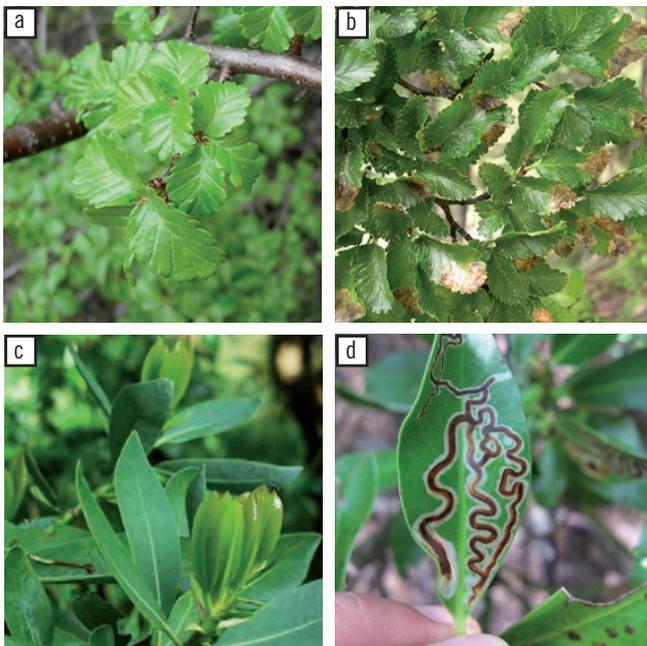


Figura 7: Las plantas pueden presentar distinto nivel de herbivoría en hojas (folivoría) según la ubicación (variación espacial) o el momento (variación temporal) en que la herbivoría es evaluada. Las fotos muestran individuos de lenga (a y b) y canelo (c y d) sin folivoría (a y c) y con herbivoría por insectos minadores (b y d, ver sección insectos herbívoros). Fotos: J. Partisis y L. Garibaldi.

juvenil. Por lo tanto, en términos generales, la herbivoría por mamíferos dependerá principalmente de la disponibilidad de agua y la frecuencia de disturbios, disminuyendo en las zonas de bosque excepto cuando éstas son sometidas a disturbios como el fuego.

Los cambios temporales también ocurren a distintas escalas: la precipitación y tempe-

ratura pueden variar entre diferentes días, meses, años, décadas, siglos y milenios. Patagonia Norte se caracteriza por un clima relativamente seco y cálido en el verano, mientras que en otoño e invierno las precipitaciones son mayores y las temperaturas menores. A escala de años, existe una alternancia entre años “Niño” (fríos y lluviosos)

Recuadro 5. Insectos en bosques de lenga

Lucas Garibaldi y Noemí Mazzia

Los bosques deciduos de lenga del norte de la Patagonia, aparecen por encima de los 1000 m de altitud, a lo largo de un gradiente de precipitaciones de entre 3000 mm en el oeste y 800 mm en el ecotono bosque-estepa. Esta variación en la precipitación es acompañada por cambios en la productividad y fenología foliar de la lenga: la aparición de las hojas de esta especie ocurre en noviembre en los bosques húmedos del oeste y un mes antes en los secos bosques del este. Asimismo, el cambio de color del follaje se inicia en abril en el oeste y dos semanas más tarde en el este.

Los bosques de lenga sirven de alimento a varios grupos (gremios) de insectos *folívoros*. En general, los insectos *minadores* y *pegadores de hojas* causan la mayor parte de daño foliar en los bosques secos, en tanto que los *masticadores* o *defoliadores* predominan en los bosques húmedos (Figuras 4 y 7). Este patrón puede reflejar diferencias en la tolerancia a las condiciones ambientales de los diferentes grupos de insectos: los insectos dominantes en los bosques secos tienden a vivir protegidos dentro del follaje.

No sólo varía el período en que las lengas tienen hojas sino que también su aparición se da de manera diferente en los bosques secos y en los húmedos, lo que conlleva a una oferta de alimento distinta. En los primeros hay un período “extendido” de foliación, de manera que tanto los insectos “tardíos” (*pegadores*) como los “tempranos” (*minadores*) pueden tener acceso a hojas jóvenes recién expandidas que representan un alimento de alta calidad nutricional. Contrariamente, los bosques húmedos presentan un único período de expansión foliar concentrado al inicio de la estación de crecimiento y, hasta el momento, no hemos encontrado separación temporal en el uso del alimento entre los grupos de insectos más conspicuos (*masticadores*

y *defoliadores*). En sus primeros estadios larvales éstos son los principales consumidores de las hojas jóvenes y acompañan el desarrollo de las mismas durante gran parte del verano.

Representación de la separación espacial y temporal de gremios de insectos en bosques secos y húmedos de lenga. El bosque húmedo (gris claro) ocupa el extremo occidental mientras que el bosque seco (gris oscuro) representa el extremo oriental del gradiente. El eje horizontal representa la duración de la estación de crecimiento (noviembre-abril).



Recuadro 6. Cuando florece la caña

Estela Raffaele, Thomas Kitzberger y Thomas Veblen

La caña colihue florece masivamente cada 60-70 años y luego muere. Estos eventos podrían ser determinantes para la dinámica de nuestros bosques, al aumentar la disponibilidad de luz, nutrientes y humedad así como producir grandes cantidades de combustible seco y fino que incrementan los riesgos de incendios.

Estos eventos implican también un gran cambio para los herbívoros: por un lado la gran cantidad de semillas que se produce, resulta durante ese verano, en un incremento enorme de alimento para los *granívoros* pero, a su vez, la muerte de la parte vegetativa de la caña (*culmos*) deja a muchos animales del bosque sin una fuente de alimento y protección. Su muerte masiva implica también un mayor consumo de otras plantas del sotobosque, las cuales a la vez pueden verse beneficiadas por una reducción de la competencia.

En noviembre de 2000 ocurrió un evento de floración masiva de caña colihue en Argentina y Chile, afectando un área de 120 km² a lo largo de 230 km en dirección norte-sur (aproximadamente 40° S) en la cordillera de los Andes y es la primera documentada en Argentina desde 1940. Durante cinco años estudiamos el efecto de la floración masiva y el ramoneo por ganado vacuno sobre la regeneración en un bosque de coihues sometido a una presión de pastoreo por más de 20 años y cuyo sotobosque estaba dominado por caña de 5m de altura. Encontramos que la muerte de la caña no indujo a un pulso de establecimiento de nuevos árboles, pero incrementó el crecimiento de juveniles y plántulas establecidos antes del evento. En la exclusión de ganado en parcelas con caña florecida las plántulas de coihue eran 130% más altas que en las parcelas con caña no florecida y 143% más altas que las que crecían con ganado y con caña florecida.



Esto indica que existió un mayor consumo de plántulas de coihue donde floreció la caña, probablemente debido a una mayor accesibilidad y oferta de alimento (mayor biomasa de plantas de coihue). Concluimos que la floración masiva genera una ventana de regeneración que es reducida por el ganado.

Caña colihue recientemente florecida. Se observan los culmos secos aún en pie y una gran cantidad de hojarasca en el suelo aportando combustible seco y fino al bosque. Foto: T. Kitzberger.

y "Niña" (cálidos y secos). Estos cambios temporales en la precipitación y temperatura condicionan el crecimiento y desarrollo de plantas y herbívoros afectando la interacción entre ambos.

El efecto de la *variación temporal* de factores ambientales sobre la herbivoría depende de las condiciones ambientales generales del

sitio. Por ejemplo, un aumento en las precipitaciones de 300 mm en un año húmedo (*variación interanual*), puede tener un efecto muy distinto sobre las plantas y los herbívoros en una ladera sur que es húmeda y fría que en una ladera norte cálida y seca (*variación espacial*), del mismo modo que las consecuencia son distintas en la estepa que

en la selva valdiviana. La amplitud de condiciones climáticas en las que encontramos a la lenga nos permite profundizar un poco sobre la capacidad de plantas y herbívoros ajustarse a diferentes condiciones ambientales (Recuadro 5). Uno de los cambios más dramáticos y menos estudiados de nuestra región es el que genera la floración masiva de las cañas el cual se inicia sincrónicamente sin aviso previo, afectando a gran parte de los bosques de la región, sus herbívoros silvestres y domésticos (Recuadro 6).

INTERACCIONES ENTRE FUEGO Y HERBÍVOROS

Los herbívoros son los principales consumidores de plantas vivas, removiendo aproximadamente el 10% de la producción anual de plantas en comunidades naturales pero, un gran incendio, puede remover hasta el 80% de la producción primaria en estos ambientes. Al igual que los herbívoros, los fuegos consumen principalmente hojas, ramas y hojarasca. Las características químicas y morfológicas de las plantas que integran una comunidad determinan la facilidad con que puede quemarse (*combustibilidad*) pero, curiosamente, varias de estas características también pueden hacerlas menos atractivas para los herbívoros.

Por un lado los herbívoros reducen la biomasa fina (plantas jóvenes, tallos y hojas) de las plantas y, por ende, la combustibilidad de una determinada comunidad vegetal, pero por otro lado pueden producir un aumento relativo de la biomasa de las especies no palatables, que están caracterizadas por un mayor grado de inflamabilidad. Esto hace pensar que debería haber un aumento de la cobertura y/o biomasa relativa de especies más inflamables en comunidades vegetales expuestas a altos niveles de herbivoría. Por eso, desde hace más de una década estamos investigando si la presencia de ganado y de liebre europea pueden llevar a un aumento de la frecuencia de fuegos en matorrales, ca-

racterizados por plantas adaptadas al fuego impidiendo, de este modo, la recuperación de bosques quemados.

El efecto combinado del fuego y el ramoneo de grandes herbívoros sobre características de las distintas comunidades vegetales es difícil de predecir debido a que éstos pueden sumarse o contrarrestarse, variando a lo largo del tiempo transcurrido desde un incendio. Si bien el efecto inmediato del fuego es la mortalidad de plantas y animales, en el corto plazo los incendios inducen grandes cambios en la estructura y composición de la vegetación, lo que a su vez afecta tanto la disponibilidad de alimento para los herbívoros como de micrositios necesarios para el establecimiento de nuevas plantas. A mediano plazo, los fuegos modifican la distribución y disponibilidad de nutrientes del suelo, la hojarasca, la composición y abundancia de microorganismos del suelo, la productividad primaria, y la cantidad de combustible que acumula el sistema.

En el noroeste patagónico, a lo largo del gradiente ambiental este-oeste existente, el fuego históricamente ha determinado la composición de las comunidades vegetales a escala de paisaje (Capítulos 2 y 9). Superpuesta a este paisaje modelado por el fuego se encuentra la influencia de los herbívoros recientemente introducidos, tales como el ganado ovino, bovino y equino, el ciervo colorado y la liebre europea.

La combinación de fuegos repetidos con intensa herbivoría constituye un nuevo tipo de disturbio para los bosques de la región. Especies arbustivas rebrotantes dominan las zonas recientemente quemadas conformando matorrales que pueden ser colonizados por especies arbóreas. Sin embargo, una alta presión del ganado vacuno durante la etapa de regeneración post-fuego podría impedir que las especies arbóreas y arbustivas se regeneren y, en su lugar, promover la formación de estepas degradadas. Hay, por ejemplo, evidencias experimentales que muestran que la herbivoría del ganado y la liebre europea disminuyen la supervivencia

de plántulas de las especies no rebrotantes en bosques de lenga incendiados.

En 1999 instalamos una serie de **clausuras** contra ganado y liebre en diferentes tipos de bosques y matorrales recientemente quemados para estudiar el impacto de la herbivoría sobre las etapas iniciales de regeneración post-fuego. Los primeros resultados demostraron la existencia de un fuerte *efecto nodriza* en matorrales (Capítulos 2 y 3). En esta comunidad, si el ganado ramonea especies nodrizas, modifica los sitios necesarios para la germinación y supervivencia de especies arbóreas que crecen debajo de ellas, por lo tanto la desaparición local de unas pocas especies nodrizas produciría la extinción local de otras varias especies (herbáceas y leñosas) acompañantes y, de esta manera, cambiaría drásticamente el sistema. Especies arbóreas de gran importancia en la zona, como el ci-

prés de la cordillera y el maitén, sólo regeneran bajo especies nodrizas en las zonas más áridas de su distribución.

En todos los experimentos de clausuras contra ganado y liebres detectamos que existen especies de arbustos que son más consumidos que otros. Por ejemplo, en un bosque de lenga y un matorral de ñire recientemente incendiados, determinamos que, del total de leñosas y trepadoras consumidas por el ganado, los mayores porcentajes correspondían a especies como la caña colihue, la arvejilla (*Vicia nigricans*), la laura (*Schinus patagonicus*), la parrilla y el ñire (Figura 8). Estas especies fueron altamente consumidas ya sea por su gran abundancia o por su alta palatabilidad.

Generalmente los cambios estructurales inducidos por el sobrepastoreo en los bosques y matorrales incluyen un aumento

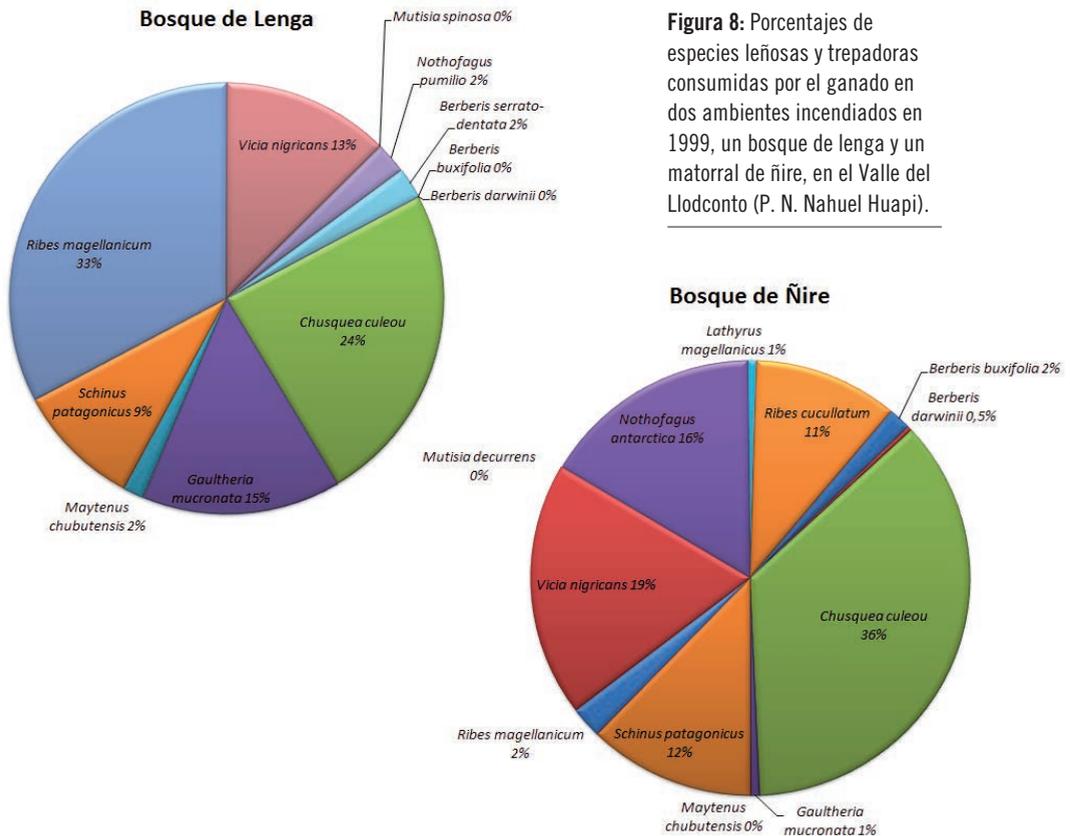


Figura 8: Porcentajes de especies leñosas y trepadoras consumidas por el ganado en dos ambientes incendiados en 1999, un bosque de lenga y un matorral de ñire, en el Valle del Llodconto (P. N. Nahuel Huapi).

en la abundancia relativa de arbustos espinosos, una disminución en el tamaño y abundancia de las especies arbóreas y un incremento en la importancia del estrato herbáceo. Sin embargo, su impacto sobre los bosques es muy variable, dependiendo del estado de colonización de la comunidad, la historia previa del lugar, la densidad y el tiempo de permanencia de los herbívoros. Durante nuestros estudios hemos documentado que los ambientes recientemente quemados fueron utilizados por herbívoros con mayor intensidad que los sitios similares y cercanos no quemados (Figura 9).

El efecto que produce la combinación del fuego y el ganado sobre la producción de flores y frutos de varias especies que recolonizan luego de un incendio puede ser tanto o más importante que la simple pérdida de biomasa, afectando su capacidad reproduc-

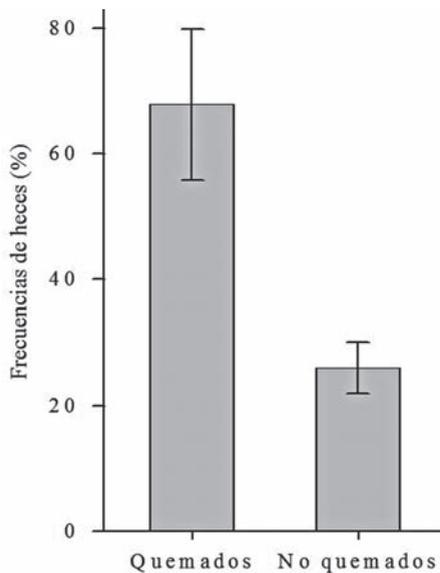


Figura 9. Estimación del uso de hábitat, medido como la frecuencia total de heces de ganado y liebres, en zonas quemadas y no quemadas adyacentes, en los valles del Llodconto y Falso Granítico (P. N. Nahuel Huapi). Las vacas y liebres prefieren comer en lugares donde hubo incendios recientes.

tiva. La variación en el desarrollo de las flores (botones florales, flores abiertas) y frutos (inmaduros y maduros) está generalmente asociada a factores abióticos tales como temperatura, fotoperiodo (duración de los periodos con luz solar), disponibilidad de luz, precipitación, humedad y composición del suelo. Este desarrollo también puede ser afectado por los herbívoros y el fuego directamente, debido a la destrucción de tejidos reproductivos o, indirectamente, al modificar factores abióticos del entorno de la planta.

En un bosque de lenga en el Parque Nacional Nahuel Huapi utilizado para ganadería que se incendió hace 10 años encontramos que la herbivoría por vacunos afecta la abundancia y oportunidad de reproducción de sus especies vegetales preferidas (*especies palatables*). Por ejemplo, cuando hay ganado, la parrilla, especie muy palatable, produce 25 veces menos flores, 10 veces menos frutos y casi una nula cantidad de semillas que germinen por fruto. En cambio, el calafate, una especie poco palatable, produce cuatro veces más flores y el doble de frutos cuando hay ganado que en su ausencia. También encontramos que el ganado no afecta la producción de frutos y semillas de invasoras como el cardo (*Cirsium vulgare*), el cual es poco palatable (Figura 10).

A lo largo de una temporada de crecimiento (primavera y verano) pudimos observar que debido a la acción del ganado, había una disminución en el número de especies simultáneamente en flor y/o fruto, así como un retardo del pico de especies en flor de diciembre a enero. Este retraso en la floración y en la fructificación es muy acentuado en las especies más palatables: parrilla, maitén, bácaris (*Baccharis obovata*), chaura (*Gaultheria mucronata*), arvejilla, laura y reina mora (*Mutisia spinosa*). Por ejemplo, la parrilla florece durante casi 40 días cuando no hay ganado, y solo durante 20 días en presencia del mismo.

Asimismo, algunas especies poco palatables como el calafate, el michay y dos espe-

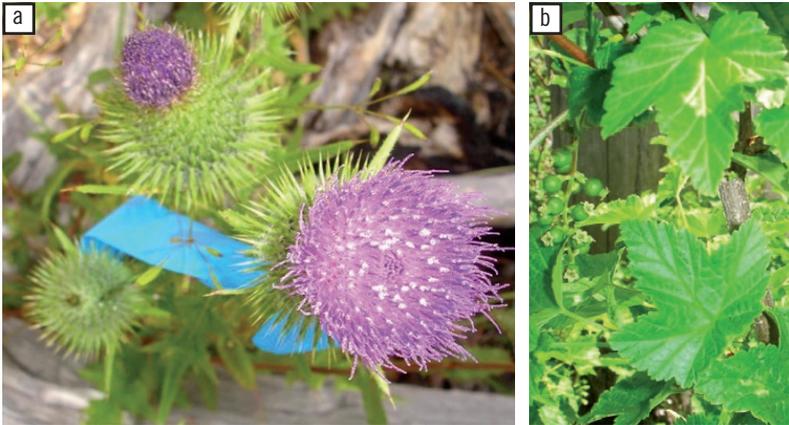


Figura 10: Capítulos de cardo en flor y pimpollo (a) y frutos inmaduros de parilla (b). Fotos: M. de Paz.

cies de cardos (Figura 8), son beneficiadas directamente por el ganado, aumentando su fructificación, e indirectamente porque la duración de la floración y fructificación no son afectadas. De esta manera, la herbivoría por ganado estaría actuando de forma similar al fuego, alterando la fenología reproductiva de varias especies.

A corto plazo, el ganado produce cambios drásticos en la abundancia de especies de plantas (mayor abundancia de especies no

palatables) y probablemente de especies polinizadoras (insectos como abejas y abejorros) y dispersoras (aves como el zorzal patagónico o el fío fío) que dependen de las mismas. A largo plazo, estos cambios producirían probablemente extinción de las especies palatables a nivel local y aumento de abundancia de especies no palatables nativas y exóticas (cardos), que son favorecidas por la presencia del ganado.

Otro cambio que produce la combinación

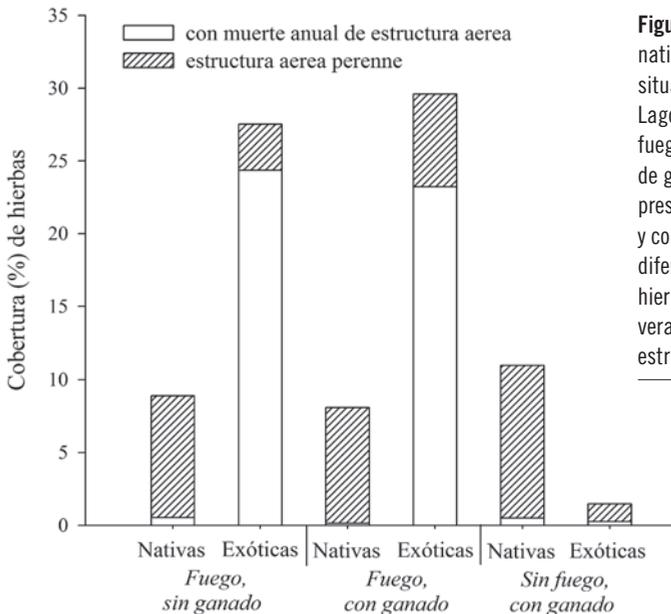


Figura 11: Cobertura de hierbas nativas y exóticas en tres distintas situaciones en un sitio cercano al Lago Espejo (P. N. NahuelHuapi): fuego reciente y en ausencia de ganado; fuego reciente y en presencia de ganado; y, sin fuego y con ganado. Para cada caso se diferencian los porcentajes de hierbas que mueren al final del verano (en blanco) y las hierbas con estructura aérea perenne (rayado).

de fuego y ramoneo es la dispersión de algunas plantas exóticas, particularmente pastos y hierbas, que agregan combustibilidad a los lugares que invaden. Los pastos tienen mayor relación superficie/volumen que las especies leñosas, manteniendo gran cantidad de combustible en pie y, en consecuencia, se queman con mayor facilidad que las especies leñosas. El establecimiento de pastos exóticos es muy frecuente, particularmente en lugares incendiados y con gran intensidad de pastoreo.

Si bien no tenemos registros y/o evidencias de un cambio en el régimen de fuego debido a la presencia de herbívoros introducidos en los bosques andino-patagónicos, en algunos de los sitios donde estamos estudiando la vegetación, hemos documentado un aumento en el número y abundancia de hierbas y pastos exóticos, asociados al fuego. En particular, en lugares recientemente incendiados hemos registrado que la co-

bertura de hierbas exóticas aumenta considerablemente, tanto en ausencia como en presencia de ganado (Figura 11).

La biomasa aérea de muchas especies exóticas muere al final del verano, aportando combustible fino al sistema en el período más seco del año por lo que puede contribuir a que aumente la probabilidad de fuegos en esta región a mediano y/o largo plazo.

La herbivoría y el fuego moldean la dinámica de la vegetación de la Patagonia. En este capítulo hemos visto que los humanos somos un componente importante de esta dinámica al introducir nuevas plantas y herbívoros, aumentando directa e indirectamente el riesgo de que se generen nuevos incendios. Cambios en la presión de herbivoría y combustibilidad de nuestros bosques, matorrales, pastizales y estepas beneficiarán a algunas especies y reducirán las posibilidades de persistencia de otras.

INTERACCIONES PLANTA-ANIMAL, LA POLINIZACIÓN

Vanina R. **Chalcoff**, Carolina L. **Morales**, Marcelo A. **Aizen**, Yamila **Sasal**, Adriana E. **Rovere**, Malena **Sabatino**, Carolina **Quintero** y Mariana **Tadey**

El transporte de polen de una flor a otra, denominado polinización, permite su reproducción sexual. ¿Hay algún beneficio para los animales que cumplen la función de polinizadores? ¿Qué estrategias desarrollaron las plantas para atraerlos? Las condiciones ambientales y los disturbios, como el fuego o el ganado, también inciden en este proceso que es parte sustancial en la dinámica de nuestros bosques.

Para que las plantas puedan reproducirse sexualmente, es decir que los óvulos sean fertilizados y así formar frutos y semillas, precisan que haya transferencia de polen desde las **anteras** a los **estigmas** de las flores. Este proceso ecológico, conocido como *polinización*, es realizado en la mayoría de los casos por un agente biótico o animal, entre los que se incluyen varias miles de especies de insectos y unos pocos cientos de vertebrados, denominados *polinizadores*, o un agente abiótico, como el viento, el agua o, simplemente la gravedad.

POLINIZACIÓN ANIMAL: UNA RELACIÓN RECOMPENSADA

Diversos grupos de animales, incluyendo abejas, moscas, mariposas, polillas, aves y mamíferos, actúan como polinizadores. Los insectos por ejemplo, contribuyen a la producción de semillas en más del 80% de las 250.000 especies de plantas con flor o angiospermas. La polinización mediada por animales es uno de los mecanismos más importantes para la preservación de la biodiversidad terrestre debido a que facilita la

reproducción sexual de las plantas y la provisión de alimento para los polinizadores.

Se dice que la polinización es una relación de *mutualismo*. ¿Y qué significa esto en un contexto ecológico? Básicamente, una relación de beneficio mutuo entre individuos de distintas especies. En el caso de las plantas el beneficio de la polinización es la producción de semillas que portan su descendencia, en tanto para los animales, la recompensa por el servicio es en la mayoría de los casos, la obtención de alimento en forma de **néctar**, una solución azucarada secretada por estructuras florales, o de polen, que contiene un alto porcentaje de proteínas y lípidos. También hay otras recompensas florales menos frecuentes pero ecológicamente relevantes para los polinizadores. Así, existen algunas especies de plantas que en lugar de recompensar con alimento, o además del mismo, producen sustancias que pueden ser usadas como material de construcción o alimentación. Algunas plantas secretan resinas que son utilizadas por algunas especies de abejas y avispas en la construcción de sus nidos. Otras, como la flor del zapatito o topa-topa (*Calceolaria* spp.), muy común en el bosque andino-patagónico, producen aceites que son utilizados por ciertas abejas para alimentar a sus larvas (con una papilla hecha de estos aceites y polen), para la construcción de sus nidos y se ha propuesto, incluso, que servirían como impermeabilizante y antimicótico.

Sin embargo, la relación mutualista entre la planta y el polinizador alberga un conflicto, ya que tanto la planta como el polinizador tienen “intereses” que difieren en una forma fundamental. En el caso de la planta, la selección natural, uno de los principales mecanismos de cambio evolutivo, actúa moldeando caracteres florales que maximizan la transferencia de gran cantidad de polen de la mayor calidad genética posible (usualmente el que proviene de otras plantas de la misma especie mediante la *polinización cruzada*). En consecuencia, las flores deben ser atractivas para estimular las visitas

de los polinizadores, pero las recompensas no deben alcanzar a saciar al polinizador de modo de no fomentar su sedentarismo, ya que el mismo incrementaría la autofecundación. Además, el néctar por ejemplo, es un recurso que la planta produce en forma limitada, no sólo con el fin de regular el comportamiento del polinizador, sino también porque su producción demanda mucha energía. En el caso de la contraparte animal, por el contrario, la selección actúa maximizando la obtención de recompensas con un mínimo de movimiento. La inmensa mayoría de los polinizadores son animales voladores y el vuelo es una forma de movimiento que permite un desplazamiento rápido pero también energéticamente costoso, por este motivo, debe economizarse. Vale aclarar que en general, la polinización no es una acción intencional del visitante floral, sino el efecto secundario de su actividad de búsqueda de alimento u otro recurso atractivo presente en la planta, por lo cual no todos los visitantes florales son polinizadores efectivos.

Estas diferentes presiones de selección a las que están sujetas la contraparte vegetal y animal han llevado a la evolución de interacciones entre plantas y polinizadores que dejan de ser mutualistas por no representar un beneficio para ambas partes, ya que una de ellas es “engañada”. Por ejemplo, existen muchas especies de plantas que exhiben *estrategias de decepción* ya que producen flores que no ofrecen recompensa alguna para sus visitantes aprovechándose de polinizadores ingenuos o inexpertos que se encuentran en proceso de aprendizaje. En la Patagonia por ejemplo, la orquídea nativa *Chloraea alpina* no produce néctar, engañando a sus visitantes, lo cual si bien le permite ahorrar energía en recompensas determina usualmente un éxito reproductivo muy bajo debido a que muchos polinizadores tienen la capacidad de recordar, y por ende discriminar, luego de un par de visitas, aquellas flores que ofrecen pocas o nulas recompensas. Otras especies producen flores que son similares

a las flores del vecindario, que sí ofrecen recompensas y que los polinizadores visitan asiduamente. En este tipo de *mimetismo*, es decir la capacidad de un organismo de asemejarse a otros organismos, la planta que imita las flores de la otra especie es una clara explotadora del mutualismo ajeno. A su vez, también es muy común que sea el visitante floral el que se beneficia de la planta visitando sus flores sin transportar su polen por lo que éstos no son considerados polinizadores.

Entre estos extremos se desarrolla una inmensa variedad de estrategias de ambas partes que cubren todo el rango de interacciones entre plantas con flores y visitantes florales. La multiplicidad de estas relaciones es clave para entender la diversidad de la vida en la Tierra que está sustentada por las miles de especies de plantas que son polinizadas por miles de especies de polinizadores. A pesar que varias de las especies más emblemáticas del bosque andino-patagónico (sur de Argentina y Chile), como las lengas, ñires y coihues (*Nothofagus* sp) y el ciprés (*Austrocedrus chilensis*), son polinizadas por el viento, la incidencia de la polinización biótica en la flora de este bosque es particularmente alta.

¿CÓMO SABER SI UNA PLANTA DEPENDE DE POLINIZADORES PARA SU REPRODUCCIÓN?

Estudiar cuán necesaria es la intervención de un agente polinizador para las plantas nos permite entender tanto su historia de vida como los efectos de la selección natural sobre ellas. Así, conocer el grado de esta dependencia tiene importantes aplicaciones de manejo, producción, aprovechamiento sustentable, y conservación de las especies.

La dependencia que tiene una planta de un polinizador para reproducirse está relacionada en primera instancia, con el grado en el que ésta sea capaz de formar semillas con polen propio, es decir que ella misma pro-

duce. Así, las plantas que pueden fertilizar total o parcialmente sus óvulos con polen propio, se denominan *autocompatibles* y las que no, *autoincompatibles*. De esto se deduce que las especies autoincompatibles son completamente dependientes de polinizadores que transporten el polen entre flores de individuos distintos. Para averiguar si una planta es autocompatible o no, se polinizan manualmente un grupo de flores que no hayan recibido visitas previamente, con polen propio (autopolinización manual) y otro grupo de flores, con polen de otros individuos de la misma especie (polinización cruzada manual). Luego se compara la producción de semillas entre ambos grupos. Si el grupo de flores que recibió polinización cruzada produce considerablemente más semillas que el grupo que recibió autopolinización, podemos concluir que la especie es autoincompatible, por el contrario si ambos grupos producen cantidades similares de semillas, entonces la especie es autocompatible.

Sin embargo, en algunas especies a pesar de ser autocompatibles, el polen no puede arribar de forma espontánea desde las anteras a los estigmas de la flor, por lo que también son altamente dependientes de polinizadores. Para conocer la capacidad de una especie de autopolinizarse espontáneamente, se compara la producción de semillas de dos grupos de flores aisladas de polinizadores, unas autopolinizadas manualmente y otras mantenidas intactas. Si ambos grupos son capaces de producir semillas y en cantidades similares, la especie es capaz de autopolinizarse espontáneamente, y por lo tanto su dependencia de polinizadores es baja. Por el contrario, si las flores intactas no producen semillas, o producen significativamente menos semillas que las autopolinizadas manualmente, la especie presenta nula o baja capacidad de autopolinizarse espontáneamente.

A modo de ejemplo, se evaluó la dependencia de polinizadores en el notro (*Embothrium coccineum*), árbol endémico del bosque an-

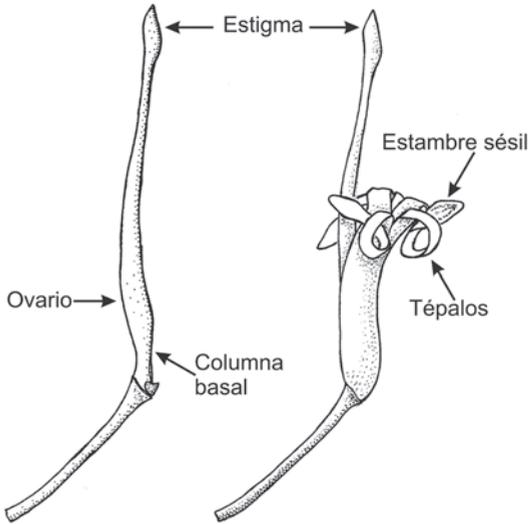


Figura 1: Flores de notro. A la izquierda, flor senescente en la que se han desprendido los tépalos y se observa el ovario; a la derecha, flor completa, donde se observan los tépalos curvos portando en sus extremos las anteras sésiles ya vacías de polen. Diseño: V. R. Chalcoff.

dino-patagónico polinizado principalmente por aves. Sus flores rojas y parcialmente tubulares, están compuestas por cuatro tépalos (sépalos y pétalos visualmente parecidos), cuatro estambres sésiles y un ovario (Figura 1). En el notro el polen es liberado espontáneamente de las anteras antes de que las flores se abran por lo que es depositado en una parte del estigma denominado *presentador de polen*. Además, cuando el polen es depositado en el estigma éste aun no es receptivo, mecanismo que previene la autopolinización. Para el experimento, se seleccionaron árboles en flor en el área de Puerto Blest (P. N. Nahuel Huapi) y se les aplicó los diferentes tratamientos de polinización experimental mencionados anteriormente. Los resultados mostraron que el notro es una especie altamente dependiente de polinizadores para producir frutos y semillas.

Independientemente del grado de dependencia de polinizadores que tenga una especie, la polinización cruzada genera nuevos individuos genéticamente más diversos lo que aumenta la **variabilidad genética** poblacional y permite a las poblaciones perdurar más en el tiempo (Recuadro 1). En consecuencia, las plantas han desarrollado diferentes mecanismos que favorecen la polinización cruzada: mientras algunas especies

vegetales presentan individuos que sólo producen flores masculinas (portadoras de anteras) y otros que sólo producen flores femeninas (portadoras de ovarios), otras especies poseen flores hermafroditas, es decir que tienen las estructuras reproductivas femenina y masculina en la misma flor. En estas últimas se favorece la polinización cruzada por sobre la autofecundación mediante el desfase en la maduración de las etapas masculina y femenina, o mediante la separación espacial de las anteras y los estigmas.

POLINIZADORES DEL BOSQUE

POLINIZADORES Y PLANTAS EN RED

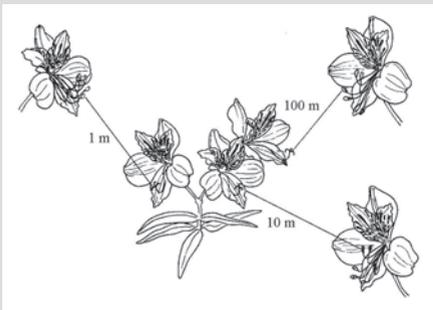
Históricamente se ha considerado que las interacciones entre plantas y polinizadores son altamente especializadas, donde el polinizador y la planta interactúan en forma mutuamente exclusiva. Por esto las interacciones planta-polinizador han sido uno de los principales modelos donde estudiar la **coevolución**. Uno de los ejemplos más asombrosos de esta estrecha interacción fue des-

Recuadro 1. Una estrategia reproductiva: evitar a los parientes

Cintia P. Souto y Andrea C. Premoli

El amancay es una hierba nativa del bosque andino-patagónico que crece formando extensos manchones de flores amarillas. Esta especie puede reproducirse sexualmente a través de la polinización por abejorros y otros insectos, o *vegetativamente* al elongar sus rizomas (tallos subterráneos) de los cuales brotan nuevas plantas, clones de la original. La ventaja de la reproducción vegetativa es que la planta “ahorra” recursos que de otra manera debería asignar a la producción de flores y semillas. La desventaja es que se forman grupos de individuos con igual composición genética, *clones*, que luego intercambiarán polen entre sí por medio de los polinizadores. Esta reproducción sexual entre individuos emparentados puede llevar a la expresión de genes perjudiciales capaces de provocar la muerte o la esterilidad de los individuos.

Para entender el mecanismo mediante el cual algunas plantas evitan estos efectos negativos, realizamos un experimento imitando el trabajo de los abejorros. Este consistió en tomar una planta (receptora) que tuviera tres flores y colocar en cada flor polen de otras plantas (donantes) que estuvieran ubicadas a distintas distancias. Para medir la afinidad entre la planta receptora y las donantes, contamos cuántas semillas producía la planta receptora en cada cruzamiento. Encontramos que a mayor distancia entre la planta receptora y la donante aumentaba el número de semillas. Mediante técnicas de análisis genético determinamos el grado de parentesco entre la planta receptora y las donantes. Así, vimos que individuos más alejados entre sí están menos emparentados, y que la polinización entre individuos menos emparentados y más alejados produce más semillas.



Experimento de polinización en amancay: receptoras y donantes ubicadas a distintas distancias. La longitud de las flechas no es proporcional a las distancias. Diseño: M. Tadey.

Este experimento muestra que la planta receptora “reconoce” si el grano de polen proviene de una planta emparentada o no. Este “reconocimiento” es uno de los posibles mecanismos mediante el cual las plantas clonales evitan los posibles efectos negativos producidos por la polinización entre individuos emparentados.

cripto por Darwin: él observó una orquídea (*Angraecum sesquipedale*) con un espolón nectarífero de hasta 35 cm de longitud y predijo la existencia de un polinizador con una trompa o probóscide de un largo similar que le permitiría acceder al néctar que se encuentra en el fondo del espolón. Durante mucho tiempo dicho polinizador fue desconocido, hasta que en el año 1903 fue descubierta en Madagascar una especie de polilla

halcón (*Xanthopan morganiipreadicta*) con una trompa lo suficientemente larga como para acceder al néctar de esa orquídea.

Sin embargo, no siempre las relaciones son especializadas, de hecho, si observamos en un bosque o una pradera las flores de varias especies, descubriremos que las flores de una misma planta son visitadas por distintas especies de insectos y estos mismos insectos a su vez, visitan una gran variedad

de flores. Los ecólogos llamamos a este tipo de plantas y animales especies *generalistas*, para diferenciarlas de aquellas *especialistas*, como la orquídea y la polilla de Darwin. La diversidad y composición de plantas y polinizadores presentes (cuantas y qué especies), que polinizadores visitan a qué plantas y con qué frecuencia, definen la estructura de una red de interacciones mutualistas entre plantas y polinizadores (Figura 2a).

El estudio de las interacciones planta-polinizador desde un enfoque de redes es cada vez más frecuente y nos brinda información muy valiosa sobre quiénes interactúan en la comunidad y cómo lo hacen. Se ha encontrado que las redes poseen patrones generales en su estructura tales como la *asimetría* y el *anidamiento*. En las redes mutualistas, la mayoría de las especies interactúan en forma *asimétrica*: si una planta depende fuertemente de un polinizador, es decir es visitada casi exclusivamente por él, el polinizador a su vez dependerá muy poco de la planta, ya que visitará flores de muchas especies diferentes. Esto implica que si la planta desapareciera de esa comunidad, el polinizador podría subsistir alimentándose

de las otras especies que visita. Un ejemplo de interacción asimétrica es la que ocurre en el bosque templado austral entre el abejorro generalista, conocido como mangangá (*Bombus dahlbomii*) que visita un gran elenco de flores y la planta especialista arvejilla (*Vicia nigricans*) que es polinizada casi exclusivamente por este abejorro (Figura 2b). La posibilidad de persistir para las especies poco abundantes puede depender de su habilidad para desarrollar interacciones específicas con un polinizador especialista o compartir polinizadores con otras plantas generalistas.

Otra característica típica de redes mutualistas planta-polinizador es su estructura *anidada*. Esta configuración implica que los generalistas interactúan con otros generalistas formando un núcleo de especies interactuantes, en tanto los especialistas sólo interactúan con un subconjunto de las especies con las que interactúan los más generalistas, y las interacciones entre especialistas son muy raras. Por ejemplo, la arvejilla, planta especialista, es visitada por dos especies de abejorros, que son a su vez, un subconjunto de todos los insectos que visi-

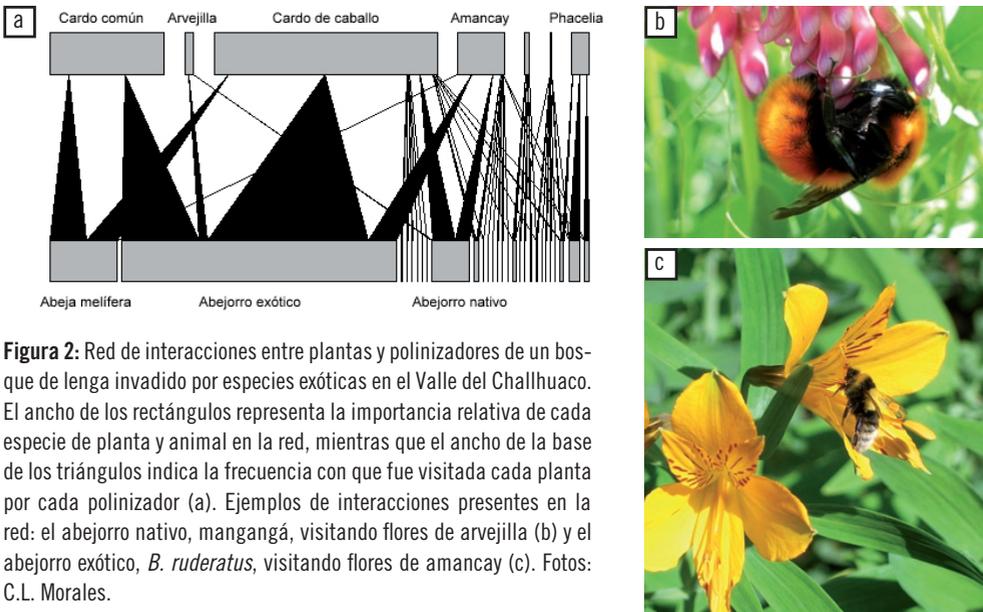


Figura 2: Red de interacciones entre plantas y polinizadores de un bosque de lenga invadido por especies exóticas en el Valle del Challhuaco. El ancho de los rectángulos representa la importancia relativa de cada especie de planta y animal en la red, mientras que el ancho de la base de los triángulos indica la frecuencia con que fue visitada cada planta por cada polinizador (a). Ejemplos de interacciones presentes en la red: el abejorro nativo, mangangá, visitando flores de arvejilla (b) y el abejorro exótico, *B. ruderatus*, visitando flores de amancay (c). Fotos: C.L. Morales.

tan al amancay (*Alstroemeria aurea*), especie generalista (Figura 2c). Esta estructura no aleatoria de la red, tiene consecuencias importantes para los procesos ecológicos y evolutivos, de modo tal que una estructura anidada hace a la red altamente vulnerable a la pérdida de las especies generalistas, y robusta a la extinción de especies con pocas interacciones. Asimismo, estas propiedades tienen implicancias en la coexistencia de las especies y en el mantenimiento de la biodiversidad.

POLINIZADORES VERTEBRADOS

Si bien las aves son los vertebrados más conocidos como polinizadores, muchos otros cumplen esta función. Así, se ha registrado la polinización por mamíferos, como lémures en Madagascar, murciélagos en especies de zonas tropicales de América del Sur y Asia, o marsupiales en Australia, y, menos frecuentemente, por reptiles en islas tan distantes como Nueva Zelanda (océano Pacífico), Bonaire de las Antillas Menores (Caribe) y Baleares (Mediterráneo), así como por roedores en Sudáfrica y Costa Rica. El bosque templado austral en particular se caracteriza por la alta frecuencia de plantas polinizadas por aves que se alimentan de néctar. Aproximadamente 24 especies de plantas, de las cuales cerca del 42% son endémicas, dependen para su reproducción de una sola especie de polinizador (Recuadro 2), el picaflor rubí (*Sephanoides sephanoides*) (Figura 3, ver también Capítulo 6).

Ciertos rasgos florales han sido asociados con diferentes modos de polinización. Así cada tipo de polinización (por viento, abejas o aves) está asociado, generalmente, a un *síndrome floral*, es decir un conjunto de rasgos como el color, el aroma, el tamaño, la forma y la disposición de las flores. Las flores polinizadas por aves, y en particular las que atraen a los picaflores, suelen ser péndulas (Recuadro 3), sin olor, su color generalmente es naranja, rojo o púrpura y

su forma es tubular y alargada debido a la fusión total o parcial de los pétalos, como por ejemplo el pilpil-voqui (*Campsidium valdivianum*) o el chilco (*Fuchsia magellanica*), respectivamente. Sus flores habitualmente tienen una abundante producción de néctar poco concentrado, y un azúcar compuesto, sacarosa, como componente principal. A este conjunto de características comunes de las flores visitadas por aves se le denomina *síndrome de ornitofilia*.

El bosque templado austral contiene una flora extraordinariamente rica en especies con flores rojas, mayormente polinizadas por aves. Algo similar ocurre en los bosques tropicales, como los que se encuentran en Centroamérica y en las regiones tropicales de Sudamérica, pero a diferencia de éstos, donde proliferan decenas de especies de picaflores, las plantas ornitófilas de nuestros bosques son visitadas por una sola especie de picaflor, el picaflor rubí. Sin embargo, hay algunas excepciones que demuestran que el hecho de tener flores rojas, tubulares y/o péndulas, no implica necesariamente polinización por aves y viceversa. Por ejemplo la lágrima de arroyo (*Ourisia poeppigii*) es una especie con algunas características del síndrome de ornitofilia, pero no se tiene registros de que sea visitada por aves. Otra excepción es el michay chileno (*Berberis linearifolia*) y el palosanto (*Dasyphyllum*



Figura 3: Hembra de picaflor rubí alimentándose de flores del siete camisas (*Escallonia rubra*). Foto: M. Mermoz.

diacanthoides), especies que no poseen el síndrome ornitófilo típico pero son visitadas con frecuencia por picaflores. Si bien el picaflor, es el polinizador más importante entre las aves, otras especies del bosque

andino-patagónico han sido citadas como visitantes florales: el fío-fío (*Elaenia albiceps*) y el cabecita negra o jilguero (*Carduelis barbata*) en el notro, y el comesebo (*Phrygilus patagonicus*) en el chilco.

Recuadro 2. Siete plantas y un solo polinizador

Adriana E. Rovere

Para observar la posible competencia entre especies por un único polinizador, comparamos las floraciones de las siete especies de plantas nativas que son polinizadas por el picaflor rubí en Puerto Blest: pipilvoqui, chilco, botellita (*Mitraria coccinea*), estrellita (*Asteranthera ovata*), siete camisas, taique (*Desfontainia fulgens*) y notro. Para ello, durante dos años registramos semanalmente la proporción de flores abiertas en cada especie. A partir de estos datos determinamos la época de floración.

Los resultados mostraron que la floración de este grupo de especies se extiende a lo largo de gran parte del año, desde agosto a mayo. Como máximo estuvieron en flor simultáneamente seis de las siete especies estudiadas, situación que ocurrió en la última quincena del mes de diciembre. El mayor pico de floración de estas especies, es decir el momento con el número máximo de flores abiertas, ocurrió en la primera semana de enero en los dos años estudiados. Esta superposición de la floración podría ocasionar que el único polinizador deposite en los estigmas de las flores de una planta dada poca cantidad de polen de su misma especie, pero una gran cantidad de polen de las otras especies, y afectar así negativamente la producción de frutos y semillas. Sin embargo, las especies también podrían verse beneficiadas ya que, por el efecto simultáneo de atracción de varias especies en flor, se podría incrementar la presencia de picaflores en el ambiente.



Patrón temporal de floración de especies ornitófilas de Puerto Blest. Las imágenes están ubicadas indicando los meses en que ocurre la floración. Fotos: G. Amico, M. Mermoz y A. E. Rovere.

Recuadro 3. ¿Por qué las flores del quintral “miran” hacia abajo?

Mariana Tadey

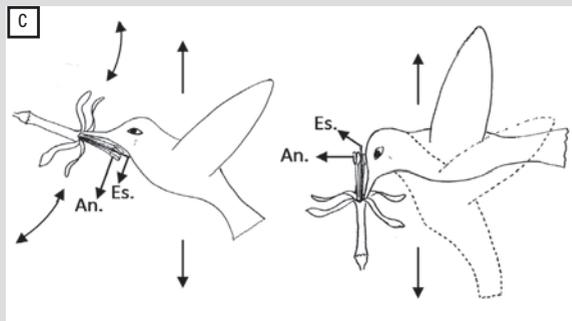
Estudiamos experimentalmente el significado adaptativo de tener flores péndulas que “miran hacia abajo” en el quintral (*Tristerix corymbosus*), una especie endémica hemiparásita (Capítulo 3) del bosque andino-patagónico polinizada por el picaflor rubí. Pensamos que la posición péndula de las flores, podría influir sobre la polinización mediante: modificaciones en la eficiencia de la transferencia de polen a los estigmas o alteraciones en la calidad y cantidad del néctar por dilución, y protección del lavado por lluvia de polen en las anteras.

El experimento consistió en tres tratamientos: (1) control sin tratamiento (posición natural de las flores), (2) forzadas a “mirar hacia arriba” (la inflorescencia fue atada para apuntar hacia arriba), y (3) forzadas a “mirar hacia abajo” para determinar si atar las inflorescencias tiene algún efecto por sí mismo.

Las flores erectas mostraron menor deposición de polen en sus estigmas que en los otros dos tratamientos. Sin embargo, esta disminución no estuvo asociada ni a mayor exposición a la lluvia, ni a modificaciones del néctar, ni a menos polen en las anteras. Aparentemente, la posición péndula de las flores aumentaría la eficiencia en la transferencia del polen ya que la visita del picaflor genera movimientos en la flor facilitando su remoción y deposición, mientras que en las flores erectas la actividad del picaflor no provoca movimientos (esquema c). Además, el polen de las flores péndulas se depositaría en la garganta del picaflor, mientras que el de las erectas lo haría en la frente. Así, cuando un picaflor visite una flor péndula luego de haber visitado una erecta, el polen no podrá ser transferido correctamente, disminuyendo la cantidad de polen y explicando el resultado obtenido. Por otro lado, la posición péndula de las flores facilitaría la extracción de néctar lo que posiblemente lleve a los picaflores a visitar más frecuentemente estas flores.



Inflorescencia del quintral con flores rojas, tubulares y péndulas. La disposición de los pétalos protege el polen de la lluvia (a) (Foto: G. Amico). Experimento de polinización en inflorescencias de quintral (b). Posiciones en que el picaflor rubí liba el néctar. Las flechas verticales del dibujo de la izquierda muestra el movimiento que el picaflor realiza cuando vuela. En línea punteada si indica la posición alternativa que puede tomar el picaflor cuando liba de una flor erecta. Se puede observar que por la forma en que el picaflor introduce el pico en la flor el polen se ubica en diferentes partes de su cuerpo (izq.: bajo su garganta; der.: sobre su frente) (c). An.= antera; Es.= estigma.



POLINIZADORES INVERTEBRADOS

La fauna de invertebrados involucrados en la polinización en el bosque andino-patagónico es abundante y tan diversa como en otros bosques templados del mundo. Entre los invertebrados, los polinizadores más habituales son insectos tales como abejas, abejorros, algunas avispas (todos del grupo de los Himenópteros) y también una gran variedad de parientes de las moscas y mosquitos (Dípteros). Entre estos últimos se encuentran los *nemestrínidos*, que se asemejan a tábanos por sus largas trompas, y pequeños *sírfidos* que se mantienen aleteando frente a las flores. También hay algunas especies de mariposas y polillas (Lepidópteros) aunque este grupo está relativamente poco representado en estas latitudes. Esta fauna de insectos relativamente diversa es, sin embargo, funcionalmente pobre debido a que la mayoría de las plantas de este bosque son visitadas por un número relativamente bajo de insectos y que sólo unas pocas especies de estos visitantes son las responsables de su polinización.

Las flores visitadas y polinizadas por insectos también presentan características florales propias (síndromes florales) asociadas con las capacidades visuales, tamaños y morfologías de los mismos, así como con sus preferencias alimenticias. En general, las flores son pequeñas o medianas, no muy profundas, de colores en la gama de los amarillos, rosados, lilas o celestes. Suelen contener pequeñas cantidades de néctar muy concentrado y azúcares simples como glucosa y/o fructosa como componentes principales.

Un importante polinizador en el bosque andino-patagónico es el mangangá (Figura 2a), abejorro nativo generalista que visita y poliniza una gran variedad de especies de plantas (Figura 2A). La abeja nativa (*Corynura prothysteres*) es otro himenóptero frecuente que poliniza el maqui (*Aristotelia chilensis*), el notro, el michay (*Berberis darwinii*), y la laura (*Schinus patagonicus*), entre otras plantas (Figura 4a). Por su parte, la abeja

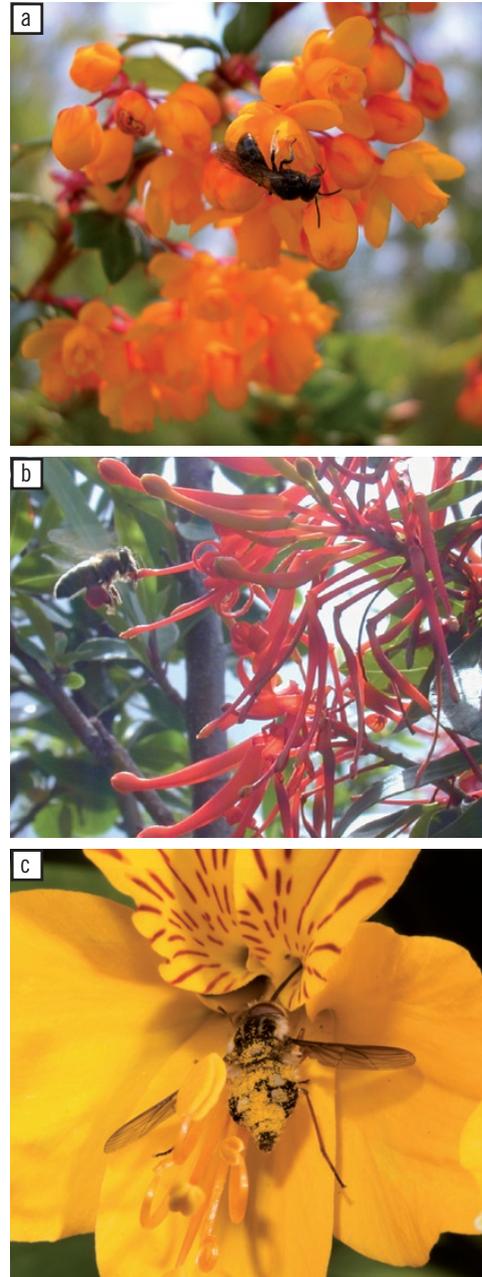


Figura 4: Insectos polinizadores frecuentes en el bosque templado austral.; abeja nativa visitando flores de michay (a), abeja melífera recolectando polen del notro (b) y nemestrínido en flor de amancay (c). Fotos: V.R.Chalcoff, Y. Sasal y A. Paww.

melífera (*Apis mellifera*) (Figura 4b), que visita las flores ya sea para recolectar néctar o polen, es un himenóptero de origen exótico bastante abundante. Los nemestrínidos son también polinizadores que suelen ser vistos en flores diversas, como las de michay, calafate (*Berberis buxifolia*), amancay (Figura 4c) o notro, ya que debido a sus largas trompas son capaces de visitar todo tipo de flores, inclusive aquellas con corolas largas y tubulares adaptadas a la polinización por aves.

EXPLOTADORES DEL MUTUALISMO PLANTA-POLINIZADOR

LADRONES DE NÉCTAR

En general los polinizadores visitan las flores para obtener su alimento, principalmente néctar, y no para polinizarlas. Es decir, no siempre la relación entre una planta y un visitante floral es de mutualismo, en algunos casos, por el contrario, los visitantes florales se convierten en verdaderos antagonistas.

La abundancia de néctar hace a las flores muy atractivas para todo tipo de animales, aún para aquellos, que por la estructura o el tamaño de las flores no pueden acceder al néctar a través de la apertura natural de la corola, por lo cual, para poder alcanzarlo realizan perforaciones en la base de la misma, desde donde extraen el néctar (Figura 5).

Este tipo de estrategia se conoce como robo de néctar y en la mayoría de los casos no contribuye al proceso de polinización ya que en este tipo de visitas, en general no se contacta las estructuras reproductivas de las flores (estigmas y anteras).

El robo de néctar es un comportamiento *facultativo*, es decir que los mismos visitantes florales que en algunas especies de plantas acceden al néctar por la corola, en otras especies lo hacen realizando estas perfora-



Figura 5: Flor del taique con un agujero en la base de la corola producido probablemente por alguna especie de abejorro. Foto: V.R.Chalcoff.

ciones. Que un visitante floral elija una u otra vía de acceso a su alimento, en parte depende de la longitud de su trompa en relación a la longitud de la corola, y en parte de si visita las flores en busca de néctar o de polen. Por ejemplo, el abejorro exótico *Bombus terrestris*, perfora la base de las corolas de la arvejilla para acceder al néctar, pero visita las flores de la manera legítima cuando busca polen de sus anteras.

Algunos visitantes oportunistas, que son capaces de aprovecharse de otras especies o circunstancias para su propio beneficio, pueden incluso utilizar los agujeros realizados por otros visitantes para acceder al néctar, aun cuando podrían acceder, en forma legítima, por la apertura de la corola. En este caso se habla de *robo secundario*. Dado que cuanto más largas son las corolas, más tiempo le lleva al visitante floral acceder al néctar, una explicación alternativa para el robo de néctar, que también serviría para interpretar el *robo secundario* oportunista,

Recuadro 4. Corolas largas y atractivas: ¿un beneficio?

Carolina L. Morales y Vanina R. Chalcoff

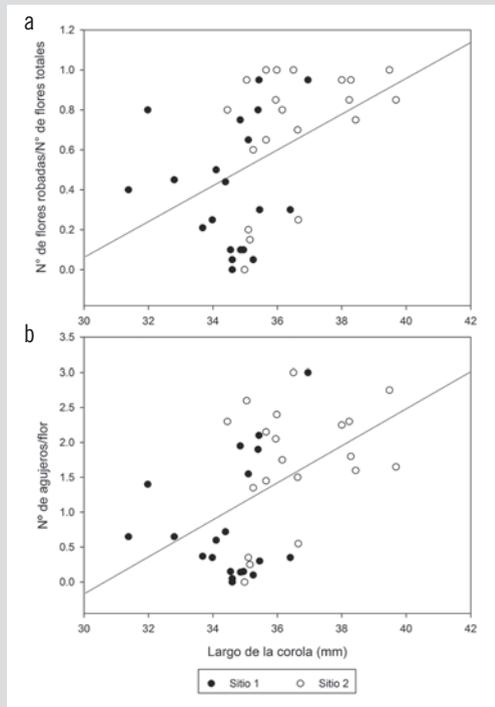
El pilpil-voqui, enredadera endémica de estos bosques, polinizada por el picaflor rubí, posee flores de corolas tubulares y sufre altas tasas de robo, presentando flores hasta con cinco agujeros. Si los picaflores visitan preferencialmente flores de corola larga este carácter floral estaría bajo una presión de selección por parte del ave. Así, se favorecería el aumento de la longitud de corola, ya que excluirían a polinizadores menos eficientes y, por lo tanto, verían favorecida la transferencia de polen. De este modo, serán más exitosas en términos reproductivos y heredarán este rasgo (longitud de corola) a su progenie. Sin embargo, esta presión de selección hacia corolas más largas puede verse contrarrestada si los “ladrones” de néctar atacan preferencialmente flores de corola larga ejerciendo una **presión de selección** opuesta, es decir hacia corolas más cortas.

Nos propusimos evaluar la hipótesis de una asociación positiva entre el robo y la longitud de la corola. Es decir, a mayor longitud de corola mayor incidencia (número de flores robadas) e intensidad de robo (número de agujeros por flor). Recolectamos flores frescas recién caídas al piso de 20 plantas, en dos sitios de Puerto Blest: camino al lago Frías y a la cascada de los Cántaros. Medimos el largo total y el diámetro de la corola de cada flor, y estimamos la incidencia y la intensidad del robo.

Encontramos que tanto el número de flores robadas como el número de agujeros por flor fue mayor en el sitio con corolas más largas y que, en general, a mayor longitud de corola, mayor fue la incidencia e intensidad de robo.

Este ejemplo ilustra cómo presiones de selección conflictivas pueden ocurrir cuando los mutualistas y antagonistas florales comparten preferencias. En última instancia, el carácter floral (en este caso la longitud de la corola) debería representar un balance adaptativo a la presión de selección causada por ambos agentes.

Asociación entre la longitud de la corola del pilpil-voqui y el número de flores robadas respecto al número de flores totales (a) y el número de agujeros en cada flor (b).



es que podría ser una forma de reducir el tiempo de *forrajeo* (acto de buscar comida) y, por lo tanto, el gasto de energía para el animal. En el bosque andino-patagónico, el mangangá, que tiene trompa larga, roba néctar en flores de corolas tubulares (Fi-

gura 6a) con síndrome de ornitofilia, cuyo principal polinizador es el picaflor rubí (Recuadro 4).

A su vez, el abejorro exótico *B. terrestris*, cuya trompa es más corta que la del abejorro nativo, no sólo roba néctar en flores

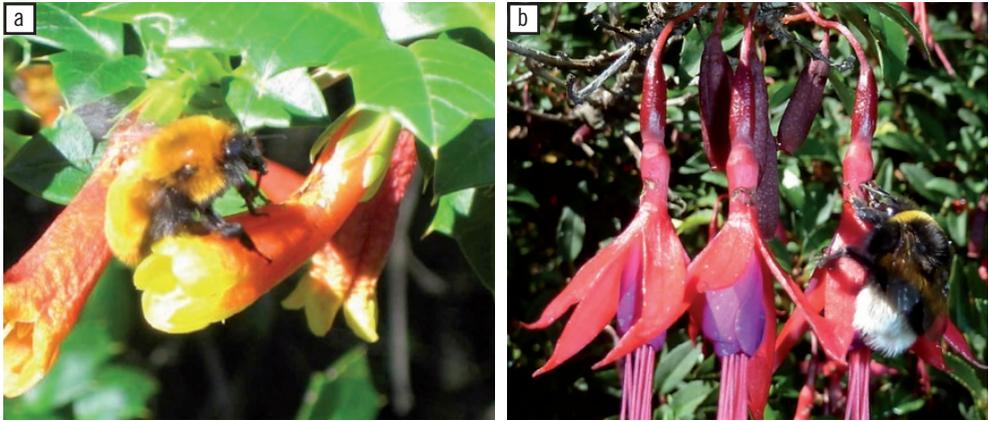


Figura 6: Mangangá en un posible robo secundario de néctar en el taique (a) y *Bombus terrestris* robando néctar en flores del chilco (b). En la base del cáliz de las otras flores se observan orificios producidos por este abejorro. Fotos: D. García y V.R.Chalcoff.



Figura 7: Flores de la arvejilla, planta visitada legítimamente por el mangangá y por el abejorro exótico *B. ruderatus*. Los agujeros en el cáliz fueron producidos por *B. terrestris* al robar el néctar. Foto: C.L. Morales.

ornitófilas, como el chilco (Figura 6b), sino también en flores, como la arvejilla (Figura 7), que sí son visitadas legítimamente por el mangangá y por el otro abejorro exótico, *B. ruderatus*.

El robo de néctar tiene múltiples y complejas consecuencias sobre la polinización de las plantas y puede llevar, incluso, a cambios de comportamiento en otros visitantes flora-

les que son capaces de reconocer flores que fueron robadas (Figura 8).

En muchos casos, las flores robadas acaban recibiendo menos visitas por parte de sus polinizadores legítimos, afectando así de manera negativa su polinización, debido a la disminución de la cantidad de néctar o porque el tejido de la flor ha sido en parte dañado haciéndolas menos atractivas. A su vez, el ladrón de néctar puede producir daños también en las partes reproductivas de la flor, en particular en los ovarios, impidiendo así la formación de frutos viables.

No obstante, en plantas autoincompatibles que necesitan de polinización cruzada para reproducirse, este cambio en el comportamiento de los polinizadores podría favorecerlas. Esto podría ocurrir si el polinizador, al evitar las flores robadas, visitara un número menor de flores por planta de modo que la cantidad de polen propio depositado fuera menor, aumentando así el intercambio de polen entre diferentes plantas de la misma especie. El robo de néctar ilustra la plasticidad y el dinamismo de las interacciones planta-polinizador y cómo, en algunos casos, para la planta, un especie de visitante floral puede ser un mutualista o un antagonista en función de si su visita contribuye o no, con el proceso de polinización.

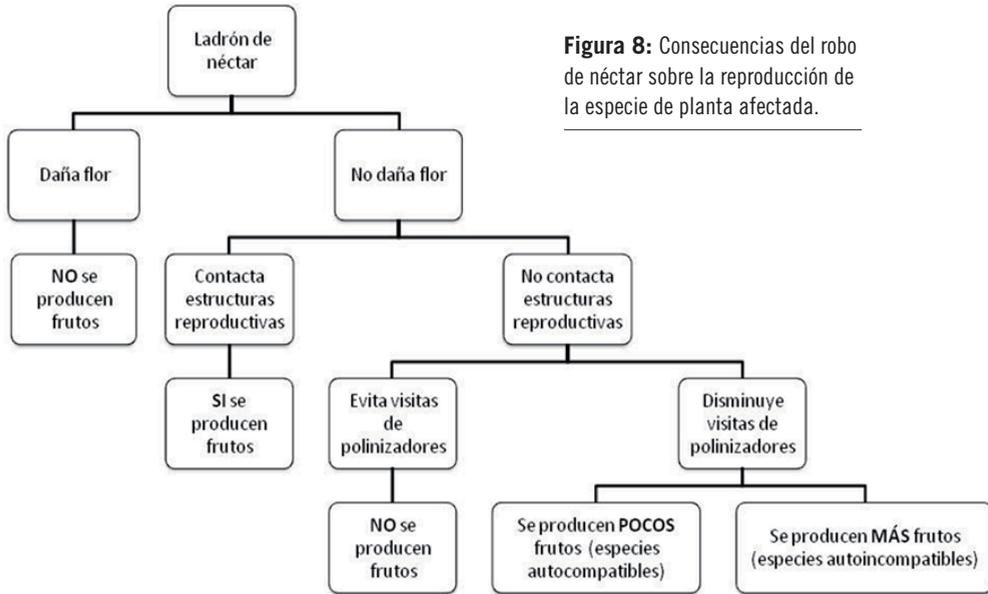


Figura 8: Consecuencias del robo de néctar sobre la reproducción de la especie de planta afectada.

DEPREDADORES AL ACECHO DE POLINIZADORES

La interacción planta-polinizador es bastante predecible en tiempo y espacio. Por ende, no es sorprendente que numerosos depredadores de insectos aprovechen esta asociación y usen las flores como sitios preferidos de cacería. Esta estrategia es usada por arañas cangrejo, mantis religiosas, chinches depredadoras, libélulas y algunas especies de avispas, la mayoría de los cuales usan su poder de camuflaje para acechar a sus presas dentro o alrededor de flores (Figura 9).

Así, la presencia y actividad de dichos predadores podría ejercer un fuerte efecto negativo sobre las plantas disminuyendo el **éxito reproductivo**. Esto puede ocurrir ya sea modificando directamente la frecuencia de interacciones entre plantas y polinizadores a través de la captura y consumo de visitantes florales, o modificando indirectamente la interacción a través de cambios en el comportamiento de los polinizadores, como la reducción en la frecuencia de visitas o el tiempo de forrajeo de los mismos, como re-

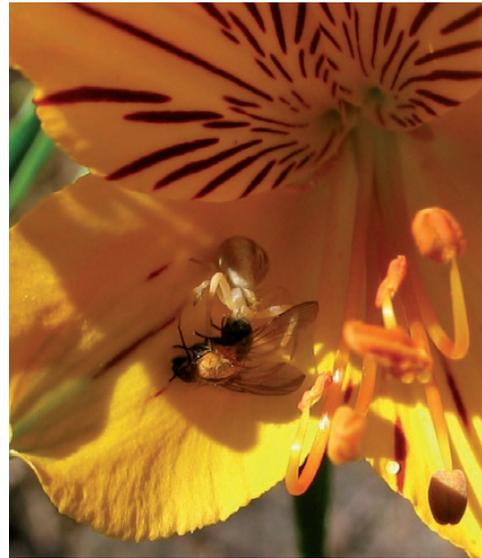


Figura 9: Flor de amancay con una araña cangrejo sujetando una presa. Foto: C.L. Morales.

sultado de la presencia de depredadores o presas muertas en las flores.

Existen varios ejemplos de estos efectos negativos en la Patagonia: un estudio llevado a cabo en los Andes centrales de Chile

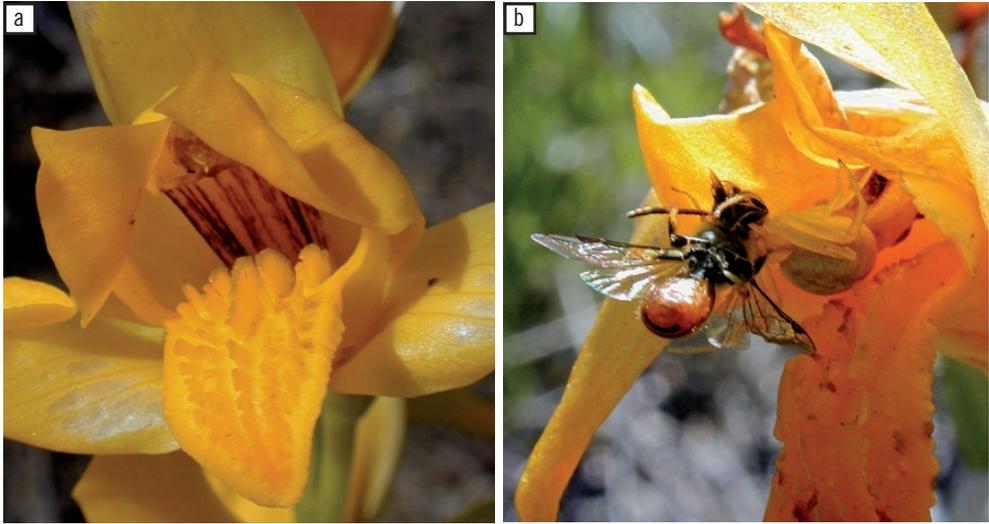


Figura 10: Una flor de la orquídea terrestre (a) y una araña cangrejo sujetando una de sus presas más comunes, una abeja pequeña, *Ruizanthedella mutabilis*, de la familia Halictidae (b). Notar que la araña se mimetiza con la flor. Fotos: C. Quintero.

demonstró que la presencia de lagartijas disminuye considerablemente la frecuencia y duración de visitas de los insectos polinizadores a la hierba blanca (*Chuquiraga oppositifolia*) y su producción de frutos. Otro estudio evaluó el efecto de una araña cangrejo (*Misumenops* spp.) en el éxito reproductivo de una orquídea terrestre nativa (*Chloraea alpina*) (Figura 10).

En plantas de esta orquídea de una población del valle del Challhuaco se registró la presencia de arañas y de polinizadores muertos dentro de la flor, el efecto de las arañas o las presas muertas sobre los polinizadores, y el éxito reproductivo de la planta, en términos de porcentaje de flores que produjeron frutos. Los resultados mostraron que la presencia de arañas o presas muertas en la flor no afectó el comportamiento o las visitas de los polinizadores ni su reproducción. Probablemente, el bajo éxito reproductivo hallado se deba a la escasez de polinizadores como consecuencia de la ausencia de recompensa. Debido al alto número de plantas que dependen de insectos para su reproducción en el bosque templado austral

así como en el ecosistema altoandino en general, futuros estudios pueden brindar un conocimiento más acabado sobre la importancia de los depredadores de polinizadores en la reproducción sexual de las plantas.

PERTURBACIONES Y CONSERVACIÓN

Las relaciones entre las plantas y los polinizadores son muy importantes para la supervivencia de las especies involucradas y la dinámica de los ecosistemas, por lo que su alteración puede comprometer la vida de los polinizadores, la reproducción sexual de las plantas y afectar también a otros organismos asociados. Los bosques andino-patagónicos están siendo degradados por distintos tipos de perturbaciones o disturbios. El fuego, la introducción voluntaria de especies como ganado o para la polinización de cultivos, la tala indiscriminada, la caza furtiva, y la fragmentación de habitats producida por la agricultura y los asentamientos humanos, tienen efectos tanto di-

rectos como indirectos sobre las interacciones planta-animal. Estos disturbios no solo alteran el paisaje en general modificando las características físicas y químicas del bosque, sino también sus características ecológicas, por ejemplo promoviendo la introducción de especies de plantas y animales desde otros lugares, incrementando la herbivoría (Capítulo 4) y el pisoteo de las plantas por el ganado, generando cambios en la composición y abundancia del ensamble de polinizadores, o cambios en el comportamiento de éstos.

Todas estas alteraciones afectan en mayor o menor medida la reproducción y persistencia de las especies involucradas, dependiendo de una gran cantidad de factores propios, como por ejemplo, la dependencia y la especialización de las plantas y los polinizadores, y a factores externos, como las características de los disturbios. A su vez, la participación de muchos otros factores (variaciones climáticas, estacionales, etc.), así como las relaciones de competencia y facilitación que existen tanto entre las plantas como entre los polinizadores (Capítulo 3), hacen complejo predecir un efecto general de los disturbios. Sin embargo, si los disturbios, ya sea pastoreo, fuego, fragmentación, entre otros, son muy intensos, muy frecuentes o de gran escala, los efectos serán predominantemente negativos.

CUANDO LAS EXÓTICAS INVADEN

Las plantas **invasoras**, aquellas de origen **exótico** que han sido introducidas en lugares fuera de su área de distribución natural y que han conseguido establecerse, pueden interactuar *indirectamente* con las plantas nativas a través de las interacciones directas que ambas establecen con uno o más polinizadores. Por ejemplo, el amancay (nativo) interactúa indirectamente con el cardo (exótico) a través de la interacción directa que ambas plantas establecen con un mismo polinizador, el mangangá (Figura 2a). Desde la

perspectiva animal, polinizadores invasores y nativos pueden interactuar *indirectamente* entre sí a través de las interacciones que cada uno establece con una o más plantas. Por ejemplo, *B. ruderatus* interactúa indirectamente con el mangangá, a través de la interacción que ambos tienen con el amancay y con el cardo (Figura 2a). Los efectos mejor estudiados de estas interacciones indirectas, son los relacionados con la competencia por polinizadores, en el caso de las plantas, y por el acceso a las flores, en el caso de los polinizadores. Vamos a ilustrar ambos efectos con un sistema bien estudiado: el amancay y sus polinizadores.

Los bosques de lenga del Valle del Challhuaco, en el Parque Nacional Nahuel Huapi, cuyo sotobosque está cubierto por un manto de amancay, han sido invadidos luego de un incendio forestal por dos especies de cardos (Figura 11a) que se ven favorecidos por los disturbios en general (Capítulo 7).

Los cardos agrupan sus minúsculas flores en inflorescencias, estructuras muy llamativas que son una fuente concentrada de alimento para las abejas y abejorros (Figura 11b) que, a su vez, son típicos visitantes del amancay. En un estudio reciente, en sitios donde cardos y amancay crecían juntos, el amancay recibió casi un 50% menos de visitas que en sitios donde crecía solo. Este fenómeno, en el cual la presencia de una planta invasora ocasiona una reducción en la cantidad de visitas que reciben las flores de las plantas nativas se conoce como *usurpación de polinizadores* o *competencia por polinizadores*.

Por otro lado, cuando las flores de amancay y cardo crecían juntas, algunos abejorros invasores (*B. ruderatus*) visitaban flores de cardos y amancay en un mismo viaje de búsqueda de alimento (Figura 11b). Mediante observaciones de estigmas de cardo y amancay bajo el microscopio, pudimos comprobar que en estas visitas, el abejorro depositaba polen de cardo en los estigmas de amancay y viceversa, es decir, realizaba transferencia de polen entre las flores de

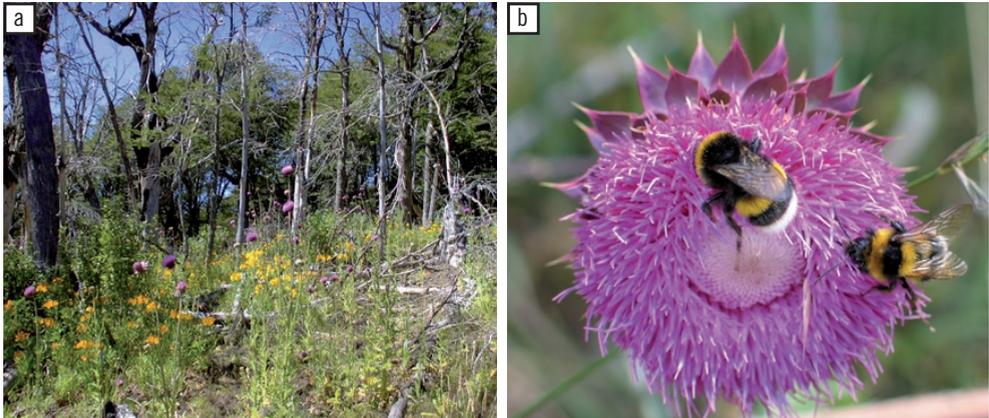


Figura 11: Sotobosque de amancay en un bosque de lenga invadido por cardos luego de un incendio forestal en el Valle del Challhuaco (a); Abejorros invasores *B. ruderatus* (derecha) y *B. terrestris* (izquierda) visitando una inflorescencia de cardo (b). Fotos: C.L. Morales.

la especie invasora y de la nativa. En consecuencia, la presencia de una especie de planta invasora puede reducir no sólo la cantidad de visitas a la planta nativa, sino también la calidad del polen que se transporta en estas visitas, ya que el polen del cardo no puede fertilizar los óvulos del amancay y viceversa. Ambos procesos podrían dar como resultado una disminución en los niveles de polinización y posterior producción de semillas en la planta nativa.

CUANDO LOS POLINIZADORES INVADEN

Algunas especies de polinizadores, como las abejas melíferas y los abejorros, son introducidas voluntariamente fuera de las regiones en donde son nativas para la polinización de cultivos, donde frecuentemente se naturalizan invadiendo áreas silvestres. Tal es el caso de los abejorros europeos que fueron introducidos en Chile en 1982 (*B. ru-*

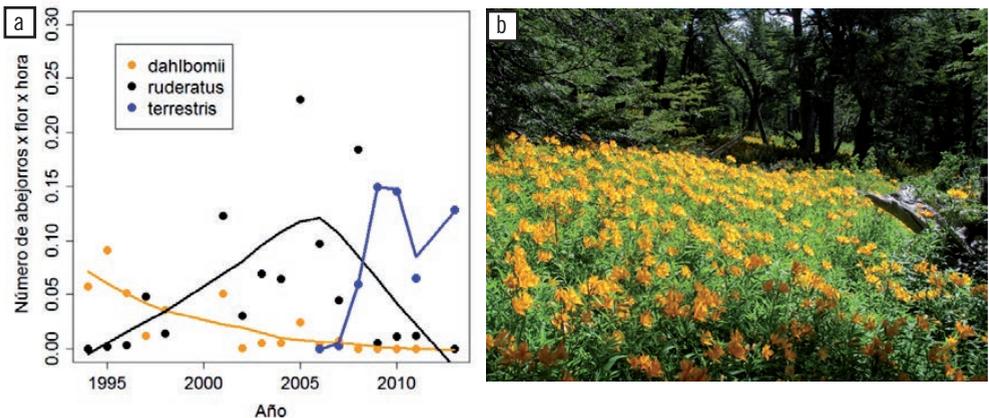


Figura 12: Variación en el tiempo en la frecuencia de visitas del mangangá (nativo) y de los abejorros exóticos en flores de amancay en el Valle del Challhuaco (a); Vista de la zona de estudio en el pico de floración del amancay (b). Foto: C.L. Morales.

deratus) y 1997 (*B. terrestris*) e invadieron el noroeste de la Patagonia Argentina, en 1993 y 2006, respectivamente (Figura 11b). Desde entonces, ambas especies han proliferado en la región en tanto se ha producido una drástica reducción poblacional del antes abundante mangangá (Figura 12).

Entre las distintas hipótesis que relacionan la invasión de los abejorros invasores con la declinación del abejorro nativo, se encuentran la de competencia por recursos florales y la de transmisión de patógenos. Dado que los tres abejorros tienen una dieta muy similar, es decir visitan en general las mismas especies de plantas, si la recompensa (polen y néctar) ofrecida es limitada es de esperar que compitan por el alimento. Por otro lado, se ha demostrado que las poblaciones de *B. terrestris* introducidas y asilvestradas en la región son portadoras de algunos patógenos que han sido transmitidos al abejorro nativo. Este hecho podría explicar, en parte, su declinación poblacional en áreas donde *B. terrestris* es muy abundante.

FUEGO, GANADO Y POLINIZACIÓN

Los disturbios como los incendios o el pastoreo de las vacas, pueden afectar las interacciones entre plantas y polinizadores modificando los atributos de ambos y alterar así la polinización y el éxito reproductivo de la planta (Recuadro 5). Por ejemplo, la introducción de ganado exótico en áreas naturales puede afectar directa o indirectamente la comunidad de plantas y conducir a un empobrecimiento del hábitat. Los daños directos del ganado sobre las plantas, causados principalmente por el pisoteo y ramoneo son los más evidentes, mientras que los efectos indirectos son más sutiles y se generan a través de una cadena de alteraciones del hábitat. Al consumir flores, el ganado puede modificar indirectamente la relación mutualista entre plantas y polinizadores, ya sean insectos o aves. El daño causado por el ganado a las plantas podría reducir la can-

tidad y/o calidad de las recompensas que ofrecen (polen y/o néctar), alterando el comportamiento de forrajeo de los polinizadores y finalmente repercutiendo en la reproducción sexual de las plantas. Por otro lado, el ganado podría afectar a la comunidad de polinizadores a través de la alteración del hábitat. Por ejemplo, en el Monte (ambiente árido con vegetación arbustiva adaptada a la sequía y a temperaturas elevadas) los polinizadores más abundantes son las abejas solitarias que en general nidifican en el suelo. El ganado a través del pisoteo puede destruir directamente los nidos o compactar el suelo disminuyendo los posibles sitios de nidificación.

Incluso, la combinación de fuego y presencia de ganado ocasiona efectos variables sobre la interacción planta-polinizador que dependen específicamente de cada especie de planta y de sus polinizadores. Por ejemplo, en el caso particular del michay encontramos que en ambientes quemados la interacción planta-polinizador es favorecida por el fuego porque aumenta la producción de flores y las visitas de los polinizadores. Esto podría estar relacionado con los cambios ambientales que se producen luego de un incendio como la mayor incidencia de luz, mayor temperatura y cambios en la disponibilidad de nutrientes del suelo, que afectan directamente el crecimiento de las plantas y su reproducción, por ejemplo aumentando la producción de flores. A su vez, en el bosque quemado las plantas reciben más visitas de polinizadores, probablemente debido a que una mayor oferta de flores atrae a más polinizadores y porque la actividad de los insectos voladores depende de la temperatura corporal, que es afectada por la temperatura del aire y la luz solar directa.

Cuando al incendio se le suma el disturbio provocado por el ganado vacuno encontramos que en estas plantas aumenta la producción de flores, las visitas de los polinizadores y el éxito reproductivo. El michay, especie reportada como poco **palatable**, es muy resistente al pastoreo por mamíferos

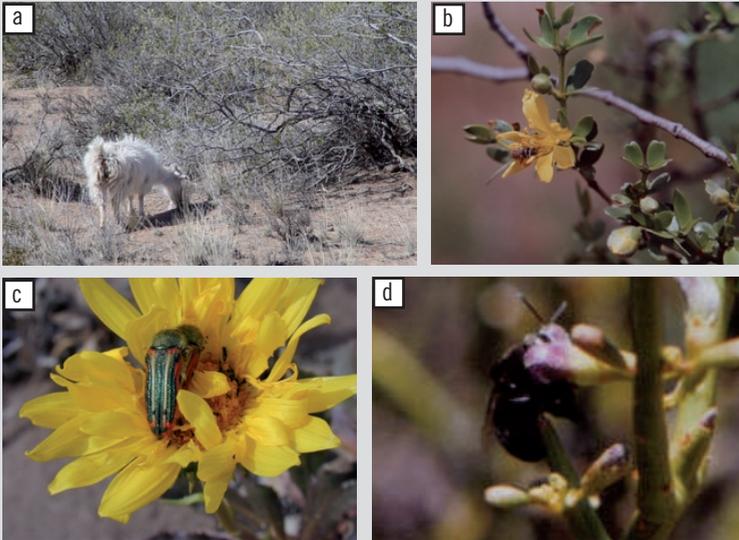
Recuadro 5. Ganado y polinización

Mariana Tadey

El ganado puede indirectamente afectar la reproducción de las plantas al consumir sus partes fotosintéticas. En sistemas áridos se conoce poco acerca de los daños que provoca el ganado sobre la reproducción sexual de las plantas, nos propusimos estudiar seis especies abundantes en el Monte patagónico con diferentes estrategias de reproducción. Las especies elegidas fueron el matasebo (*Monttea aphylla*), pegajosa (*Gutierrezia solbrigii*), botón de oro o melosa (*Grindelia chilensis*), jarilla hembra y macho (*Larrea divaricata* y *L. cuneifolia* respectivamente) y zampa (*Atriplex lampa*). Evaluamos sus características reproductivas, si son polinizadas por viento o insectos, momento floración en el año, polinización (niveles de polen recibidos y visita de polinizadores) y su producción de frutos.

Observamos que a pesar de que el ganado disminuye la abundancia de estas especies el efecto sobre su reproducción, dependió de la especie. Por ejemplo, la zampa que es polinizada por el viento fue poco afectada mientras que las especies moderadamente dependientes de polinizadores (pegajosa, jarilla hembra y jarilla macho) exhibieron cierta variación y las más dependientes de los polinizadores (matasebo y melosa) fueron las más afectadas por el ganado.

En general, el ganado puede disminuir la producción de frutos y su calidad a través de una disminución en los niveles de polinización ya sea por una reducción en la cobertura de la vegetación o por un cambio en la comunidad de polinizadores. No obstante, la disminución en la cobertura puede disminuir la competencia entre plantas, ya sea por nutrientes y/o polinizadores, provocando un aumento en la reproducción. En conclusión, el desierto del Monte es un sistema muy sensible al pastoreo, y los efectos de éste son complejos e impredecibles. Pequeños cambios en la cantidad de ganado pueden producir grandes cambios en la vegetación y en sus polinizadores.



Chiva alimentándose de la vegetación característica del Monte (a), Flor de la jarilla hembra siendo visitada por una abeja solitaria de la familia Andrenidae, muy común en el Monte (b), Flor de botón de oro en la cual se encuentran copulando dos escarabajos (c) y Flor del matasebo visitada por *Centris vardyorum*, un abejorro que es polinizador especialista de esta especie vegetal en la zona de estudio (d). Fotos: M. Tadey.

exóticos y la acción de los herbívoros puede incrementar la oferta floral por estimulación en la producción de los tejidos encargados de la generación de flores en las plantas (*meristemas florales*). Es decir, la pérdida de tejido fotosintético es compensada con una mayor producción de flores (*efecto poda*), con una mayor producción de néctar, o con la alteración del hábitat favoreciendo las visitas de los polinizadores.

Esto sugiere que en el michay la suma de los efectos del ganado y el incendio sobre la producción de flores y las visitas a éstas puede ocasionar un mayor éxito reproductivo. Por el contrario, en ambientes no quemados con presencia de ganado, el michay exhibe una menor producción de flores, menos visitas de los polinizadores y una disminución en su éxito reproductivo. En el bosque no quemado, estas plantas están expuestas a una baja disponibilidad de luz, lo cual sumado al ramoneo del ganado puede hacer que las plantas disminuyan su inversión en estructuras de atracción y recompensas como las flores y el néctar respectivamente. Es decir, ambos disturbios pueden potenciarse entre sí, tener efectos contrarios o un disturbio podría modificar las consecuencias del otro.

MÁS ALLÁ DE LA POLINIZACIÓN

Las interacciones planta-polinizador poseen una enorme riqueza que está relacionada con la evolución de la gran biodiversidad de las plantas con flor. Posiblemente la variedad de modos de polinización que hoy encontramos en Patagonia se desarrolló bajo el ambiente casi tropical que existía hace millones de años en esta región (Capítulo 1). Las relaciones mutualistas son importantes para ambas especies, por lo que la disminución o pérdida de una de ellas puede llevar a la declinación y hasta desaparición o extinción de la otra. Por lo tanto, las estrategias de conservación que se implementen deberán considerar el cuidado de ambos miembros de esta interacción. Por otro lado, la fragmentación de hábitats producida por la agricultura ha llevado a una declinación general de polinizadores a nivel mundial. Los parches de áreas no cultivadas inmersos en los paisajes agrícolas no sólo funcionan como corredores o sitios de descanso para especies migratorias de aves e insectos, sino que también proveen de hábitats para los polinizadores de los cultivos adyacentes. En consecuencia, no basta con implementar estrategias de conservación dentro de los parques nacionales, sino que, dada su importancia en términos económicos, es imprescindible desarrollar políticas de conservación de polinizadores en las zonas agrícolas.

INTERACCIONES COMPLEJAS

Laura **Cavallero**, Valeria **Ojeda**, Enrique **Chaneton**, Alejandro **Farji-Brener**, Laura **Chazarreta**, Vanina **Chalcoff**, Thomas **Kitzberger**, Natalia **Lescano**, Lucas **Garibaldi**, Noemí **Mazia**, Fernando **Gaccia**, Carla **Pozzi**, Ana **Trejo** y Soledad **Díaz**

Los ecosistemas naturales son complejos y dinámicos. Esa complejidad se ve reflejada en redes de interacciones formadas por las innumerables relaciones que se establecen entre las especies y entre éstas y el entorno físico que habitan. Estas redes contienen especies y recursos considerados 'clave' debido a su influencia desproporcionada sobre el resto del sistema. Conocer las interacciones entre los componentes clave y otros organismos es necesario para conservar la biodiversidad y poder predecir el comportamiento de los ecosistemas frente a los cambios ambientales y la acción del hombre.

Los ambientes andino-patagónicos albergan una gran variedad de interacciones entre especies. En los capítulos anteriores hemos visto interacciones entre plantas con efectos positivos (facilitación) y negativos (parasitismo, competencia), así como también interacciones entre plantas y animales con connotaciones tanto negativas (herbivoría) como positivas (polinización y dispersión de semillas). En esas interacciones se estudia la relación entre pares de especies sin embargo, otras especies pueden afectar esas mismas interacciones e integrar así sistemas de interacciones.

Como para ilustrar estas interacciones complejas supongamos que hay dos especies (E_1 y E_2) que se relacionan entre sí de alguna manera (depredación, competencia, polinización, etc.). En el ecosistema puede existir otra especie (E_3) que interactúe directamente con E_2 e indirectamente con E_1 a través de la interacción entre E_1 y E_2 (Figura 1).

Un ejemplo de este tipo de interacción son los carnívoros (E_3) que al alimentarse de herbívoros (E_2) afectan de manera positiva e indirecta a las plantas (E_1) de las cuales se alimentan los herbívoros. A este tipo de interacción la llamamos *interacción indirecta*.

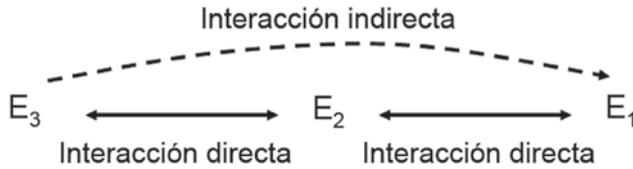


Figura 1: Modelo de interacciones directas e indirectas entre tres especies.

ta. Este tipo de interacciones tampoco están aisladas y sus integrantes también pueden interactuar simultáneamente con otras especies dando lugar a complejas redes de interacciones.

De este modo, las comunidades están organizadas en *redes de interacciones* establecidas entre organismos con distintas funciones. En consecuencia, si alguno de sus componentes se pierde, o se modifica, se alteran las funciones que cumplen esas mismas redes. Es decir, la alteración estructural de una red puede producir cambios funcionales en la misma. De este modo, cualquier variación en los componentes de un sistema complejo puede modificar, generalmente de forma imprevisible, sus interrelaciones y por lo tanto el funcionamiento de todo el ecosistema y, desde una perspectiva humana, los bienes y servicios que la naturaleza brinda.

Los sistemas naturales son complejos y para estudiar cómo funcionan muchas veces el camino más práctico y ordenado es la simplificación y el análisis parcializado. Históricamente la ecología como ciencia ha desarrollado abordajes parcializados pero, dado que el funcionamiento conjunto de los seres vivos que coexisten en el espacio y en el tiempo es mucho más que la suma de sus partes, también se han desarrollado conceptos que tienen en cuenta esa complejidad. Dos conceptos que contemplan la complejidad de los sistemas naturales son las *especies y recursos clave* y las *interacciones tróficas*.

Hoy sabemos que no todas las especies contribuyen por igual a la funcionalidad del ecosistema, sino que existen especies que tienen una importancia funcional desproporcionada respecto a su abundancia.

Dichas especies se denominan *clave*, porque sus funciones no pueden ser realizadas por otras y por ende, su desaparición puede tener consecuencias graves para otras especies, interacciones o procesos. También pueden resultar clave ciertos recursos del ambiente que sean escasos pero indispensables para la supervivencia de una o varias especies.

Por otro lado, cuando diferentes organismos se relacionan entre sí por medio del consumo de unos a otros se trata de *interacciones tróficas* o *alimentarias*. Una versión simple de este tipo de interacción es cuando una especie constituye el recurso alimentario de otra, por ejemplo cachañas (*Enicognathus ferrugineus*) que se alimentan del pehuén (*Araucaria araucana*) (Capítulo 4), o cuando dos o más especies constituyen el recurso alimentario de un depredador generalista, como en el caso de distintas semillas de distintas especies arbóreas que interactúan directamente con su depredador e indirectamente entre ellas. Sin embargo, en la naturaleza, normalmente se observan cadenas de consumo entre especies (*cadena tróficas*) donde los integrantes de la cadena pueden también interactuar entre sí y con otras especies a través de otro tipo de interacción, como ser competencia o dispersión, integrando así redes de interacciones más complejas.

ESPECIES Y RECURSOS CLAVE

Hay especies y recursos que influyen en el ecosistema de forma significativa en relación con su abundancia o biomasa. Las

especies clave son aquellas que están funcionalmente ligadas a un conjunto de especies y juegan un rol crítico en la estructura y/o el funcionamiento del ecosistema, de modo que si desaparecen, o si irrumpen en un ecosistema en donde no son nativas, tornan vulnerables a la extinción a otras especies de la comunidad. Entre las especies clave hay depredadores, mutualistas y grandes modificadores del ecosistema, llamados “ingenieros”. Los *recursos clave* son elementos del ecosistema indispensables para una o varias especies pero que se encuentran en baja disponibilidad frente a la alta demanda de utilización que tienen, por ejemplo sustratos de nidificación para ciertas aves, madrigueras para mamíferos, cavidades arbóreas, etc. También pueden resultar *clave* recursos cuya distribución sea muy puntual o restringida en el paisaje, como los abrevaderos para la fauna.

Estas especies y recursos clave son particularmente importantes en las decisiones de manejo de áreas naturales, un asunto por demás debatido en ecología. Existen básicamente dos aproximaciones que guían este tipo de decisiones: el *manejo ecosistémico* y el *enfoque centrado en especies*. El *manejo ecosistémico* pone en segundo plano a las especies o recursos y se centra en la conservación de los procesos ecológicos, como polinización, fijación de carbono y nitrógeno, entre otros, que regulan y sustentan el funcionamiento de un ecosistema. En cambio, cuando se fija la atención en especies de interés particular (*especies focales*) que se consideran importantes para la conservación del ecosistema, se desarrollan estrategias de conservación específicas. Entre las especies focales, están las que son particularmente vulnerables a la extinción, las indicadoras de ciertos estados del ecosistema, las representantes carismáticas de un ecosistema en particular (*especies bandera*) y las responsables de cambios físicos o procesos significativos en el ecosistema (*especies clave*), entre otras.

El concepto de especie clave resulta particularmente valioso porque unifica el en-

foque ecosistémico y el enfoque centrado en especies. La condición de especie clave puede, incluso, estar acompañada de otros perfiles (vulnerable, bandera, etc.) pero, a diferencia de las otras categorías de especie focal, las especies clave establecen interacciones que son relevantes para la supervivencia de muchas otras especies. A continuación desarrollaremos ejemplos de especies y recursos clave de la región andino-patagónica.

EL PICAFLOR RUBÍ, UN POLINIZADOR CLAVE

El bosque templado de Sudamérica austral es uno de los biomas templados que exhibe una de las frecuencias más altas de polinización realizada por animales (*biótica*), la relación mutualista más común en los ecosistemas terrestres (Capítulo 5). En estos bosques, las flores de alrededor del 85% de los géneros de plantas leñosas son visitadas, y presumiblemente polinizadas, por animales y cerca del 20% de estos géneros son visitados por la única especie de colibrí residente en estos bosques, el picaflor rubí (*Sephanooides sephanioides*), conocido como pigüda o piñuda en lengua mapuche. Esta fuerte incidencia de mutualismos de polinización es semejante a la encontrada para ecosistemas tropicales pero, a diferencia de lo que ocurre en éstos, las plantas del bosque templado austral interactúan con un número relativamente bajo de animales, otorgándoles a estos polinizadores un gran valor ecológico. Como ejemplo, la relación entre el número de especies de aves polinizadoras y el número de plantas polinizadas por éstas se encuentra entre las más bajas del mundo: un ave cada 10 especies de plantas en el Parque Nacional Nahuel Huapi y sus alrededores, un ave cada 14 plantas en la isla de Chiloé en Chile. En contraste con estos valores se pueden encontrar tres aves cada 13 plantas en bosques secos de Puerto Rico, seis aves cada 23 plantas en bosques

tropicales deciduos de Jalisco en México, cuatro aves cada nueve plantas en el chaparral y en bosques de coníferas de Arizona en Estados Unidos, 16 aves cada 13 plantas en selvas tropicales de Trinidad y Tobago, 14 aves cada 10 plantas en selvas secundarias de Costa Rica y nueve aves cada cinco plantas en las selvas tropicales de la isla de Trinidad.

En nuestro bosque templado hay aproximadamente 24 especies de plantas con flores polinizadas por aves, de las cuales cerca del 42% son especies exclusivas de este tipo de bosque. Estas especies, denominadas *or-*

nitófilas, presentan características comunes tales como flores de color rojo o anaranjado y de forma tubular, así como la producción de abundante **néctar** de baja concentración que sirve como atractivo para las aves que visitan las flores en busca de este preciado alimento (Capítulo 5). Los picaflores, incluido el picaflor rubí, prefieren los néctares con grandes cantidades de sacarosa, una de las tres azúcares que componen el néctar.

Aunque existen otras especies de aves que ocasionalmente pueden alimentarse del néctar floral y así transportar el polen de una flor a otra polinizándolas, el picaflor rubí

Recuadro 1. Bebederos en la ciudad

Vanina **Chalcoff**

La colocación de bebederos para la alimentación artificial de picaflores es una práctica cada vez más común en Bariloche, y puede tener efectos no sólo sobre la dinámica de las poblaciones del picaflor rubí sino también sobre la reproducción de las plantas que éste poliniza, especialmente el quintral ya que esta especie florece durante los duros meses invernales cuando el picaflor rubí explota intensivamente los bebederos artificiales. Por este motivo, un grupo de biólogos locales estudia el efecto que puede tener esta práctica, a largo plazo, en las poblaciones naturales de estas pequeñas aves. Se trata de un trabajo articulado entre profesionales del Club de Observadores de Aves Bariloche (COA), del Parque Nacional Nahuel Huapi, de la Universidad del Comahue, del CONICET y de la Sociedad Naturalista Andino Patagónica (SNAP), junto a colaboradores voluntarios y amantes de las aves. Para este estudio se utilizan los datos recolectados por voluntarios en toda la ciudad de Bariloche a través de censos, en los cuales se registran el número de picaflores machos y/o hembras que visitan el bebedero durante 10 minutos. Estos censos se realizan en simultáneo una vez por mes, en un día y horario establecido previamente.

Los resultados muestran que los bebederos son más frecuentados por picaflores machos (de corona roja) que por hembras y que al llegar la primavera ambos sexos dejan de usar los bebederos, probablemente debido a una mayor y más variada oferta alimenticia de plantas nativas en el bosque. Por lo tanto, el uso de bebederos artificiales durante los meses invernales parece complementar la escasa dieta natural del picaflor lo que le conferiría a esta especie una mayor probabilidad de sobrevivir al invierno y reproducirse. Además, la ausencia de uso de los bebederos a partir de la primavera muestra que los picaflores vuelven al bosque donde cumplen su rol como polinizadores de la flora nativa. Sin embargo, aún falta analizar el efecto de los bebederos sobre la reproducción del quintral el cual “comparte” en tiempo y espacio a su único polinizador con los bebederos.

Bebedero artificial para picaflores. Foto: R. Vidal-Russel.



es el único que las visita regularmente y poliniza a todas (Capítulo 5). Este picaflor, representante más austral de su familia en Sudamérica, puede encontrarse a lo largo de todo el bosque andino-patagónico. Durante el invierno, se desplaza hacia latitudes y altitudes más favorables, especialmente hacia hábitats donde crece el quintral (*Tristerix corymbosus*). Esta planta **hemiparásita** es la única especie del bosque templado austral que florece en el invierno, constituyendo así el único recurso alimentario para el picaflor rubí durante este período crítico del ciclo de vida. En los últimos años se ha hecho cada vez más frecuente ver estos picaflores en la ciudad aprovechando los bebederos que la gente coloca en sus casas, principalmente durante el invierno cuando su alimento es escaso (Recuadro 1). Todas las características mencionadas para el picaflor rubí lo indican como una especie clave en la reproducción de muchas plantas del bosque templado austral. La disrupción o alteración de este proceso mutualista, imprescindible para el funcionamiento del ecosistema, podría tener consecuencias negativas para la flora ornitófila, así como efectos sobre la biodiversidad y la conservación de esta biota única.

LAS AVES COMO CONTROLADORES NATURALES

En los sistemas naturales, las especies regulan sus poblaciones a través de procesos dinámicos que involucran interacciones con otras especies y con el ambiente. Estos procesos permiten que las comunidades biológicas establezcan niveles de equilibrio en sus poblaciones en donde unos organismos regulan a otros a través del consumo, favoreciendo la estabilidad y el mantenimiento de la diversidad biológica.

Estos *controladores naturales* resultan muy importantes como reguladores de poblaciones que podrían aumentar exponencialmente, con efectos inciertos para el ecosistema y efectos perjudiciales para el hombre como

por ejemplo, las plagas (Capítulo 7). Muchos de estos organismos actúan mediante la depredación, aunque también existen otras formas de control, como las enfermedades (patógenos), la competencia, etc. Para ejercer un efectivo control, los depredadores deben consumir una alta proporción de la especie a controlar, sea ésta perjudicial o simplemente capaz de rápidos aumentos poblacionales, y deben haber desarrollado estrategias de obtención o cacería adaptadas a las defensas de la presa. Dos ejemplos de controladores naturales a nivel mundial son: los pájaros carpinteros y las aves rapaces.

Los pájaros carpinteros son los controladores naturales por excelencia de los insectos que viven debajo de la corteza o en el interior de los árboles (larvas xilófagas o “taladros”). Las larvas de algunas especies de insectos, en general de escarabajos y mariposas, se alimentan de la madera de los árboles, produciendo galerías que debilitan su tejido de sostén. Además esas galerías propician la entrada de hongos pudridores de madera. Estas larvas, consideradas “agentes de daño” desde el punto de vista maderero-forestal, producen un deterioro sanitario progresivo que contribuye, a lo largo de la vida de los árboles, a ablandar su leño y debilitarlo hasta favorecer su quiebre por efecto de vientos o por el peso de la nieve acumulada. Además, los estadios adultos de las larvas de varias especies consumen hojas de los mismos árboles, con lo cual una misma especie de insecto puede ser consumidora de diferentes tejidos vitales para los árboles en distintos estadios de su desarrollo.

En los bosques de la Patagonia, el carpintero gigante (*Campephilus magellanicus*) es el principal consumidor de larvas xilófagas características de los *Nothofagus* y presentes, en menor medida, en otros árboles (Figura 2). Esto se debe a que posee adaptaciones anatómicas que le permiten alcanzar las larvas de gran tamaño (muchas veces del tamaño de un dedo meñique humano) que viven en lo profundo de los troncos y que constituyen la mayor parte de su dieta. Los



Figura 2: Carpintero gigante excavando un hueco de acceso a una galería con larvas xilófagas. Foto: M. Lammertink.

elementos clave en este proceso son el pico, las patas y la cola. Los dos últimos, son utilizados para afirmar el cuerpo a fin de poder golpear con fuerza la madera. Una vez abierto el acceso a la galería, es la lengua el elemento importante para la alimentación. La lengua es muy larga y distensible, está provista de pequeñas barbas revestidas de una sustancia pegajosa segregada por las glándulas salivales y termina en una especie de arpón utilizado para capturar artrópodos. Por lo tanto, estas aves altamente especializadas cumplen un rol muy importante en los ecosistemas que habitan ya que regulan las poblaciones de insectos, reduciendo el impacto causado por larvas xilófagas en la corteza y en la madera, y por los adultos, en las hojas.

Así como los carpinteros son a nivel mundial los principales consumidores de larvas

xilófagas, las aves rapaces son importantes controladores naturales de roedores. Los búhos y lechuzas se caracterizan por ser excelentes cazadores de presas móviles como los ratones. Estas aves están activas principalmente de noche, por lo que se las denomina rapaces nocturnas. Este hábito las torna muy eficientes en la captura de ratones, ya que la mayoría de ellos son también nocturnos.

Las ratas y ratones constituyen uno de los grupos animales más numerosos del planeta debido a su capacidad de adaptación y a su gran potencial reproductivo ya que se reproducen varias veces por año con camadas numerosas. Existen variedades domésticas (ratas y lauchas) que, siendo de origen asiático, se han expandido junto con el hombre, aprovechando los recursos (alimento, refugio, etc.) que éste les provee. Hay también una amplia variedad de ratones silvestres que ocupan variados ambientes y que, también entran a las viviendas y lugares usados por el hombre en busca de granos, restos de comida y otros recursos. Esta cercanía entre los ratones y las personas puede ser peligrosa ya que muchos roedores son transmisores de enfermedades que entran dentro de la categoría de las zoonosis de modo que hay campañas de prevención orientadas principalmente a evitar el contacto con los roedores ya que su eliminación es prácticamente imposible. Sin embargo, hay una herramienta que es poco conocida y por lo tanto subestimada, que es el control efectivo que ejercen sobre estos animales sus enemigos naturales: los búhos y las lechuzas. Por ejemplo, el ratón colilargo (*Oligoryzomys longicaudatus*), reservorio del hantavirus en la región cordillerana patagónica, es una especie de hábitos trepadores, lo que lo hace mucho más vulnerable ante depredadores aéreos, como las lechuzas o los búhos que atacan desde arriba, mientras que prácticamente no es consumido por depredadores terrestres, como el zorro. Así lechuzas y búhos, al controlar las poblaciones de estos roedores, cumplen un rol muy importante entre nosotros (Figura 3).



Figura 3: Búhos y lechuzas que habitan los bosques andino-patagónicos: caburé o chuncho consumiendo un roedor (a), lechuza de los campanarios (b), concón o lechuza bataráz, la más eficiente consumidora de ratón colilargo (c), Fotos: J. Grosfeld; R. Moller Jensen y G. Ignazi.

LA VIDA EN LOS HUECOS DE LOS ÁRBOLES

Hasta aquí, parecería que un rol clave sólo puede ser ejercido por organismos que afectan a otros mediante el despliegue de ciertos comportamientos como la polinización o la depredación. Sin embargo, existen seres vivos que alteran significativamente la supervivencia de otros solamente con estar presentes. Un ejemplo son los árboles, que no sólo brindan servicios al ecosistema tales como captación de carbono, fijación de suelo o retención de agua sino que también ofrecen micrositios que son clave para la flora y fauna que cohabita con ellos. Además de sostener la vida de organismos que se relacionan con su follaje, las cavidades de los troncos de muchas especies arbóreas son clave para la supervivencia de vertebrados que utilizan huecos de troncos y ramas para reproducirse y refugiarse. Los huecos en árboles son cavidades semi-cerradas que se forman por degradación (*cavidades naturales*) o que son excavadas por animales en el tronco o ramas principales (Figura 4) y son un rasgo prominente de todos los bosques del mundo.

Diferentes grupos de animales han evolucionado hacia el uso de huecos arbóreos y hoy forman **gremios** característicos de los ecosistemas boscosos del planeta. Estos gremios casi siempre son dominados por aves, los mamíferos ocupan un segundo lugar y se desconoce el aporte real de grupos me-

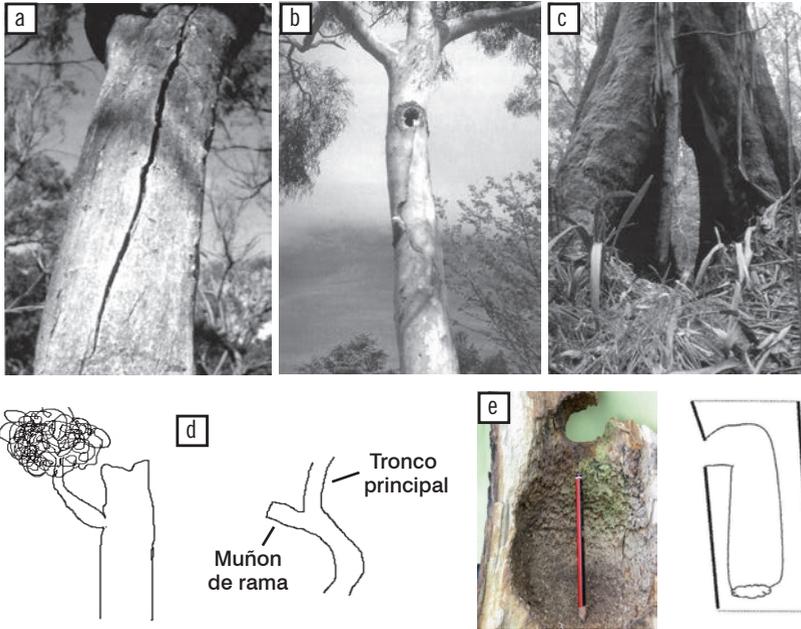


Figura 4: Diferentes tipos de cavidades que se pueden encontrar en árboles. Entre las cavidades naturales se observan: grietas (a), lesiones por ramas caídas (b), huecos entre raíces (c) y muñones de ramas partidas o tocones (d). Los huecos excavados por pájaros carpinteros (e) suelen presentar una cámara interior de forma cilíndrica excavada en sentido descendente y una pequeña bóveda superior. La entrada es pequeña en relación al tamaño de la cavidad. Fotos: a, b y c con permiso de P. Gibbons y D. Lindenmayer, y de SCIRO Publishing); Foto: V. Ojeda.

nos conspicuos tales como anfibios, reptiles, invertebrados y hongos. Desde un punto de vista funcional, las especies usuarias de cavidades arbóreas corresponden a dos tipos: las que tienen la capacidad de excavar (*usuarias primarias*) y las que utilizan huecos preexistentes, naturales o excavados por las primeras (*usuarias secundarias*).

Considerando todos los bosques del planeta, de un 10 a un 30% de las especies de aves y de un 15% a un 30% de las especies de vertebrados utilizan cavidades en árboles. Llamativamente, en los bosques andino-patagónicos esta proporción representa casi el 50%, lo que implica que unas 47 especies de aves son consideradas *huequeras* (Figura 5).

Las especies arbóreas nativas con mayor propensión al ataque por agentes de degra-

dación serían las más relevantes para la conservación de los usuarios de huecos. Entre las existentes en la Patagonia, las más vulnerables son la lenga (*Nothofagus pumilio*) y el ñire (*N. antarctica*), dos especies caducifolias, que pueden mostrar hasta un 85% o más del volumen total de madera con pudriciones. Las pudriciones atacan sus troncos facilitando la formación de oquedades de variada localización, forma y tamaño. En concordancia con esto, las especies huequeras, y en particular las *excavadoras*, utilizan masivamente la lenga y el ñire, y en menor medida las demás especies forestales, en particular otros *Nothofagus*. Estas cavidades, que se consideran deficiencias desde el punto de vista silvicultural, constituyen un importante recurso del hábitat del que dependen muchas de las especies de la fauna patagónica.

Tipo de usuario y de uso	Grupo ornitológico	Especie	Forma típica del nido	Alimentación principal	¿Residente invernal?
Excavador	Paseriformes (pajarillos)	Picolezna <i>Pygarhichas albogularis</i>		Artrópodos	Sí
		Carpintero bataraz <i>Picoides lignarius</i>		Artrópodos	Sí
Nidificación y refugio	Pájaros Carpinteros	Pitío <i>Colaptes pitius</i>		Artrópodos, frutos	Sí, a menores altitudes
		Carpintero gigante <i>Campephilus magellanicus</i>		Artrópodos	Sí
Usuario secundario	Paseriformes (pajarillos)	Golondrina patagónica <i>Tachycineta leucopyga</i>		Artrópodos	No
		Ratona o ratonera <i>Troglodytes aedon</i>		Artrópodos	No
		Rayadito <i>Aphrastura spinicauda</i>		Artrópodos	Sí
		Remolineras (2 especies) <i>Cinclodes</i> sp.		Artrópodos	Sí
		Zorzal patagónico* <i>Turdus falcklandii</i>		Frutos, artrópodos, semillas, partes verdes	Sí
		Chuca* <i>Scelorchilus rubecula</i>		Artrópodos, Frutos	Sí
		Huet-huet <i>Pterotochos tarnii</i>		Artrópodos, ¿frutos?	Sí
		Churrín andino <i>Scytalopus magellanicus</i>		Artrópodos, ¿frutos?	Sí
		Comesebo andino* <i>Phrygilus patagonicus</i>		Frutos y semillas	Sí
		Jotes	Jote cabeza negra* <i>Coragyps atratus</i>		Carroña
Patos	Pato barcino* <i>Anas flavirostris</i>		Materia vegetal	No	
	Pato de los torrentes* <i>Mareca armata</i>		Artrópodos	Sí	
Loros y cotorras	Cachaña <i>Enicognathus ferrugineus</i>		Frutos, semillas, partes verdes	Sí, se desplaza localmente	
Usuario secundario	Búhos y lechuzas	Tucúquere o búho* <i>Bubo magellanicus</i>		Vertebrados, Artrópodos	Sí
		Lechuza de campanario* <i>Tyto alba tuidara</i>		Vertebrados	Sí
Nidificación y refugio		Lechuza bataraz o concón <i>Strix rufipes</i>		Vertebrados, artrópodos	Sí
		Chuncho o Caburé <i>Glauclidium nanum</i>		Vertebrados, artrópodos	Sí
Halcones	Halconcito colorado <i>Falco sparverius</i>		Artrópodos, vertebrados	Sí	
Usuario secundario, refugio	Picaflores	Picaflor rubí* <i>Sephanoides sephanoides</i>		Néctar, artrópodos	Sí, con alimento artificial o bien hibernando
Usuario secundario ¿Uso?	Mamíferos	Monito de monte (marsupial) <i>Dromiciops australis</i>		Frutos, artrópodos	Sí, hiberna
		Roedores (varias especies)		Variado	Sí
		Murciélagos (varias especies)		¿Artrópodos?	Sí
		Reptiles	Lagartijas (varias especies)		Artrópodos

Figura 5: Fauna de vertebrados usuaria de cavidades arbóreas en los bosques andino-patagónicos.

*Aves que utilizan huecos en otros sustratos, además de cavidades en árboles.

LOS INGENIEROS DEL ECOSISTEMA

Todas las especies interactúan en algún grado con el ambiente físico que las rodea. Por ejemplo, un árbol hace sombra y modifica la temperatura bajo su copa, un gran mamífero puede compactar el suelo a su paso, un musgo puede afectar la humedad relativa del sustrato donde se encuentra. Sin embargo, algunas especies alteran o crean nuevas estructuras de manera tal que generan un ambiente heterogéneo y afectan en forma considerable la distribución, abundancia y reproducción de otras especies. A estas especies se las ha llamado “ingenieras ecológicas”, aludiendo al efecto que las infraestructuras creadas por los ingenieros poseen sobre el ambiente.

Las “obras de ingeniería” pueden ser positivas o negativas para la abundancia y riqueza de otras especies, eso depende del origen de la especie ingeniera (nativa o exótica), de la magnitud o clase de sus efectos, y de la escala espacial a la cual se analizan sus consecuencias. En la Patagonia hay muchas especies ingenieras entre las cuales podemos citar a los castores, las plantas en forma de cojín, las hormigas cortadoras de hojas y los pájaros carpinteros.

El castor americano (*Castor canadensis*) es un roedor introducido en el sur de la Patagonia donde actúa como especie ingeniera realizando modificaciones de magnitudes extraordinarias a su entorno. Es uno de los pocos animales que puede cortar árboles maduros, y en consecuencia, saca más vegetación de la que consume. En su hábitat natural, en Norteamérica, obtiene provecho de árboles de crecimiento rápido, como álamos y sauces, que utiliza para la construcción de diques. Estos diques generan humedales, incrementando la retención de nutrientes y la diversidad de plantas, animales y hábitats. Sin embargo, cuando este roedor hace sus obras de ingeniería en las regiones que ha invadido, éstas pueden generar grandes impactos negativos. En los bosques templados de Argentina y Chile la mayoría de

las especies de árboles son de crecimiento lento, siendo muy perjudicadas por el corte que hacen los castores. Sumado a ello, los innumerables claros generados por la caída de estos árboles alteran el régimen de temperatura y precipitaciones, lo cual desestabiliza el suelo y causa erosión. Además del corte de árboles, las inundaciones causadas por los diques construidos por este roedor, generan importantes cambios en la ecología de los ecosistemas de Tierra del Fuego, donde el castor canadiense se encuentra en altas densidades. Sin embargo, algunas especies se ven beneficiadas por estas modificaciones y, de hecho, hay peces introducidos y ciertas aves migratorias que utilizan los nuevos humedales.

Otro ejemplo menos emblemático, pero no menos relevante, es el papel de las plantas en forma de cojín, frecuentes en los ambientes alto-andinos de Chile y Argentina. Estas plantas atemperan la gran amplitud térmica diaria típica del clima de alta montaña ya que en su interior se reduce la diferencia entre las sofocantes temperaturas del día y las gélidas temperaturas de la noche. Al mismo tiempo, incrementan la humedad relativa del suelo. Estas características favorecen el establecimiento de ciertas especies de plantas herbáceas que no podrían existir si crecieran en el suelo desnudo, por lo que se las llama plantas nodrizas (Capítulo 3). En consecuencia, las plantas en forma de cojín, al modificar el medio donde habitan, varían la composición de la comunidad vegetal de alta montaña e incrementan la diversidad de plantas a escala de paisaje.

Las hormigas cortadoras de hojas son otro ejemplo de cómo organismos con cuerpos milimétricos pueden generar grandes cambios en el ambiente donde viven. Por ejemplo, en Brasil los nidos de las especies del género *Atta* pueden abarcar una superficie equivalente a la de un departamento de un ambiente (30 m²), alcanzar profundidades de hasta 7 metros, y poseer hasta 500 cámaras subterráneas comunicadas por numerosos túneles. Estas hormigas colectan

hojas de una gran variedad de plantas y las transportan hacia el interior de su nido. Con ese material vegetal cultivan un hongo que sirve de alimento para gran parte de la colonia. Como producto de este proceso, generan muchos desechos orgánicos que depositan en cavidades internas o sobre el suelo, dependiendo de la especie de hormiga. Estos basureros son hasta 80 veces más ricos en nutrientes que los suelos adyacentes. El gran movimiento de suelo producido al construir y mantener sus hormigueros y la generación de un nuevo sustrato rico en nutrientes como sus basureros, afectan la abundancia, distribución y reproducción de la vegetación.

En la región más seca de la Patagonia hay una sola especie de hormiga cortadora de hojas, *Acromyrmex lobicornis*, que se ha ganado el título de “ingeniera”. Esta especie, al igual que otras cortadoras de hojas, genera grandes cantidades de basura orgánica rica en nutrientes que deposita en montículos alrededor de sus nidos (Capítulo 8). La presencia de estos basureros afecta notablemente el crecimiento, la abundancia y reproducción de varias especies de plantas, especialmente de dos especies de cardos que son muy abundantes en el área donde habitan las hormigas (Capítulo 7). Mediciones de campo y experimentos en invernadero han de-

mostrado que los cardos que se establecen en los basureros crecen más y se reproducen mejor porque poseen más inflorescencias y más semillas que aquellos que crecen en el suelo. Sin embargo, el efecto de las hormigas cortadoras no termina en los cardos.

Los cardos albergan una gran cantidad de pulgones que se alimentan de su savia y como producto de su ingesta excretan una sustancia azucarada que es muy apetecida por varias especies de hormigas melívoras (no cortadoras), quienes buscan activamente a estos pulgones para acceder a sus excreciones. Metafóricamente hablando, los pulgones son como ganado para estas hormigas. Las hormigas melívoras recorren los cardos cuidando a sus pulgones, extraen sus excreciones (o sea, ¡los ordeñan!), los limpian y los protegen de eventuales depredadores (Figura 6). Por lo tanto, las modificaciones generadas en los cardos, como consecuencia de crecer en un mejor sustrato (sobre basureros) se trasladan a los pulgones que los colonizan y a las hormigas melívoras.

Los cardos que crecen en los basureros de las hormigas cortadoras poseen más hojas, que son más apetecibles porque poseen más nitrógeno foliar, y más inflorescencias que aquellos cardos que crecen en el suelo. Los pulgones y las hormigas melívoras responden positivamente a estos cambios ya que



Figura 6: Hormigas melívoras “ordeñando” a pulgones en plantas. Fotos: M. N. Lescano.

los cardos que crecen sobre basureros poseen una mayor densidad de pulgones y la mayor disponibilidad de pulgones incrementa las visitas de las hormigas que los atienden, y permite que más especies de hormigas se alimenten de este recurso.

Así las hormigas cortadoras de hojas no sólo actúan como especies ingenieras, modificando el medio y afectando a la vegetación, sino que sus efectos se propagan también a otros organismos. En este caso, a los pulgones que se alimentan de las plantas y a otras especies de hormigas que se alimentan de los pulgones. Este ejemplo ilustra cómo los cambios que realizan las especies ingenieras pueden propagarse a lo largo de la cadena trófica afectando la abundancia y riqueza de los organismos que la componen.

Así como en la estepa existen pequeños ingenieros cuyas grandes obras pueden producir cambios en otras especies, en el bosque habitan ingenieros forestales capaces de excavar huecos en los árboles que benefician a muchas otras especies. Las cavidades en los árboles son un recurso central para muchos animales del bosque. Los usuarios de cavidades dependen de ellas para, al menos, una función vital, ya sea esta reproducción, descanso, refugio, escape de depredadores o alimentación (Figura 8). Sin embargo, no

todos los usuarios de cavidades pueden generarlas. Existen cuatro especies de aves, endémicas y residentes anuales, que tienen la capacidad de horadar cavidades en los árboles del bosque andino-patagónico: el picolezna (*Pygarrhichasal bogularis*) y tres carpinteros (bataraz, pitío y gigante). Las dimensiones de las cavidades excavadas por estas especies reflejan su tamaño corporal, así el carpintero gigante es el de mayor tamaño corporal y, por ende, produce las cavidades más voluminosas (Figura 5). Es por lo tanto, el excavador con mayor potencial como proveedor de cavidades útiles

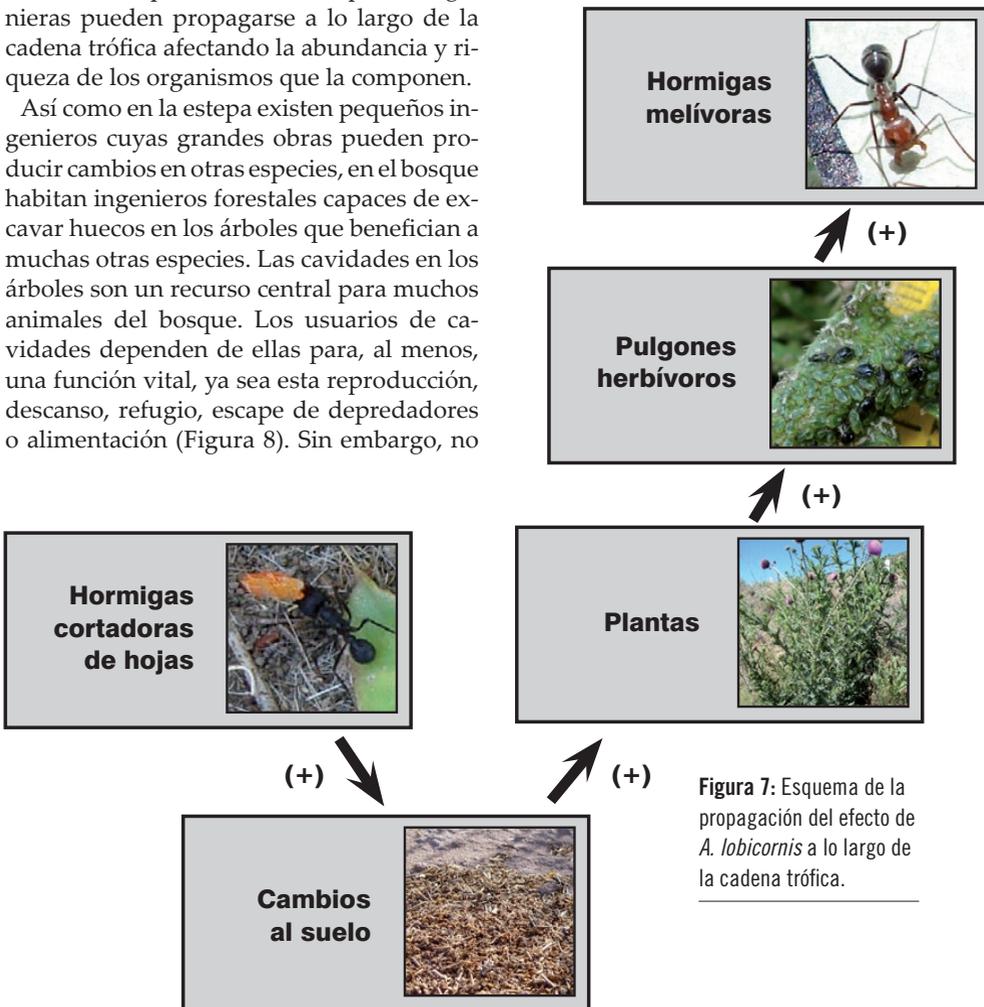


Figura 7: Esquema de la propagación del efecto de *A. lobicornis* a lo largo de la cadena trófica.

para *usuarios secundarios*, que utilizan las cavidades naturales o las producidas por los excavadores. Las especies que se benefician de los huecos excavados por los ingenieros forestales son por ejemplo, el halconcito colorado (*Falco sparverius*) y el coludito cola negra (*Leptasthenura aegithaloides*) que utilizan nidos hechos por pitíos (*Colaptes pitius*), o la golondrina patagónica (*Tachycineta leucopyga*) que suele usar cavidades excavadas por el picolezna o el carpintero bataraz (*Picoides lignarius*). Por lo tanto, los excavadores son esenciales ya que proveen el com-

ponente estructural fundamental para las aves usuarias de cavidades, sobre todo en bosques jóvenes, que son pobres en huecos naturales. Tan es así que en lengales jóvenes o de edad intermedia las cachañas usan el doble de huecos del carpintero gigante que en lengales sobremaduros con abundantes árboles senescentes y muertos (Figura 9). De esta manera, los ingenieros forestales, al regular la disponibilidad de recursos para otras especies, modificando, manteniendo y creando huecos, constituyen un componente fundamental de los ecosistemas boscosos.

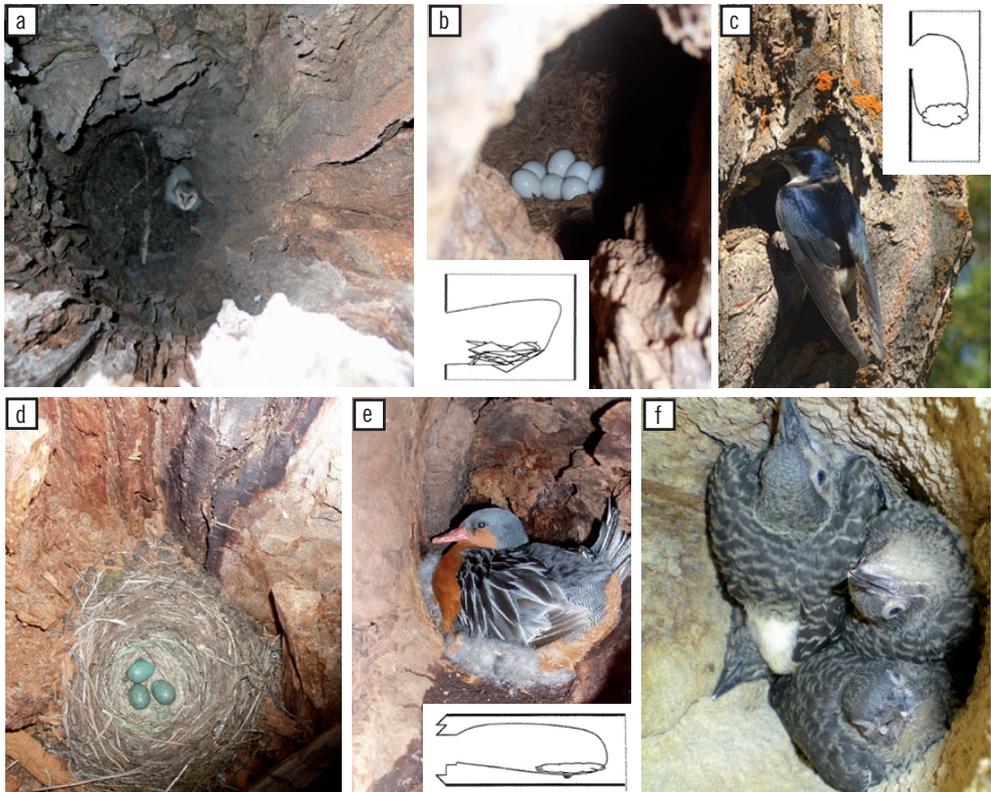


Figura 8: Localización, forma y exposición de nidos de especies usuarias de cavidades arbóreas en los bosques andino-patagónicos. Ejemplos en huecos naturales se presentan con la lechuza de los campanarios en un gran tocón hueco (a), la cachaña en gran pudrición en cicatriz de fuego (b), la golondrina patagónica en pequeña oquedad por caída de rama (c), el zorzal patagónico en base de árbol ahuecada (d) y el pato de los torrentes en tocón de rama horizontal partida (e). Como ejemplo de nidos excavados se muestra uno de pitío con numerosos pichones (f). Fotos: V. Ojeda; G. Ignazi; y G. Antolín.

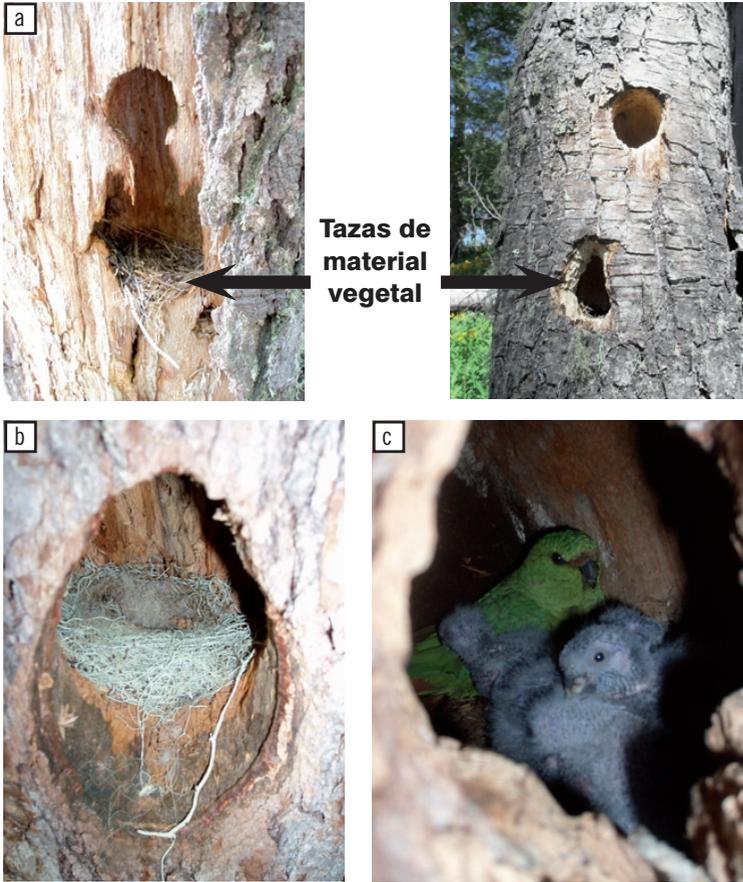


Figura 9: Cavidades (rotas en su base) del carpintero bataraz ocupadas por usuarios secundarios (a); cavidad incompleta de carpintero gigante ocupada por un usuario secundario, el comesebo patagónico (b) y nido activo de cachañas en vieja cavidad de carpintero gigante (c). Fotos: V. Ojeda.

Los cuatro ejemplos anteriormente descritos ilustran cómo las especies ingenieras, al modificar el ambiente físico u otros organismos pueden afectar de forma crucial la abundancia y distribución de otras especies en un ecosistema.

INTERACCIONES TRÓFICAS

Las interacciones tróficas o alimentarias ocurren cuando diferentes organismos se relacionan entre sí por medio del consumo de unos sobre los otros. Teniendo en cuenta la forma en la que obtienen la energía y los nutrientes necesarios para su subsistencia, las especies se agrupan en niveles tróficos:

productores (plantas), herbívoros, carnívoros y descomponedores. Independientemente de cuál sea el alimento, las interacciones tróficas (herbivoría, depredación, parasitismo) redundan en un beneficio para el consumidor (*efecto positivo*) y en un perjuicio para la presa (*efecto negativo*). Esos efectos se pueden medir en términos de crecimiento, supervivencia o reproducción (entendida como cantidad de descendencia viable) de los individuos de las especies involucradas.

Sin embargo, no todas las interacciones tróficas son letales para la presa. En muchos casos, como cuando un herbívoro come parte de una planta, el consumidor daña a su presa sin causarle la muerte, al menos en el corto plazo. En otros casos, el consumidor

produce una señal ambiental, como algún olor o sonido, que indica la existencia de un riesgo para la presa. La presa, a su vez, reacciona modificando su comportamiento para evitar el encuentro con su enemigo natural, por ejemplo, buscando refugio. Ese comportamiento puede resultar en un efecto negativo para la presa si su capacidad de procurarse alimento y, por lo tanto, su balance energético se ven alterados por la respuesta de evasión al predador. Desde el punto de vista del consumidor, la respuesta de evasión de la presa suele determinar la necesidad de ir en busca de otras presas. Tal es el caso de los herbívoros que evitan alimentarse de plantas capaces de producir potentes defensas químicas compuestas por sustancias tóxicas o que confieren un sabor desagradable a las hojas. Desde el punto de vista evolutivo, pueden resultar beneficiosas para los consumidores las estrategias que les permiten sobreponerse a los mecanismos de defensa de sus presas, generándose un proceso recíproco de selección de caracteres en las poblaciones de la presa y del consumidor conocido como *coevolución*. Por lo tanto, las interacciones tróficas constituyen fuerzas de selección natural que benefician determinados caracteres de las especies mediante un proceso evolutivo.

El análisis de las interacciones entre especies (*interespecíficas*) se ha focalizado tradicionalmente en las relaciones establecidas entre pares de especies aislados. Esta simplificación ha sido de gran valor para el desarrollo de modelos matemáticos que simulan el comportamiento dinámico de poblaciones y permiten evaluar las consecuencias de las interacciones en el largo plazo (Capítulos 3, 4 y 5). En esa concepción, la interacción entre dos especies depende exclusivamente del comportamiento de ambas, es decir que su resultado no es afectado por la intervención de ninguna otra especie. En esos casos las interacciones son directas y un buen ejemplo es la depredación.

Sin embargo, recientemente los ecólogos han comprendido que en la naturaleza es

muy frecuente que la presencia de una especie modifique la interacción entre otras dos. En otras palabras, la dinámica de las comunidades se caracteriza por un gran número de interacciones indirectas, que implican que el efecto de una especie sobre otra es mediado por la abundancia o el comportamiento de una tercera especie (Figura 1). Así, en experimentos diseñados para evaluar el papel de las interacciones directas en la organización de las comunidades, fueron percibidos cambios inesperados en la abundancia de otras especies. Por ejemplo, se observó que la ausencia de un depredador **generalista** podía inducir una reducción en la diversidad de especies de presas y transformar comunidades multiespecíficas en comunidades monopolizadas por unas pocas especies. Por otro lado, la introducción accidental o intencional de un depredador, al disminuir la abundancia de herbívoros, podía conllevar un mayor crecimiento de las plantas en la comunidad. Estas evidencias indicaron que la capacidad para predecir el comportamiento dinámico de las comunidades era limitada porque se ignoraba la existencia de las interacciones indirectas. Recientemente, se ha demostrado que el número de interacciones indirectas aumenta exponencialmente con el número de especies en la comunidad, por lo tanto, se trata de elementos inseparables de la organización de las comunidades bióticas.

Las especies viven espacialmente agrupadas en comunidades y dependen del medio físico que las rodea de modo que pueden ser afectadas no sólo por otras especies, sino también por factores abióticos que producen efectos indirectos (Figura 10). Para ilustrar este concepto tengamos en cuenta dos especies (E_1 y E_2) que interactúan entre sí, cualquiera sea el tipo de interacción, por ejemplo, depredación, competencia o polinización, y un factor abiótico (F) como ser fuego, nutrientes, etc., que afecte directamente a E_2 e indirectamente a E_1 a través de la interacción entre E_1 y E_2 . Cabe destacar que si bien los efectos indirectos no son *in-*

Recuadro 2. Semillas y frutos frente a disturbios

Yamila Sasal

La producción de frutos y semillas es un proceso esencial en el ciclo de vida de las plantas ya que de ella depende la descendencia de una planta por lo tanto, las interacciones donde intervienen depredadores y dispersores de semillas afectan la demografía de las poblaciones vegetales. Cuando las semillas todavía están conectadas con la planta madre, representan un recurso abundante y espacialmente agregado para los depredadores. Para la planta las consecuencias de la depredación de semillas en estas condiciones (*pre-dispersión*) son similares a producir poca descendencia. Este tipo de depredación suele ser llevada a cabo por insectos pequeños, de ciclos de vida cortos y muy especializados como algunos escarabajos, moscas, avispas y mariposas que generalmente sincronizan su ciclo de vida con la fructificación de la planta de la cual se alimentan.

Los **disturbios** pueden afectar la depredación de frutos y semillas mediante efectos directos e indirectos y, diferentes disturbios, pueden actuar en forma conjunta haciendo sus efectos complejos e impredecibles. En un bosque mixto de ciprés (*Austrocedrus chilensis*) y coihue (*Nothofagus dombeii*) se evaluó el efecto del fuego y el ganado sobre la depredación de frutos y semillas en el michay (*Berberis darwinii*). Se midió el porcentaje de frutos y de semillas depredadas en plantas que crecían en un bosque quemado y en un bosque no quemado, ambos con ganado.

Allí se encontró que en las dos situaciones la depredación de semillas fue menor en presencia de ganado pero debido a dos mecanismos diferentes. En el bosque quemado el efecto del ganado fue directo posiblemente debido al consumo de flores y/o frutos. En cambio, en el bosque no quemado, el efecto del ganado fue indirecto vía su efecto sobre la depredación de frutos que puede producirse debido a cambios en la producción, fenología o química de los frutos que afectan la atracción de la planta o por efectos sobre las poblaciones de insectos.

A su vez, el fuego, por mecanismos aún no conocidos, disminuyó en menor medida depredación de frutos y en mayor medida la depredación de semillas. Quizás los cambios estructurales que ocasiona el fuego sobre el bosque hacen a los insectos depredadores de semillas más sensibles al efecto del ganado que los depredadores de frutos. El conocimiento de la identidad de estos depredadores y su historia natural ayudará a determinar los mecanismos mediante los cuales el fuego interactúa con el ganado afectando a estas poblaciones.

Es interesante destacar que el fuego incrementó el efecto negativo del ganado sobre la depredación de semillas, es decir el ganado en el bosque quemado redujo la depredación de semillas. Desde el punto de vista de la planta, el michay incrementaría su adecuación en sitios incendiados con presencia de ganado, ya que una disminución en la depredación de semillas implica mayor descendencia para la planta.

teracciones como las que hemos referenciado hasta aquí, son muy comunes en los sistemas naturales (Recuadro 2).

La acumulación de evidencias experimentales sobre interacciones indirectas ha permitido proponer una serie de “diseños” de interacciones que se repiten en diferentes ecosistemas, ya sea en uno o distintos niveles tróficos (Figura 11). De este modo, es posible imaginar la estructura de una comunidad como una serie de módulos que con-

tienen subconjuntos de especies conectados por patrones de interacción conocidos. Entre los diseños más comunes se encuentra el de *consumidor clave* que ocurre cuando una determinada especie (depredador o herbívoro) reduce la biomasa de la especie de la cual se alimenta, favoreciendo el crecimiento de otras especies que eran excluidas por competencia. Se ha observado que este tipo de efectos indirectos positivos (Figura 11) aumenta la diversidad de especies de pre-

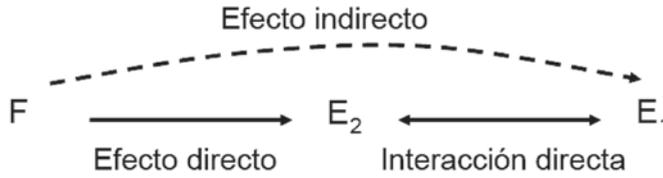


Figura 10. Efecto indirecto de un determinado factor abiótico (F) sobre la especie 1 (E₁), a través de la interacción entre la especie 2 (E₂) y la especie 1 (E₁).

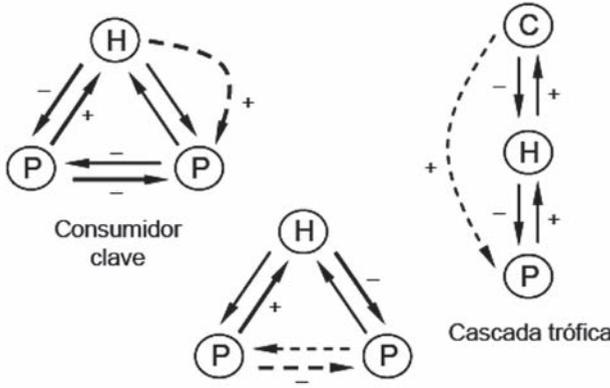


Figura 11: Diseños de redes tróficas simplificadas que involucran diferentes tipos de interacción indirecta entre plantas (P), herbívoros (H) y carnívoros (C). Las flechas representan efectos directos (líneas llenas) e indirectos (líneas cortadas) y apuntan en la dirección del organismo receptor del efecto. El grosor de la flecha se refiere a la intensidad relativa del efecto; los signos denotan si la interacción beneficia (+) o perjudica (-) al receptor.

sas en una comunidad. A continuación describiremos y ejemplificaremos interacciones indirectas que son comunes en los bosques andino-patagónicos.

COMPETENCIA APARENTE

Una forma de interacción frecuente en la naturaleza es la *competencia aparente* entre especies de presas que no compiten por los recursos entre sí, pero son atacadas por un mismo consumidor generalista. Este tipo de interacción se manifiesta cuando la presencia de una especie presa tiene un efecto indirecto negativo sobre otra especie presa a través de un aumento en la densidad del depredador compartido (Figura 11). El mecanismo de interacción involucra la oferta de alimento extra para el depredador por parte de una o ambas especies presa. A su vez, la *competencia aparente* puede ser *trófica*

cuando una especie vegetal ofrece alimento a un consumidor generalista que puede consumir lo ofrecido por otra especie de planta asociada espacialmente a la primera. O bien, la competencia aparente puede ser *no trófica* cuando una especie vegetal ofrece refugio o hábitat para un consumidor (granívoro o herbívoro) de otra especie vegetal asociada espacialmente a la primera. La competencia aparente puede llevar a la exclusión de la presa más susceptible y a la segregación espacial de distintas presas, en forma análoga a la competencia por recursos.

Este tipo de interacción indirecta ocurre en los bosques andino-patagónicos. En bosques mixtos, por ejemplo de ciprés y coihue, puede darse competencia aparente entre las semillas de ciprés y coihue. Las semillas de ciprés son generalmente más consumidas por los roedores que las semillas de coihue debido a que son más grandes y nutritivas (mayor proporción de lípidos y

Recuadro 3. Escarabajos, cipreses y arbustos

Thomas Kitzberger, Noemí C. Mazía y Enrique J. Chaneton

Los arbustos del **ecotono** bosque-estepa del norte de la Patagonia crean microhábitats favorables para el **reclutamiento** de plántulas de ciprés, así como para una gran variedad de artrópodos, en particular escarabajos y escorpiones. En un trabajo reciente identificamos dos especies de escarabajos, que además de ser *detritívoros*, es decir, que comen hojas y materia orgánica en descomposición de los arbustos, son activos depredadores de plántulas de ciprés. Uno de ellos, *Nyctelia rotundipennis* es un escarabajo muy común, diurno, que recorre lugares abiertos aunque durante días muy cálidos se refugia bajo arbustos o bajo tierra. El otro es *Emmalodera obesa*, un escarabajo más pequeño y aún más abundante, difícil de ver por ser de hábito nocturno.

En el campo observamos que cuando se realizaban siembras o trasplantes de ciprés, las plántulas recién emergidas eran activamente consumidas y muertas por estos escarabajos que consumían todas sus hojas o que las cortaban desde el tallo. En trabajos anteriores se había comprobado que los arbustos facilitan el establecimiento de plántulas de ciprés en el ecotono bosque-estepa del norte de la Patagonia (Capítulo 2). Entonces, en un nuevo experimento, nos propusimos conocer si los arbustos proporcionan también un microhábitat favorable para los escarabajos, disminuyendo indirectamente la supervivencia del ciprés. En otras palabras, analizamos si el arbusto, además de favorecer el establecimiento de ciprés tiene también un efecto indirecto negativo sobre esta especie, al proveer hábitat para los escarabajos.

A través de trampeos de escarabajos encontramos que los mismos se concentran debajo de los arbustos, mientras que su abundancia disminuye marcadamente en el suelo desnudo. Estos resultados nos sugirieron que el arbusto efectivamente proporciona un hábitat favorable para la vida de los escarabajos. Para averiguar si los escarabajos se concentran, y por ende comen más plántulas de ciprés, bajo arbustos debido al alimento (hojarasca y plántulas) o al refugio que éstos proveen, realizamos un experimento en el cual limpiábamos de hojarasca los arbustos y la colocábamos fuera de los arbustos, sobre el suelo desnudo. En todos los micrositios (bajo arbustos con y sin hojarasca, y en el suelo desnudo) realizamos trasplantes de plántulas de ciprés y evaluamos si los escarabajos depredaban con la misma intensidad esas plántulas. Encontramos que debajo de los arbustos con hojarasca la depredación de plántulas fue mayor que en ausencia de hojarasca y que en el suelo desnudo. Sin embargo, a pesar que la depredación fue prácticamente nula en micrositios de suelo desnudo, la mortalidad de plántulas por desecación fue cercana al 100 %.

Estos resultados sugieren que tanto el alimento (hojarasca) como la sombra que proporciona el arbusto generan un microhábitat favorable para los escarabajos, que a su vez provocan una mayor mortalidad de plántulas de ciprés. La manipulación de los escarabajos demostró que la mortalidad de plántulas de ciprés debajo de los arbustos aumentó drásticamente cuando se elevó experimentalmente la densidad de escarabajos. Sin embargo, esa mayor tasa de depredación nunca llega a ser equivalente a la mortalidad por desecación sufrida por las plántulas fuera de los arbustos, en suelo desnudo. De esta manera demostramos que a pesar de que existe competencia aparente debajo de los arbustos, el balance final es positivo porque el arbusto actúa como planta nodriza mejorando las condiciones microambientales y, de esta manera, permite el establecimiento exitoso de cipreses jóvenes que no podrían crecer fuera de los arbustos.

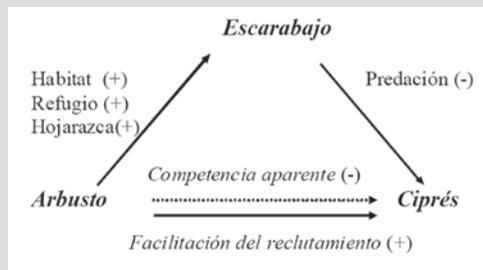


Diagrama de interacciones entre arbustos, escarabajos y cipreses.

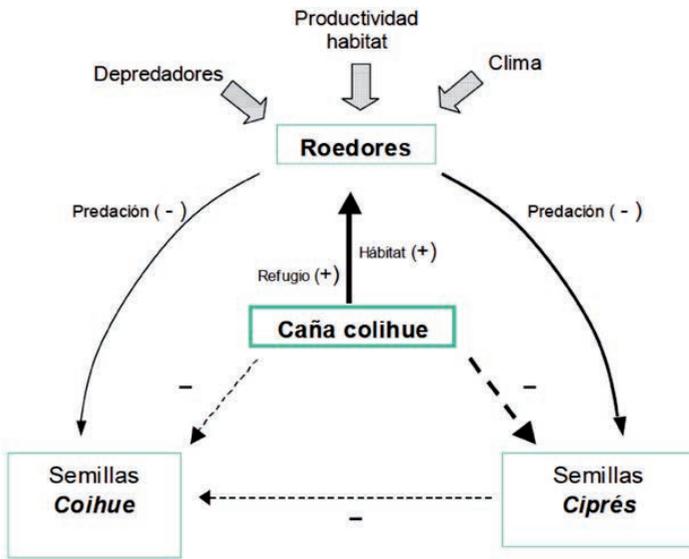


Figura 12: Interacciones directas e indirectas inducidas por la depredación post-dispersión en un bosque mixto de ciprés y coihue en la Patagonia con presencia de caña colihue. El grosor de la flecha indica la fuerza relativa de cada interacción. Flechas continuas: efectos directos; flechas discontinuas: efectos indirectos; las flechas superiores indican la influencia del 'contexto' de cada año sobre la trama de interacciones, mediada por cambios en el comportamiento de consumo de los roedores.

proteínas). Sin embargo, las semillas de ciprés y coihue se encuentran mezcladas en el suelo. Por lo tanto, los roedores al buscar las semillas más nutritivas y grandes de ciprés consumen también las semillas de coihue que son más pequeñas y que no consumirían en elevada proporción si no estuviesen mezcladas con las semillas de ciprés. En este caso, la competencia aparente es trófica y sería inducida por las semillas de ciprés.

Además, la presencia de caña colihue (*Chusquea culeou*) puede incrementar indirectamente el consumo de semillas (granivoría) por roedores, al proveerles un microhábitat más efectivo como refugio contra depredadores naturales como las lechuzas. Es por ello que la granivoría sobre semillas de ciprés y coihue suele ser más intensa en áreas con caña colihue que en áreas abiertas. Por lo tanto, la caña interactúa indirectamente con estas especies debido a que provee refugio para sus consumidores, los roedores. Esto representa un ejemplo de competencia aparente no trófica inducida por la caña colihue.

Resumiendo, este ejemplo ilustra dos formas de interacciones indirectas mediadas por un consumidor: competencia aparente

trófica (entre semillas de ciprés y coihue) y no trófica (entre semillas y caña) (Figura 12). La semilla de coihue, que suele no ser consumida por su baja calidad, es la protagonista de la competencia aparente trófica cuando está asociada con una semilla altamente preferida como la de ciprés. En este caso la semilla de coihue es más consumida porque el granívoro concentra más tiempo en estos parches de alimento y la consume aunque no la prefiera (“ya que estoy acá, las como”). Coihue y ciprés en este caso compiten aparentemente porque la presencia de semillas de ciprés disminuye (indirectamente) la abundancia de semillas de coihue. En el segundo tipo de interacción indirecta, la caña ejerce competencia aparente sobre las semillas de dichas especies arbóreas porque en su presencia, la cantidad de semillas disminuye debido a mayor granivoría. Por otra parte, es no trófica porque la caña, en este caso, no ofrece alimento a los roedores, sino hábitat y/o refugio contra sus depredadores. Sin embargo, la competencia aparente no siempre tiene resultados negativos, ya que en algunos escenarios va acompañada de otro mecanismo, la facilitación. Por ejemplo en el caso de arbustos que interactúan

positivamente con escarabajos y plántulas de ciprés, pero a su vez posibilitan que las plántulas de ciprés sean consumidas por los escarabajos (Recuadro 3).

MUTUALISMO APARENTE

La presencia de las presas preferidas por un depredador puede tener un efecto indirecto positivo sobre otras presas. Este tipo de interacción, denominada *mutualismo aparente*, suele involucrar la saturación de la capacidad de consumo del depredador frente a una alta disponibilidad de la presa preferida. Esto ocurre, por ejemplo cuando extraordinariamente se registra un aumento súbito en el número de insectos de una determinada especie. Este evento beneficia indirectamente a otras especies de insectos debido a que la disponibilidad extra de alimento causa un efecto de “saciedad” en los depredadores (por ejemplo, aves insectívoras), disminuyendo así el consumo de otros insectos.

Del mismo modo, muchas especies de plantas en vez de producir todos los años una cantidad pareja de semillas, oscilan entre años de baja producción a años donde el número de semillas producidas es enorme. A su vez, la mayoría de las plantas se sincronizan en un evento de producción masiva de semillas. Este fenómeno, denominado semillazón, provoca que en determinados momentos haya un exceso de semillas que no pueden ser consumidas por los granívoros, sean éstos orugas que perforan las semillas cuando aún están en la planta, o bien, aves o roedores que consumen las semillas cuando están en el suelo. Si bien estos animales tendrán ese año una fuente enorme de alimento que los hará crecer y reproducirse de manera extraordinaria, el aumento de la población llegará tarde para terminar de consumir las semillas, ya que las mismas habrán germinado o estarán ya “escondidas” en el suelo, bajo la hojarasca, formando un banco de semillas a salvo de los granívo-

ros. Por lo tanto, una elevada producción de semillas, que se produce de manera esporádica y sincronizada entre los distintos individuos de la población, ha sido favorecida por selección natural en muchas especies de plantas. Si por el contrario, uno de los individuos de la población floreciera y fructificara a destiempo, sus semillas serían rápidamente consumidas por los depredadores que se agregarían alrededor de esa planta. Al no dejar descendencia este individuo sería contra-seleccionado favoreciendo así la estrategia de florecer y semillar en grupo.

En los bosques andino-patagónicos hay muchas especies que poseen esta estrategia en mayor o menor medida. Entre las más moderadas encontramos árboles como la lenga y la araucaria que tienen eventos de semillazón extraordinaria seguidos por años (en general más de uno) de muy baja producción de semillas. Los individuos de estas especies se “sincronizan” a través de “señales ambientales”, generalmente sequías pronunciadas, que producen una floración y semillazón esporádica pero simultánea. El extremo de este comportamiento lo constituyen las cañas, como la colihue o la quila, que acumulan energía durante toda su vida (varias décadas) para luego, en forma sincronizada y masiva liberar centenas de miles de semillas por metro cuadrado.

La producción masiva de semillas por parte de una especie podría disminuir la granivoría sobre las semillas de otras especies que coexisten en el bosque. Si los granívoros son generalistas, es decir, comen una gran variedad de semillas, se podría esperar que dejen de consumir otras semillas del bosque cuando se hallen saciados por la semillazón de una determinada especie. En el Parque Nacional Lanín durante la temporada de verano 2000-2001, luego de décadas sin florecer, la caña colihue floreció y semilló profusamente. Durante este evento de semillazón, la granivoría sobre semillas de peso similar a las de caña (una medida de calidad relativa), como las semillas de roble pellín (*Nothofagus obliqua*) y ciprés, fue mucho menor

en sitios donde la caña había florecido que en sitios donde no floreció. Sin embargo, las semillas de mayor calidad fueron igualmente consumidas tanto en lugares de caña florecida como no florecida. Mientras que, semillas pequeñas y de baja calidad, como las del coihue, fueron poco consumidas en sitios con y sin caña florecida. Entonces, la saciedad de los depredadores durante eventos de producción masiva de semillas de una determinada especie, no solo favorece a dicha especie sino también a especies cuyas semillas se parecen en calidad. Por lo tanto, los eventos de semillazón podrían tener un efecto positivo en el reclutamiento de otras especies presentes en la comunidad.

CASCADAS TRÓFICAS

Este tipo de interacciones indirectas ocurren cuando la presencia de un carnívoro reduce la densidad de consumidores herbívoros y, de ese modo, indirectamente mejora el crecimiento de las plantas (Figura 11). En esa concepción, la biomasa acumulada en diferentes niveles tróficos de una comunidad estaría regulada por cascadas de interacciones “descendentes” (conocida como *top-down* en inglés). Según algunos autores, esta forma de interacción permitiría explicar por qué el mundo terrestre se encuentra dominado por los vegetales.

Considerando esta perspectiva, los bosques se ven verdes y con hojas porque hay múltiples factores, tanto abióticos como bióticos, que limitan la actividad de los herbívoros, entre ellos, la temperatura y la humedad relativa, las enfermedades de los insectos producidas por virus, bacterias u hongos, las defensas de las plantas (Capítulo 4) o el consumo de herbívoros por aves, arañas e insectos. En los bosques de la región cordillerana de Patagonia, las aves como el fío fío (*Elaenia albiceps*) o el rayadito (*Aphrastura spinicauda*) al consumir los insectos que se alimentan del follaje podrían promover el crecimiento de la lenga. Una forma de cono-

cer el efecto de las aves sobre los árboles es impedir, mediante manipulaciones artificiales, que las aves accedan a los árboles y coman a los insectos. En estudios realizados en bosques de lenga se registró que las ramas de árboles a las que las aves no tenían acceso tenían más insectos, sus hojas fueron un 50% más consumidas y crecían un 20% más lento que las ramas de árboles alcanzadas por las aves. Por lo tanto, las aves, al consumir insectos herbívoros promueven el crecimiento de los árboles de lenga, relación que puede ser más o menos importante según la heterogeneidad ambiental en el tiempo y en el espacio (Figura 13).

Por otro lado, está claro que la mayoría de los ecosistemas son mantenidos por el flujo de energía que proviene del sol y que una vez fijada por las plantas, la energía fluye desde éstas hacia los consumidores herbívoros y de éstos a los carnívoros. Parece entonces razonable que exista necesariamente una regulación “ascendente” (o *bottom-up*) de la biomasa de la comunidad. Por esta razón es común observar que frente a un aumento en la disponibilidad de recursos en la base de la cadena trófica se produce un incremento proporcional en la biomasa de los niveles tróficos superiores. Por ejemplo, los nutrientes pueden modificar aspectos de las plantas que a su vez pueden influir sobre los insectos que las consumen. En estudios realizados en árboles de lenga se registró que árboles fertilizados con nitrógeno, fósforo y potasio crecieron un 20% más rápido, sus hojas fueron un 11% más consumidas y sostuvieron un 74% más de insectos, en comparación con árboles sin fertilizar. Por lo tanto, la disponibilidad de nutrientes en el suelo del bosque tiene un efecto positivo directo sobre los árboles, pero también un efecto positivo indirecto sobre los insectos que de ellos se alimentan. De este modo, el consumo de hojas, que resulta de la interacción entre los árboles y los insectos (Capítulo 4) podría estar regulado por factores que afecten a los árboles y, a través de éstos, a los insectos (Figura 14).

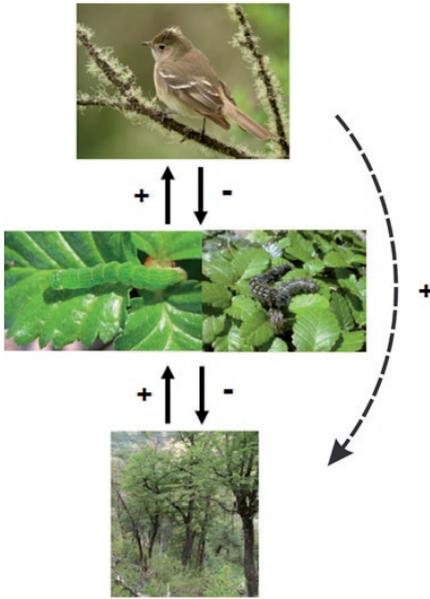


Figura 13: Relaciones tróficas entre árboles, insectos que comen hojas y aves que se alimentan de insectos. Las líneas indican la direccionalidad y el sentido de los efectos, las líneas llenas son relaciones directas mientras que la línea punteada es una relación indirecta. Las aves depredan a los insectos que comen hojas y por lo tanto promueven el crecimiento de los árboles. Fotos: I. Hernández, L.A. Garibaldi, J. Karlanian y J. Paritsis.

Los mecanismos de regulación descendente y ascendente, han motivado mucha investigación. Actualmente se ha llegado a un consenso generalizado: ambos tipos de *cascadas tróficas* son importantes e interactúan regulando la estructura y composición de las comunidades bióticas, aunque también está claro que su importancia relativa cambia según el sistema considerado. Por ejemplo, los nutrientes tienen un efecto positivo tanto sobre la lengua como sobre los insectos defoliadores (regulación ascendente). Al mismo tiempo, los insectos causan un efecto negativo sobre la lengua y las aves insectívoras tienen un efecto negativo sobre los insectos defoliadores, pero positivo sobre la lengua (regulación descendente). Es por ello que actualmente, las investigaciones buscan

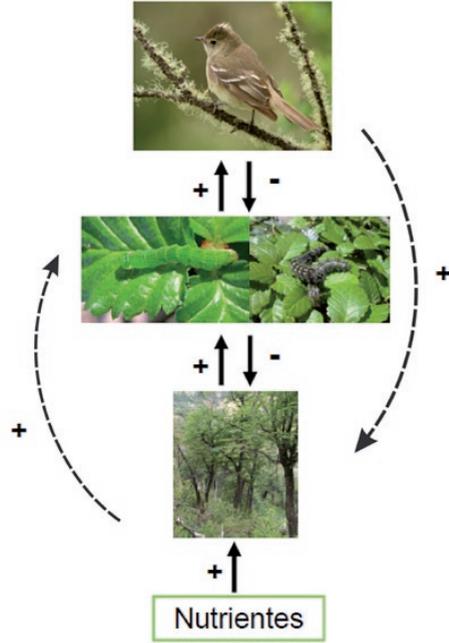


Figura 14: Relaciones tróficas entre nutrientes, árboles, insectos que comen hojas y aves insectívoras. Las líneas indican la direccionalidad y el sentido de los efectos, las líneas llenas son relaciones directas mientras que la línea punteada es una relación indirecta. Fotos: I. Hernández, L.A. Garibaldi, J. Karlanian y J. Paritsis.

determinar bajo qué condiciones se puede esperar que predominen las fuerzas de regulación ascendentes o descendentes.

REDES DE INTERACCIONES

Las especies que interactúan entre sí no están aisladas sino que se encuentran inmersas en comunidades que están organizadas por complejas redes de interacciones. Si las interacciones se dan entre organismos con distintas funciones tróficas, la red de interacción se denomina *red trófica*. Sin embargo, en función del tipo de interacción que observemos nos encontramos frente a redes de competidores, redes de polinización (Capítulo 5), redes de facilitación y a combinaciones

de éstas. Estas redes de interacción resultan a veces tan complejas, que la intervención de factores de origen natural o antrópico, que modifiquen y/o alteren uno o varios de los componentes de las mismas, podrían generar grandes cambios en todo el ecosistema, en su dinámica y en sus integrantes.

Una red trófica y de facilitación que involucra algunos de los habitantes de nuestros bosques está conformada por los *Nothofagus*, varias especies de hongos pudridores de madera, larvas de varios insectos que viven en la madera y el pájaro carpintero gigante. Todos ellos conforman una red de interacciones múltiples que involucra procesos de degradación de la madera, cadenas de consumo, facilitación entre organismos y gene-

ración de sustratos útiles para ellos mismos y para una gran variedad de especies.

Por un lado, los hongos que consumen la madera de los *Nothofagus* están fuertemente involucrados en el ciclo de vida de los insectos y en la generación de refugios para la vida silvestre, entre otros procesos. Por ejemplo, la madera previamente ablandada por la acción de hongos xilófagos facilita la generación de galerías por larvas de insectos. Este proceso es de suma importancia ya que muchos insectos que habitan en nuestros bosques depositan sus huevos en grietas o pequeños huecos en árboles, en donde se desarrollan sus larvas. Pero no sólo los insectos se benefician de la acción de los hongos, sino que también la preexistencia de

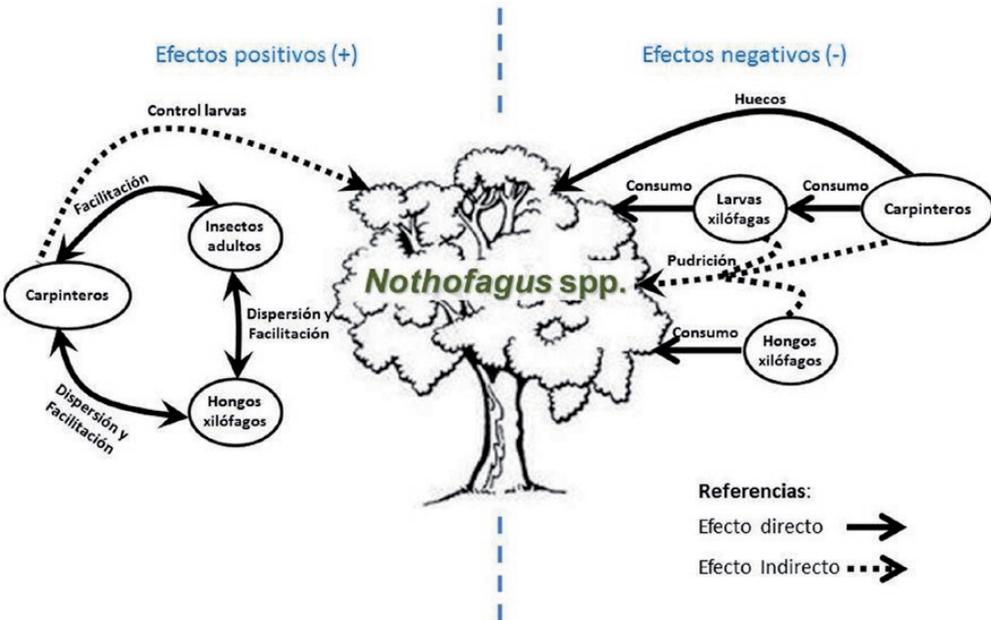


Figura 15: Red de interacciones con múltiples organismos. Los hongos y los insectos xilófagos se alimentan de la madera (efecto negativo directo), facilitándose entre sí al ablandarla. Por la misma razón, también facilitan la excavación de nidos y dormitorios por parte del carpintero gigante (todos estos, efectos positivos indirectos). El carpintero consume insectos (efecto negativo directo) mediante un proceso que implica la lesión de árboles (efecto negativo directo), lo cual genera un beneficio para los hongos que aprovechan las lesiones como vías de entrada al interior de troncos (efecto positivo indirecto). Los hongos, además, se benefician de los carpinteros porque son dispersados en su pico de árbol en árbol (efecto positivo directo). El único beneficio para el árbol parece ser el control de las larvas xilófagas por parte del carpintero (efecto positivo indirecto). En cambio, hongos, insectos y carpinteros afectan directa y negativamente al árbol, pero afectan indirectamente de manera positiva a los renovales.

galerías hechas por las larvas ayuda al tejido de los hongos (micelio) a invadir más rápidamente el interior de los árboles. Entonces, esta interacción representa un beneficio mutuo donde tanto los hongos como las larvas de insectos, sacan provecho de la presencia del otro en forma indirecta, a través de sus efectos sobre un tercer organismo: el árbol.

Por otro lado, para excavar sus nidos y dormitorios, el carpintero gigante utiliza *Nothofagus* vivos de aspecto exterior relativamente sano. Sin embargo, en la madera de las cavidades frescas puede verse una consistencia ablandada y una mayor frecuencia de fructificaciones de hongos pudridores, lo que sugiere una colonización previa por parte de hongos xilófagos. Por otra parte, además de nidificar en *Nothofagus*, el carpintero gigante consigue su alimento en árboles de diversos tamaños, vivos o muertos, en pie o caídos, perforándolos con su pico para llegar hasta las galerías donde se desarrollan los "taladros" (larvas xilófagas). Mientras se alimenta, el carpintero afecta positivamente de manera indirecta a los hongos pudridores de la madera. Este efecto lo produce al lesionar el tejido vivo exterior, ya que vulnera las barreras químicas del árbol, permitiendo a los hongos ingresar al interior del tronco, hasta la madera muerta, que tiene función de sostén y que constituye su alimento. El micelio del hongo se genera a partir de esporas que se encuentran en la corteza y que son mayormente dispersadas por el viento. Potenciando ese efecto, se cree que los carpinteros actúan de "vectores" para los hongos xilófagos, transportando ellos mismos las esporas que quedan adheridas en su pico durante su contacto con diferentes árboles en busca de comida.

Considerando la escala de un árbol puntual, se visualiza un perjuicio derivado de la actividad conjunta de hongos, insectos y carpinteros, apenas compensado por el control de larvas xilófagas. Sin embargo, la facilitación de procesos de pudrición genera oportunidades de creación de hábitat (nidos) tanto para los carpinteros como para su principal

alimento: las larvas taladro. Visto en un contexto espacial y temporal más amplio, el que algunos árboles se debiliten y eventualmente mueran por la acción conjunta de estos organismos corresponde a un lento proceso que permite que se establezcan nuevos árboles y que se desarrollen aquellos renovales que estaban suprimidos bajo el dosel, favoreciendo así la regeneración del bosque (Figura 15).

CONSIDERACIONES FINALES

El estudio de las interacciones complejas es un campo de investigación muy activo que ha estimulado el análisis de las interacciones ecológicas en un contexto multi-específico. El conocimiento de las interacciones complejas como las que describimos en este capítulo es sustancial para la comprensión de tópicos como las invasiones biológicas, la respuesta de los ecosistemas a disturbios, el impacto de la fragmentación de hábitats, la pérdida de biodiversidad, el manejo de plagas y la restauración de ecosistemas degradados.

Para el manejo de ecosistemas es de suma importancia la conservación de las redes de interacciones biológicas, responsables de mantener y regular los sistemas naturales tal cual los conocemos hoy, para poder seguir proveyéndonos bienes y servicios y, por sobre todo, conservar la capacidad de adaptación a disturbios y/o futuros cambios, manteniendo la mayor diversidad de especies y por ende la mayor diversidad de interacciones posibles. De este modo, mientras más especies y mecanismos de regulación tenga un ecosistema, tendrá también mayores posibilidades de respuesta y mayor capacidad de adaptarse a cambios futuros, como los climáticos. En un contexto de creciente fragmentación y degradación de nuestros sistemas naturales, constante pérdida de hábitat y cambios del uso de la tierra, es necesario remarcar la importancia de conservar las interacciones biológicas como medio para conservar la biodiversidad que los ecosistemas albergan.

IMPACTOS HUMANOS EN LA PATAGONIA

M. Andrea **Relva**, María A. **Damascos**, Patricio **Macchi**, Paula **Mathiasen**, Andrea C. **Premoli**, M. Paula **Quiroga**, Natalia I. **Radovani**, Estela **Raffaele**, Paula **Sackmann**, Karina **Speziale**, Maya **Svriz**, Pablo H. **Vigiano**

Las actividades humanas modifican el ambiente natural de diversas maneras. La introducción voluntaria o no de especies en áreas que no son parte de su distribución natural, produce cambios en la estructura de los ecosistemas, el fuego y el pastoreo alteran la dinámica de las comunidades y las obras de ingeniería, como rutas y caminos, fragmentan el ambiente. El análisis de la reacción a estos disturbios permite elaborar pautas fundamentales para el manejo del ambiente.

Para los sistemas naturales un **disturbio** es un evento que lo altera de alguna manera, ya sea afectando el ecosistema, la estructura de las comunidades o las poblaciones, cambiando la disponibilidad de recursos o modificando el medio ambiente físico. Los nuevos recursos pueden ser utilizados por las especies sobrevivientes al disturbio o aprovechados por nuevas especies colonizadoras. Disturbios de distinto tipo, tamaño, severidad y frecuencia afectan los bosques andino-patagónicos y contribuyen a su diversidad de especies. Es más, muchas especies y funciones de

los ecosistemas dependen exclusivamente de la ocurrencia de dichos disturbios para persistir. Sin embargo, actividades humanas generan nuevos disturbios o modifican la frecuencia, severidad y tamaño de los disturbios naturales, con consecuencias generalmente negativas para la biodiversidad. Estas alteraciones se conocen como *disturbios humanos* o *antrópicos*.

Algunos disturbios, como el fuego, son extensos y tienen consecuencias evidentes. Otros, como la introducción accidental o intencional de plantas y animales **exóticos**, pueden ser más imperceptibles en un prin-

cipio pero sus consecuencias no menos negativas para la diversidad de los sistemas naturales. Entre las plantas, la introducción de coníferas y su implantación en grandes extensiones en la estepa o en los bosques quemados es hoy una de los disturbios más importantes en la región. En el Parque Nacional Nahuel Huapi se hallan 257 especies de plantas exóticas, entre ellas la rosa mosqueta (*Rosa rubiginosa*), la especie leñosa exótica más expandida y conocida en la región andina. Entre los animales introducidos, los salmónidos, el ganado doméstico y el ciervo colorado, constituyen recursos sumamente importantes en la economía regional, pero sin un manejo adecuado pueden tener consecuencias muy negativas para los ecosistemas acuáticos y terrestres (Capítulo 8). También han sido introducidas, intencional o accidentalmente, en la región varias especies de insectos, entre ellas la avispa conocida como chaqueta amarilla (*Vespula germanica*), que podría tener consecuencias negativas para las poblaciones de insectos nativos y constituir una amenaza a la salud humana.

Otro disturbio frecuente en Patagonia es la fragmentación del hábitat, que implica que ambientes que en otras épocas ocupaban áreas grandes y continuas, en la actualidad se encuentran reducidos a pequeñas áreas, aisladas y dispersas. Como consecuencia, las poblaciones de plantas y animales que habitan estas áreas son cada vez más pequeñas y quedan restringidas a fragmentos o parches aislados. Esta fragmentación tiene, en general, consecuencias negativas para las especies nativas y el ecosistema todo puede verse afectado.

INVASIONES BIOLÓGICAS

En términos generales los organismos que viven en un ambiente han evolucionado en él y desarrollan una serie de relaciones con ese ambiente y con las otras especies con las que conviven. Estas relaciones son las

que determinan las características de la comunidad, tales como la composición de especies, la abundancia de cada especie, el tamaño de los organismos que las componen y su importancia relativa en el ambiente. La introducción de una nueva especie puede alterar dichos “equilibrios” y está ampliamente reconocido por la comunidad científica que las invasiones biológicas representan una seria amenaza a la biodiversidad, producen cambios a gran escala en las comunidades nativas y alteran los procesos ecosistémicos. Sumado a los perjuicios ecológicos mencionados, hay altos costos económicos vinculados al daño ocasionado y a los planes de control y de erradicación de las especies **invasoras**. Por otro lado, las especies **introducidas** pueden llegar a adquirir un alto valor económico, como ha ocurrido, por ejemplo, con el ciervo colorado o los salmónidos en la Patagonia. Siempre que sea posible es necesario implementar, conociendo previamente cómo funciona el sistema, planes de manejo, sean éstos de erradicación o de control, que minimicen los efectos negativos y mantengan la fuente de recursos económicos.

El reconocimiento público y científico de los problemas asociados a las invasiones biológicas ha crecido exponencialmente en la última década. Para limitar el impacto que las especies invasoras tienen sobre los sistemas naturales o sobre los sistemas de importancia para el hombre, debemos entender los mecanismos que permiten a una especie exótica tornarse invasora así como también qué características del nuevo hábitat facilitan que sea invadido. En los últimos años la *biología de las invasiones*, disciplina que se ocupa justamente de las invasiones biológicas, ha avanzado mucho en determinar qué factores promueven o frenan las invasiones y se han propuesto algunas hipótesis. Una de ellas, más reconocida tiempo atrás y en la cual se ha basado el control biológico de plagas, es la *hipótesis de liberación del enemigo*. Sugiere que una especie que se encuentra en un nuevo hábitat estará

libre de sus enemigos naturales, sean éstos competidores, patógenos o predadores, por lo que tendrá una ventaja competitiva sobre las especies nativas que se hallan reguladas por sus enemigos naturales.

Existe también evidencia científica que señala que el número de individuos que son introducidos y/o la cantidad de veces o de lugares en que ocurre la introducción contribuyen significativamente a que suceda una invasión, lo que se conoce como hipótesis de la *presión de propágulos*. Otra hipótesis indica que la presencia de disturbios también es un factor facilitador de las invasiones pero no es un pre-requisito. A su vez, cuando ocurre un disturbio en un sistema se produce más espacio, se liberan recursos y se alteran las relaciones entre las especies, situaciones que son mejor aprovechadas por las especies exóticas que por las nativas.

También el tipo de hábitat y de comunidad a la que arriban las especies exóticas influyen para promover la invasión. Si bien durante un tiempo fue bastante aceptado por la comunidad científica que ambientes con mayor número de especies resistían mejor a la invasión de especies exóticas, hipótesis conocida como de la *resistencia biótica*, estudios más recientes sugieren que el ambiente que es apto para las especies nativas también lo es para las exóticas.

PLANTAS INTRODUCIDAS E INVASORAS

La mayoría de las especies exóticas presentes en la Patagonia provienen de zonas templadas del hemisferio norte. En las primeras décadas del siglo XIX, Charles Darwin hizo esta observación durante su viaje a la Patagonia y, en 1870, el explorador inglés George Masters notó la presencia de árboles silvestres de manzanas pertenecientes al género *Malus*, exclusivo del hemisferio norte, que los pueblos originarios cosechaban y comerciaban. Actualmente, en varios países de nuestro hemisferio hay muchas espe-

cies de pinos que pertenecen al género *Pinus*, también exclusivo de la otra mitad del globo, que se dispersan espontáneamente. Invasiones de pinos han ocurrido en hábitats donde, por razones históricas y/o evolutivas, estas especies no estaban presentes como, por ejemplo, en la zona de matorrales de Sudáfrica o en la Pampa argentina.

Desde la colonización europea, muchas especies exóticas fueron introducidas en la Patagonia y han logrado naturalizarse, es decir crecer y reproducirse sin la ayuda del ser humano. En el norte de la Patagonia argentina, ha habido un persistente incremento de la introducción de especies no nativas a lo largo del siglo XX (el primer registro científico, realizado por Autranen en 1907, señala 11 especies). En los parques nacionales de esta región varias especies de plantas exóticas se dispersan rápidamente, algunas de ellas, como la margarita (*Chrysanthemum leucanthemum*), ya habían sido reportadas como abundantes en 1936 en esta área. Actualmente, la flora del norte de la Patagonia comprende aproximadamente unas 300 especies de plantas exóticas, lo que representa casi un 20% del total de especies de la región. Más aún, el 25% de la flora del Parque Nacional Nahuel Huapi, en el noroeste de la Patagonia argentina, ha sido reportada como exótica, mientras que en las reservas naturales de las áreas templadas de Europa la proporción de especies exóticas encontradas es, en general, mucho menor.

Dos grandes reservas naturales en el norte de la Patagonia, los Parques Nacionales Nahuel Huapi y Lanín, tienen ciudades cerca o dentro de sus límites: San Carlos de Bariloche, Villa la Angostura, San Martín de los Andes y Junín de los Andes. Estas cuatro ciudades han incrementado enormemente sus poblaciones en los últimos 30 años, y son centros de las principales actividades económicas de la región: turismo, pesca, caza, proyectos forestales y ganadería. Algunos sitios en los alrededores de Bariloche han mostrado un incremento importante de las especies exóticas invasoras. En estas ciu-

dades, diversas plantas ornamentales y hortícolas se han “escapado” y ahora crecen en forma silvestre. Muchas no llegan a reproducirse por lo que terminan desapareciendo, sin embargo, muchas otras se han naturalizado y convertido en plantas invasoras muy problemáticas, como la rosa mosqueta y la retama (*Cytisus scoparium*).

RIQUEZA DE ESPECIES DE PLANTAS EXÓTICAS

La relación entre cantidad de especies exóticas y área del Parque Nacional Nahuel Huapi es elevada respecto a lo que ocurre en otras reservas naturales de clima templado de Argentina y Chile (Figura. 1).

Otros dos sitios con alta riqueza de especies de plantas exóticas y con una historia de fuerte impacto humano corresponden a la VIII Región y al Archipiélago Juan Fernández, ambos en Chile.

El Parque Nacional Nahuel Huapi incluye dentro de sus límites a la ciudad de Ba-

riloche, con 110.000 habitantes y a Villa la Angostura con más de 17.000 habitantes, ambas con un incremento poblacional importante entre los últimos censos. Hay a su vez, otros asentamientos más pequeños pero que también han crecido en los últimos veinte años. Al relacionar la riqueza de especies exóticas con la distancia a la ciudad o asentamiento más cercano (en poblaciones entre 500-130.000 habitantes), encontramos que a menor distancia a un sitio poblado es mayor la cantidad de especies exóticas independientemente del tamaño del poblado. Por otro lado, Nahuel Huapi es el área protegida de la Patagonia que recibe el mayor número de visitantes por año e incluye grandes áreas destinadas al turismo, la explotación forestal y la ganadería. Estas actividades generalmente son buenas indicadoras del número de semillas de especies exóticas que llegan a las reservas. Por lo tanto, la historia de poblamiento de la región así como la presión humana actual podrían explicar el alto número de especies exóticas encontradas en Nahuel Huapi.

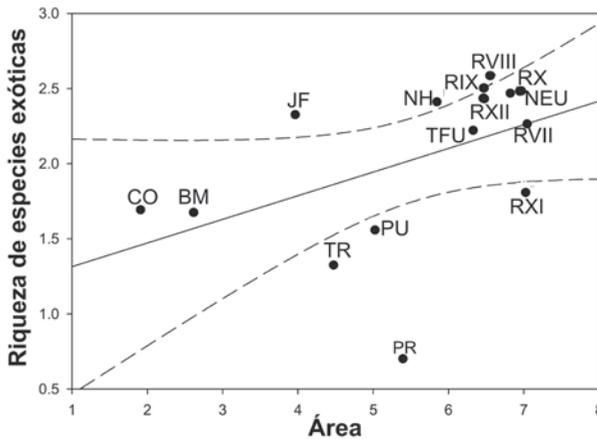


Figura 1: Relación entre el número de especies exóticas en áreas protegidas y otras regiones del sur de Sudamérica y su superficie (ambos expresados como logaritmo). Las líneas punteadas indican los intervalos de confianza. Abreviaturas de tres letras indican las provincias argentinas Neuquén (NEU) y Tierra del Fuego (TFU), de dos letras indican parques nacionales o provinciales Nahuel Huapi (NH) y Tromen (TR) en Argentina y Juan Fenández (JF), Belotos del Melado (BM), Contulmo (CO), Puyehue (PU) y Vicente Pérez Rosales (PR) en Chile, y abreviaturas que comienzan con R indican las regiones chilenas VII a XII.

A su vez, esta región también se caracteriza por una gran riqueza de especies nativas. Más de 1030 especies de plantas crecen en el Parque Nacional Nahuel Huapi lo que muestra la riqueza excepcional respecto a otras reservas y regiones del sur de Argentina y Chile. Aunque este Parque sólo incluye menos del 1% de la superficie de la Patagonia argentina, representa el 43% de las especies de toda la región. Esta alta riqueza puede ser atribuida a la gran heterogeneidad ambiental que posee esta región como resultado del relieve montañoso y del abrupto cambio en la precipitación que existe en el gradiente oeste-este.

La riqueza de especies exóticas y nativas en el noroeste de la Patagonia argentina están directamente relacionadas: los sitios con mayor número de especies exóticas, presentan también mayor número de especies nativas. Por lo tanto, la amenaza de invasión podría ser mayor en regiones del noroeste de la Patagonia, particularmente la zona ecotonal, en la cual la diversidad ambiental y la diversidad biótica son muy altas.

¿CÓMO SON LAS ESPECIES DE PLANTAS EXÓTICAS?

Las especies de plantas exóticas que encontramos en el noroeste de la Patagonia tienen ciclos de vida anuales, bianuales o perennes y pueden dispersarse, es decir esparcir sus semillas para colonizar nuevos ambientes, por medio del viento, de los animales o por sí mismas a partir de diversos mecanismos. Esta diversidad produce patrones variados de invasión: inmediata o diferida en el tiempo debido a los diferentes tiempos generacionales, y local o a larga distancia según la estrategia de dispersión.

Entre las hierbas, las especies exóticas presentan una preponderancia de formas de vida anual y bianual mientras que las nativas son mayoritariamente perennes. Esto podría sugerir que habría recursos o hábitats no utilizados por las especies nativas

por razones históricas y/o evolutivas (*nicho vacante*) de modo que las especies exóticas podrían ser exitosas por poder acceder a estos recursos. Por ejemplo, las hierbas exóticas anuales tienen raíces superficiales que les permiten aprovechar pequeñas cantidades de agua provenientes de lluvias esporádicas que se producen durante la época de crecimiento, esto sería una ventaja en comparación con las raíces más profundas que tienen las hierbas nativas.

Una baja proporción de especies de vida corta también se encuentran en los desiertos alto-andinos o los semi-desiertos del sur de Argentina. Un clima continental, con estaciones de crecimiento largas, características de la zona de origen de las especies exóticas que encontramos en Patagonia, puede haber favorecido la evolución de especies de generación corta. Esto podría deberse a que una estación cálida más larga podría permitir que especies anuales completen su ciclo de vida en una sola estación. Si seguimos esta idea, el incremento de la temperatura observado en Patagonia durante las últimas tres o cuatro décadas debido al cambio climático global podría beneficiar potencialmente a las plantas anuales, favoreciendo así las invasiones de especies exóticas.

ESPECIES DE PLANTAS EXÓTICAS EN MATORRALES

La mayoría de los centros poblados de la región norpatagónica se asientan en matorrales que presentan un alto número de especies exóticas y actúan como centros de distribución de semillas y de disturbios. En particular en las regiones templadas como los Andes del sur, la temperatura interactúa con la disponibilidad de agua para explicar la variación en el número de especies de plantas. La mayor riqueza de especies en los matorrales sugiere que este lugar presenta condiciones climáticas intermedias, en términos de temperatura y precipitación, que facilitarían la coexistencia de especies.

El clima óptimo para las especies nativas puede también ser bueno para las especies exóticas. Por lo tanto, los matorrales combinan características climáticas e históricas (población humana y cría de herbívoros introducidos) que los haría muy susceptibles a la invasión.

Dadas las características de las especies introducidas, la presencia de centros urbanos dentro o cerca de las áreas protegidas de la región, y las características ambientales de las mismas, podemos predecir que la invasión de especies exóticas será más intensa principalmente en la zona de matorral. Esto no implica que otras comunidades nativas estén libres de exóticas; ya se ha visto, por ejemplo que bosques de ciprés de la región son susceptibles de ser invadidos por especies de coníferas exóticas (Recuadro 2). En particular, los matorrales con gran riqueza de especies vegetales, que se hallan en condiciones intermedias de temperatura y disponibilidad de agua y con alto impacto antrópico son especialmente susceptibles a la invasión.

Debido a las severas consecuencias que producen las invasiones en muchas áreas, y a la existencia de un período de retardo antes que las especies introducidas sean invasivas es imprescindible el monitoreo de las especies introducidas. La detección temprana de las especies exóticas en reservas naturales es decisiva para la adecuada prevención y manejo del proceso de invasión.

Rosa mosqueta: una exótica exitosa

Las áreas alteradas en general están invadidas por arbustos exóticos, pero éste no es necesariamente un requisito para que la invasión ocurra. Entre los arbustos, la rosa mosqueta es la especie de origen europeo más difundida en la región. Crece en bordes de caminos, en claros o aberturas del *dosel* (estrato del bosque formado por la copa de los árboles) o forma extensos matorrales en las zonas en que se eliminó la comunidad de plantas nativas principalmente por fue-

go, corte de árboles o por efectos del ganado (Figura 2).

Invade bosques de coihue (*Nothofagus dombeysi*), ciprés, matorrales de nativas y áreas con estepa. En bosques de lenga (*Nothofagus pumilio*) o de ñire (*Nothofagus antarctica*) y en zonas con suelos excesivamente húmedos tiene baja capacidad de prosperar. La invasión de rosa mosqueta es, en cierta medida, resistida en aquellos tipos de vegetación en los que los árboles y arbustos nativos tienen una buena regeneración bajo el sol, por ejemplo, el bosque de coihue si bien es invadido muestra una menor invasión que el bosque de ciprés. Las áreas alteradas del bosque de coihue, así como los bordes de caminos, se cubren de plantas jóvenes de este árbol nativo que crecen vigorosamente y frenan la invasión de la rosa mientras que los bosques de ciprés son más abiertos y soleados y allí la rosa mosqueta tiene más éxito de invasión.

Plantas nativas como la caña colihue (*Chusquea culeou*) con su extensivo sistema de tallos subterráneos (*rizomas*) frenan también la invasión. Sin embargo, aunque la rosa mosqueta es una planta de sol, en los lugares sombreados puede crecer hasta más de cuatro metros de altura llegando al dosel del bosque, más iluminado, como si fuera una liana. A partir de yemas ubicadas en la base de la planta, cada año produce ramas largas que durante ese primer año no se ramifican ni florecen y destinan el carbono fijado en la fotosíntesis al crecimiento en altura. Recién durante el segundo año estas ramas largas, producen en su parte distal ramitas cortas con numerosas flores y frutos y dejan de crecer. Esta característica determina que puede invadir diferentes ambientes separando las funciones de crecimiento y reproducción.

La rosa mosqueta también es eficiente en su propagación porque a partir de sus raíces produce brotes que darán origen a nuevas plantas (Figura 2). A su vez, la reproducción sexual es muy importante debido a su altísima producción de semillas. El fruto de



Figura 2: Rosa mosqueta, detalle de flores (a), matorral (b) y plántulas debajo de una planta adulta (c). Fotos: M. Damascos y K. Lediuk.

la rosa mosqueta, llamado *cinorrodon*, es en realidad una infrutescencia formada por un receptáculo carnoso de color rojo que lleva en su interior entre 22 y 33 frutos con una sola semilla cada uno llamados *aquenos*. A pesar de la abundancia de agujijones o espinas que presentan las ramas de la rosa mosqueta, los frutos son consumidos por el ganado doméstico (vacas, caballos, cabras), el jabalí, la liebre europea, las aves y varias especies de ratones silvestres.

Los frutos maduran a fines de marzo y permanecen sobre la planta durante el otoño y el invierno, época en que no hay otros frutos carnosos disponibles ya que las nativas, como el maqui (*Aristotelia chilensis*), el calafate (*Berberis microphylla*), el michay (*Berberis darwinii*) y la parrilla (*Ribes magellanicum*), que tienen frutos más pequeños y con pocas semillas, maduran durante diciembre-enero y, en abril ya cayeron o fueron consumidos por los dispersores. De este modo, la producción de una gran masa de semillas, así como la ausencia de superposición en el período de disponibilidad de frutos y disper-

sión de las semillas con respecto a las plantas nativas, parecen ser factores importantes que explican la invasión de esta especie en la región andina.

A su vez, sus semillas son muy longevas: el 54 al 73 % de un grupo de semillas almacenadas permaneció viable y con capacidad para germinar después de 15 años. En general el porcentaje anual de germinación varía del 26 al 51% y las semillas germinan igualmente tanto fuera (1-700 plántulas por m²) como debajo de las plantas de la propia especie (1-200 plántulas por m²). Las semillas que no germinaron durante la primera temporada y quedan en el suelo (17-47%) siguen siendo viables. Permanecen por al menos dos o tres años en el suelo hasta que existan condiciones adecuadas de humedad y luz para la producción de una nueva planta. Es decir que en el suelo del bosque siempre hay semillas listas para germinar a la espera de un disturbio, por lo cual esta planta tiene un conjunto de herramientas que la hacen una invasora exitosa y difícil de erradicar. Para controlar la invasión de este arbusto exótico

es necesario mantener intacta la estructura natural de la vegetación nativa y restringir la presencia del ganado doméstico en las áreas de Parques Nacionales.

PLANTACIONES DE CONÍFERAS EXÓTICAS

El reemplazo de las comunidades nativas por plantaciones forestales constituye una importante modificación del hábitat que amenaza la biodiversidad en varios países del mundo. En la Patagonia argentina y chilena las plantaciones de coníferas exóticas, y de eucaliptos en Chile, han modificado grandes extensiones de hábitat nativo. Mientras que en nuestro país las plantaciones son una actividad incipiente y cubren aproximadamente 70.000 has, en el sur de Chile (desde los 38° hasta los 44°

S) son una actividad bien establecida y cubren una superficie unas 10 veces mayor. Por otra parte, en Argentina las plantaciones se han establecido principalmente en ambientes de estepa y ecotonales, como los bosques de ciprés y los matorrales de ñire, mientras que en el país vecino se localizan generalmente en bosques de *Nothofagus*. La modificación del hábitat que generan las plantaciones de coníferas exóticas es variada y depende, entre otros factores, de la especie plantada, la densidad y edad de la plantación y el ecosistema nativo en el que se establece la plantación. Asimismo el efecto que las plantaciones generan sobre distintos grupos de especies no es el mismo y depende de las características de los organismos. Consecuentemente, los efectos que las plantaciones generan sobre la biodiversidad en Patagonia dependen de la comunidad nativa que reemplazan y del

Recuadro 1. Plantaciones de coníferas y biodiversidad

Juan Paritsis

En general se ha observado que las plantaciones de coníferas exóticas generan notables cambios en la biodiversidad cuando reemplazan a la vegetación nativa. Las plantaciones que reemplazan ecosistemas de estepa y bosque, producen una disminución de la abundancia y riqueza de sus comunidades de plantas así como también modifican la composición de especies.

Las plantaciones también generan importantes cambios en la comunidad de insectos del suelo. Por ejemplo, en la estepa, las comunidades de hormigas son muy sensibles al cambio del hábitat y su abundancia y riqueza se empobrece notablemente respecto al hábitat de estepa original. Impactos similares se han observado en escarabajos del suelo cuando las plantaciones reemplazan al bosque de coihue.

En los relevamientos de aves realizados en plantaciones que reemplazan tanto bosque nativo como estepa, varias especies *especialistas* es decir, aquellas que tienen necesidades muy específicas de hábitat o dieta y que son clave para el funcionamiento del ecosistema nativo, disminuyeron significativamente su abundancia o no fueron registradas. Así, en plantaciones que reemplazan al bosque de coihue no se registró la presencia del carpintero gigante (*Campephilus magellanicus*), que es considerada una *especie clave* en el bosque nativo. Por otro lado, las plantaciones que reemplazan a la estepa parecerían no modificar la riqueza y abundancia de aves, sin embargo, las especies que se hallaron en estas plantaciones no son las mismas que en la comunidad original de aves de la estepa.

En todos estos estudios se observó que plantaciones menos densas y con doseles más abiertos poseen niveles de riqueza y abundancia de especies mayores que plantaciones más densas en las cuales el dosel no permite la llegada de luz directa al sotobosque. Por lo tanto, si se desea incrementar los niveles relativamente bajos de la biodiversidad de las plantaciones, es recomendable evitar altas densidades de árboles y doseles cerrados.



Figura 3: Vista del sotobosque de una plantación de coníferas introducidas (*P. menziesii*) (a) y de un bosque nativo (b). Foto: M.A. Relva.

grupo de especies que se analice (Figura 3, Recuadro 1).

En el noroeste patagónico argentino, el fuego, y en segundo lugar el pastoreo,

son considerados los disturbios más importantes que determinan la dinámica de la vegetación a nivel de paisaje (Capítulo 2). Sin embargo, el cambio más reciente en

Recuadro 2. El pino oregón, un invasor

Ivonne Orellana

Entre las causas por las que el pino oregón (*Pseudotsuga menziesii*) puede invadir con facilidad se destacan el inicio temprano del estadio reproductivo, que comienza alrededor de los 11 años, así como el tipo de mecanismo de dispersión de las semillas que es mediado por viento. En general, en la región se ha observado que las semillas del pino oregón son dispersadas por el viento desde las plantaciones hacia los ambientes aledaños alcanzando distancias de hasta 200 m, especialmente en las orientaciones favorecidas por el viento predominante del oeste. Cada plantación de pino oregón constituye entonces un foco primario de dispersión a partir del cual se establece la regeneración en las comunidades nativas vecinas a las plantaciones.

En bordes de plantaciones de pino oregón linderos con matorrales se ha registrado un promedio de alrededor de 11.000 **renovales** /ha, mientras que en los bordes de plantaciones linderos con bosques de ciprés, la densidad es mayor y alcanza, en promedio, los 28.000 renovales/ha.

La mayor susceptibilidad de los bosques de ciprés a la invasión de pino oregón podría estar relacionada con su estructura de árboles dispersos, con un sotobosque ralo, que a diferencia de los matorrales densos, permite un mayor ingreso de luz. Por otro lado, la densidad de renovales de ciprés en los bordes de las plantaciones es menor que la de pino oregón.

Ocurre también que el ciprés crece más lento, con lo que se espera que los renovales de pino ocupen más rápidamente los huecos dejados por la caída de los árboles más viejos. Actualmente los bosques de ciprés se encuentran sujetos a diferentes amenazas para su conservación debido a los incendios, la subdivisión de predios y la creación permanente de nuevos caminos. Se suma la sustitución parcial de los bosques por las plantaciones de especies forestales exóticas y la competencia por el sitio entre la regeneración de nativas y exóticas. Si bien las políticas provinciales se han orientado a un uso más racional de la tierra y no se subsidian forestaciones con especies exóticas en bosque de ciprés, todavía no se ha desarrollado un programa a escala regional que permita controlar la regeneración de estas especies forestales en los bosques nativos.

el uso de la tierra en estos ambientes es la conversión de grandes áreas de estepa y matorral en plantaciones de coníferas introducidas (por ejemplo *Pinus ponderosa*, *Pseudotsuga menziesii* o *Pinus contorta*) (Figura 4, Recuadro 2). La forestación con coníferas exóticas, se realiza desde hace unos 35 años en estepas y matorrales de **ecotono** como recurso sustentable alternativo a la ganadería ovina. Estimaciones realizadas en las provincias de Neuquén, Río Negro y Chubut muestran que existen entre 700.000 a 2.000.000 de hectáreas aptas para plantaciones. Sin embargo, aún existe un vacío de información sobre cómo manejar las plantaciones para que sean rentables y, al mismo tiempo, minimizar el riesgo ecológico y/o ambiental que se produce por procesos tales como pérdida de biodiversidad, reemplazo de especies, cambios en el paisaje o cambios en el ritmo y/o frecuencia de incendios.

Los pinos en particular, son especies muy combustibles, es decir, se incendian con facilidad pero, en sus lugares de origen,

están bien adaptados al fuego (Capítulo 2). Esto significa que muchos de estos pinos se reproducen muy fácilmente luego de un incendio, como muchas otras especies que necesitan quemarse para que sus semillas germinen y se dispersen.

En las últimas décadas el número de plantaciones quemadas aumentó considerablemente. Entre 1999 y 2009 de un total de 76.000 ha plantadas con coníferas exóticas, se quemaron aproximadamente 5.900 (Recuadro 3). Estos incendios en las plantaciones son preocupantes porque podrían, entre otras cosas, aumentar el riesgo de invasión de los pinos debido a su facilidad para germinar después de un incendio. Bajo un escenario de cambio climático, en el que se presume conducirá a veranos más secos y cálidos, hay un aumento del riesgo de incendios que, a su vez, aumentaría el riesgo de invasión de coníferas que afectaría negativamente la recuperación de la vegetación nativa (Recuadros 3 y 4).

Sin embargo, en la Patagonia existe poca información sobre los cambios debidos al



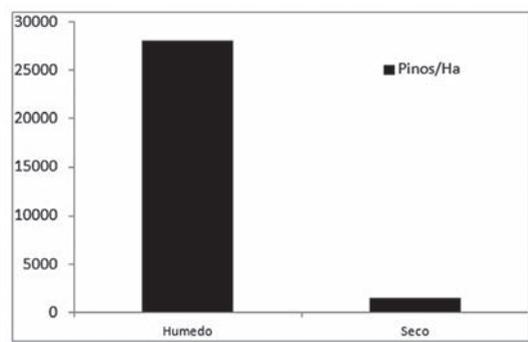
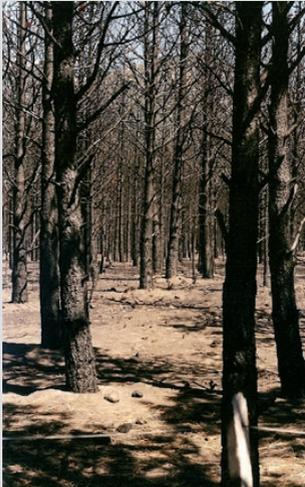
Figura 4: Individuos juveniles (no reproductivos) de pino oregón en bosques de ciprés en la zona de Cuesta del Ternero (Río Negro). Foto: I. Orellana.

Recuadro 3. Los pinos y el fuego

Johanna Eneström y Estela Raffaele

¿Cuándo y dónde los pinos comienzan a invadir las comunidades nativas después de que se quemaron? Registramos el número de pinos adentro y afuera de 17 plantaciones quemadas, la edad de la plantación, la edad del incendio, la especie de pino, el tipo de comunidad nativa y el gradiente de precipitación. En el año 2002 encontramos que en muchos de los sitios hubo una alta regeneración de pinos sólo dentro de las plantaciones quemadas, mientras que fuera de ellas, en la mayoría de los casos los pinos no regeneraron. El número de plántulas de pinos registrado entre los diferentes sitios fue muy variable. Observamos que la invasión de pinos fue sólo muy alta en los sitios con precipitación de 900 mm/año, con unos 70.000 pinos/ha, y en los incendios más antiguos la invasión dependió del tipo de comunidad nativa, encontrándose mayor regeneración de pinos en los bosques abiertos de ciprés de la cordillera, menor en los matorrales y fue mínima en los sitios de estepa. En el verano de 2009-2010, en los mismos sitios medimos nuevamente el número de individuos de pinos que se establecieron desde los bordes hacia fuera de las plantaciones. Sorprendentemente se registraron densidades altas de plántulas y renovales de pinos creciendo fuera de las plantaciones donde previamente no existían. En 2002, dentro de las plantaciones el número promedio de individuos fue de 25.057 pinos/ha, mientras que en 2009 se registraron 35.600 pinos/ha. Fuera de las plantaciones en 2002, la cantidad de pinos fue muy baja, mientras que en 2009 se registraron en promedio 10.790 pinos/ha.

La actual colonización de los pinos en las comunidades nativas vecinas a las plantaciones, y la alta regeneración de juveniles de pinos dentro de las plantaciones podría estar indicando que existe una “invasión incipiente” de pinos en la mayoría de los sitios estudiados. Es esperable que, si bien inmediatamente después de un incendio las plantaciones de pinos no invadan las áreas vecinas, luego de un tiempo, aproximadamente 10 años de ocurrido el evento de fuego, el riesgo de invasión de estas especies podría aumentar considerablemente.



Plantación de pinos en la Estancia San Ramón, quemada en enero de 1999 (izquierda). Foto: M.A. Relva. Número de pinos que se establecen en las plantaciones quemadas ubicadas en zonas secas y en zonas más húmedas a lo largo del gradiente ambiental este-oeste (derecha).

Recuadro 4. **Después del incendio**

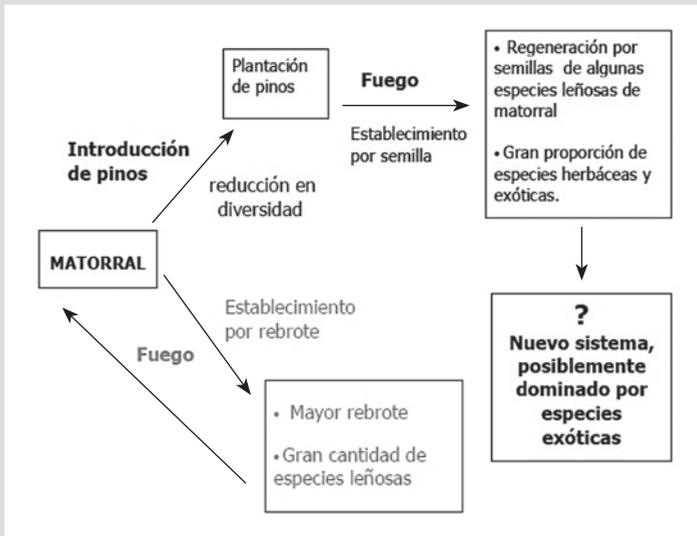
Martín A. Nuñez y Estela Raffaele

El incendio de 1996 en el Valle del Challhuaco, cercano a la ciudad de San Carlos de Bariloche, permitió analizar cómo cambian las comunidades nativas y las plantaciones luego de un incendio. Se encontraron muchos cambios, entre los cuáles uno de los más importantes fue la baja abundancia de arbustos y la gran cantidad de malezas en las plantaciones quemadas en comparación con los matorrales quemados. A su vez el número de especies exóticas fue mucho más alto, cinco veces más, en los pinares quemados que en los matorrales quemados.

Los matorrales nativos se recuperan muy rápidamente de los incendios, pero la implantación de pinares altera esta recuperación, dado que elimina a los arbustos que suelen regenerar por rebrote, estrategia muy eficiente y rápida que tienen muchas especies para re-colonizar luego de un incendio (Capítulo 2). La pérdida de arbustos que rebrotan debido a la implantación del pinar y el subsiguiente incendio, transforma a los matorrales originales en pastizales dominados por especies exóticas que se reproducen principalmente por semilla.

Por esto, las plantaciones afectan los tipos de recolonización después de un incendio. Si a estos cambios se suman la invasión de renales de pinos, entonces los cambios serían aún mayores y potencialmente irreversibles.

Si bien aún se necesitan más estudios para responder con exactitud cómo es la sucesión de especies en las plantaciones quemadas, la pérdida de la capacidad de los arbustos de rebrotar después de un incendio ocasiona grandes cambios en la sucesión natural, reemplazando las comunidades nativas por un “nuevo sistema”, diferente al original y posiblemente dominado por especies exóticas.



Comparación de posibles cambios en la vegetación en matorrales: (texto en gris claro) no modificados (texto en gris oscuro) previamente reemplazados por la implantación de coníferas exóticas que se quemaron.

fuego en las plantaciones de coníferas exóticas pero sí hay algunas evidencias sobre las consecuencias ecológicas que tienen las plantaciones de pinos luego de un incendio sobre los procesos de regeneración de las comunidades nativas (Recuadro 4).

ANIMALES INTRODUCIDOS EN PATAGONIA

INSECTOS EXÓTICOS

Varias especies de insectos sociales como las abejas, avispas y hormigas, son invasores exitosos en todo el mundo. Dado que los insectos en general están involucrados en numerosos procesos ecológicos como ciclado de nutrientes, polinización, dispersión de semillas y regulación poblacional de otros organismos, cualquier modificación de sus comunidades por causa de una invasión podría afectar el funcionamiento del ecosistema. La alta capacidad de invasión de las especies **exóticas** se debe, fundamentalmente, a su organización social que les permite hacer frente a las adversidades ambientales, tanto bióticas como abióticas. Usualmente, cuando estos insectos sociales invaden, se transforman en plagas causando

daños económicos y ecológicos.

Pese a su aislamiento geográfico y a la rigurosidad del clima, la Patagonia argentina no ha sido ajena a las invasiones biológicas por insectos: los abejorros europeos *Bombus ruderatus* y *B. terrestris* (Capítulo 5), la avispa del papel (*Polistes dominulus*) y la chaqueta amarilla (*Vespula germanica*), todos ellos himenópteros sociales, se han hecho presentes en las últimas décadas. Todas estas especies, tienen una amplia distribución geográfica y una buena capacidad de adaptación a distintas condiciones ambientales, lo que podría estar relacionado con su éxito como invasoras.

La chaqueta amarilla

Esta avispa es originaria de Eurasia y norte de África y ha invadido, además de nuestro país, Nueva Zelanda, Australia, Sudáfrica, Estados Unidos, Canadá y Chile (Figura 5).

En 1980 fue observada por primera vez en Argentina cerca de Chos Malal (Neuquén) y actualmente se distribuye por toda la Patagonia, hasta Santa Cruz. La capacidad natural de dispersión de la especie y el transporte de madera conteniendo reinas, han sido el origen de la invasión pero no hay registro de que haya sido introducida en el país para controlar poblaciones de otras especies de insectos, como se cree popular-

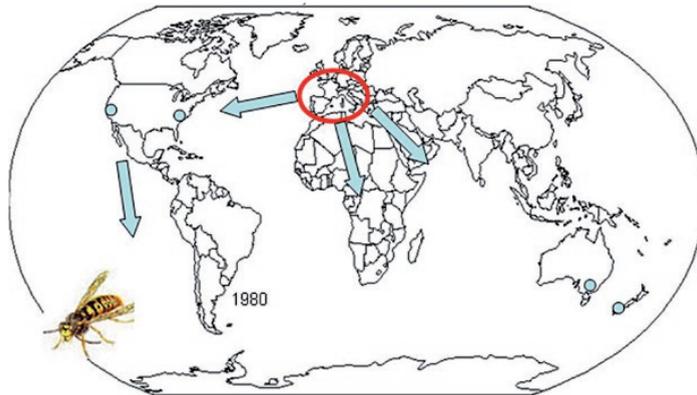


Figura 5: Origen (círculo) y distribución mundial de la chaqueta amarilla. Diseño: P. Sackmann.

Recuadro 5. Chaquetas amarillas, buenas aprendices

Paola D'Adamo y Mariana Lozada

¿Qué características de la chaqueta amarilla permiten su amplia distribución y adaptación a nuevos ambientes? Realizamos investigaciones sobre su comportamiento y observamos una gran velocidad y versatilidad de aprendizaje en la comunicación con otras chaquetas al buscar alimento. A través de un mecanismo de comunicación social llamado *incremento local*, se ven atraídas ante la presencia de otras chaquetas alimentándose en un determinado lugar. Rápidamente asocian la presencia de alimento (por ejemplo carroña) con distintos estímulos, tanto visuales como olfativos.

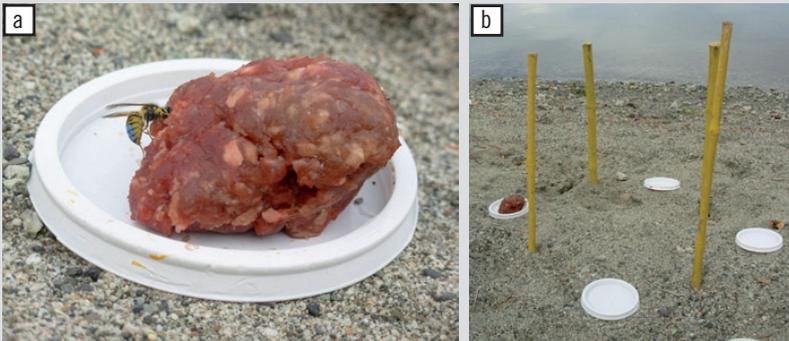
Como una chaqueta no puede transportar en un solo viaje al nido la totalidad de la carroña, realiza varios viajes al sitio de alimentación; analizamos entonces qué estímulos utiliza la chaqueta para volver a ese sitio. Para esto colocamos alimento sobre un recipiente en un sitio, donde las chaquetas se alimentaron varias veces pero luego de un determinado número de visitas, retirábamos el alimento y colocábamos, en ese mismo lugar, un recipiente limpio y otros recipientes similares en lugares cercanos.

Cuando la chaqueta volvía en busca del alimento, visitaba el recipiente colocado en el lugar donde se había alimentado, indicando que había aprendido la ubicación previa del alimento. El tiempo que continuaba buscando sobre el recipiente vacío dependía del número de veces que se había alimentado previamente, a mayor número de veces que se había alimentado, mayor era el tiempo de búsqueda.

También encontramos que su comportamiento para re-localizar el alimento variaba según el tipo de ambiente. Así, en ambientes con densa vegetación, las chaquetas se orientaban utilizando, en general, los estímulos ambientales naturales, como la presencia de árboles y arbustos, pero, en ambientes sin vegetación cercana, utilizaban mayormente los indicadores artificiales ofrecidos experimentalmente, como por ejemplo, postes de color colocados alrededor del recipiente con alimento.

En otros estudios, analizamos la memoria asociada a estos aprendizajes. Encontramos que las avispas priorizan lo último que aprendieron, aunque también determinamos que aprender algo nuevo, no borra un aprendizaje previo.

En síntesis, nuestros estudios muestran que la chaqueta amarilla tiene aprendizajes variados y flexibles, así como mecanismos de comunicación social que podrían contribuir a su habilidad para colonizar nuevos y diversos ambientes.



Chaqueta amarilla comiendo carne durante un experimento (a), dispositivo experimental para evaluar la capacidad de localizar el alimento respecto de otros estímulos (b). Fotos: M. Lozada

mente. La chaqueta amarilla construye nidos subterráneos o aéreos, en este último caso aprovechando edificaciones (Figura 6)

El ciclo de vida de la colonia se desarrolla entre la primavera y el otoño y raras veces puede durar más de un año. Estas avispas se alimentan de carroña, néctar, exudados de pulgones y de otros insectos que cazan, e interactúa con especies nativas como depredador y como competidor por recursos alimenticios; interfiriendo con las actividades humanas al aire libre dado que inyectan un poderoso veneno con su aguijón (Recuadro 5).



Figura 6: Aspecto externo de nidos de chaqueta amarilla. Foto: J. Karlanian.

La avispa de papel

Muchas veces confundida con la chaqueta amarilla la avispa de papel es llamada “chaqueta chiquita” o “falsa chaqueta” por los lugareños. Pero dos características permiten diferenciar una especie de la otra: la avispa de papel posee patas y antenas anaranjadas mientras que en las chaquetas, las antenas son de color negro y las patas amarillas.

La avispa de papel se alimenta principalmente de otros insectos y arañas, y en menor medida de néctar de flores u otras soluciones azucaradas como jugos de frutas.

Esta especie no posee hábitos carroñeros y, por lo tanto, no interfiere con las actividades humanas al aire libre tanto como lo hace la chaqueta amarilla y, si bien posee un aguijón vinculado a glándulas de veneno, es una especie poco agresiva. Es originaria de Europa y norte de África, pero se ha extendido ampliamente colonizando Australia, y el norte y sur de América siendo citada por primera vez para la Patagonia argentina en el año 2002.

El abejorro *Bombus ruderatus*

En 1982 fue introducido, desde Europa a Chile como polinizador de praderas de trébol, un abejorro que construye nidos subterráneos y forma colonias que sólo están activas entre fines de la primavera y el principio del otoño; durante el invierno, sólo las nuevas reinas sobrevivirán hibernando para recomenzar un nuevo ciclo anual. Este abejorro se dispersó de tal manera que llegó a ser una especie común y abundante en el sur de la región y ya en 1993 fue observada en varias localidades del sudoeste de Argentina. Las poblaciones de esta especie han ido en aumento y han desplazado parcialmente al abejorro naranja (*Bombus dahlbomii*) que es la especie nativa que juega un papel importante en la polinización de plantas también nativas. Se presume que este desplazamiento puede afectar a corto y largo plazo la dinámica de las comunidades vegetales de la región (Capítulo 5).

MAMÍFEROS INTRODUCIDOS Y SUS IMPACTOS

La introducción de especies exóticas en nuevas áreas y su dispersión es un problema a nivel mundial ya que una especie que es introducida en un nuevo hábitat generalmente produce cambios drásticos en el ecosistema en detrimento de la biota local. En Patagonia, región de la Argentina donde hay más especies de mamíferos exóticos, la mayoría proviene de Eurasia y muchas se

han establecido exitosamente como poblaciones silvestres. Gran parte de las introducciones estuvieron asociadas a actividades humanas (caza deportiva, alimento e industria peletera) y ocurrieron principalmente durante la colonización europea, entre fines del siglo XIX y principios del siglo XX. Otras, como la de ganado vacuno y caballar, son más antiguas y datan de fines del siglo XVI cuando los españoles introdujeron estas especies en las costas atlántica y pacífica, que después se dispersaron y asilvestraron en el norte de la Patagonia.

Además de las especies domésticas, como vacas, caballos, cabras y ovejas, han sido introducidas numerosas especies silvestres como el ciervo colorado (*Cervus elaphus*), el paleta o dama (*Dama dama*), el axis o chital (*Axis axis*), la liebre europea (*Lepus europaeus*), el conejo europeo (*Oryctolagus cuniculus*), el castor (*Castor canadensis*), el visón (*Mustela vison*), el jabalí (*Sus scrofa*), la rata almizclera (*Ondatra zibethicus*) y otras especies de roedores.

Si bien aún conocemos muy poco sobre los efectos que estas especies pueden causar en las especies nativas y sobre el ecosistema en general, varios investigadores de la región estamos abocados a esta tarea. Estudios realizados en otras regiones del mundo nos permiten anticipar un potencial impacto negativo que indica que es necesario ampliar nuestro conocimiento para poder generar políticas adecuadas de erradicación y/o control.

Ganado vacuno

La actividad ganadera, en particular de ganado vacuno, se practica en la región del Nahuel Huapi desde fines del siglo XIX con el establecimiento de los primeros colonos. A pesar de las características naturales poco aptas para la actividad pecuaria, extensas áreas de bosques y otras comunidades han sido y son utilizadas como áreas de pastoreo extensivo, tanto en propiedades privadas como en tierras fiscales ocupadas por antiguos pobladores. En 2005 se

registraron 70 asentamientos y, de acuerdo a un informe de la Administración de Parques Nacionales, el 40% del área terrestre y susceptible de pastoreo del Parque Nacional Nahuel Huapi se halla pastoreada con diverso grado de intensidad, siendo el área Trafal la más afectada. De las 4.462 cabezas de ganado existentes en el año 1999 (excluidas las propiedades privadas), 63% corresponden a vacunos, 23% a ovinos, 10% a equinos y 4% a caprinos. Pese a la existencia de legislación que restringe la actividad pecuaria en las áreas protegidas, razones socio-económicas y dificultades en el control limitan la reducción y la erradicación del ganado de los Parques Nacionales.

Estudios realizados en distintos tipos de bosques coinciden en señalar que el efecto del pastoreo es negativo para las comunidades nativas en general y para algunas especies en particular. En sitios con pastoreo histórico y/o intenso, la composición florística del sotobosque cambia hacia la dominancia de especies resistentes o menos consumidas como los arbustos espinosos del género *Berberis*, al cual pertenece, por ejemplo, el michay. Entre las especies más consumidas y afectadas negativamente por el ganado cabe citar al maqui, la parrilla y la caña colihue.

Otro de los efectos observados es que el pastoreo moderado promueve, al reducir la cobertura de algunas especies del sotobosque, la abundancia de plántulas (individuos de hasta 10 cm de altura) de algunas especies arbóreas como el ciprés, el maitén (*Maytenus boaria*) y el ñire. Sin embargo, estos individuos son generalmente muy apetecidos por el ganado, especialmente en otoño e invierno cuando la oferta de otros forrajes disminuye. Como resultado, algunos individuos mueren y otros, los que logran sobrevivir, crecen lentamente y deformes, en muchos casos adoptando forma de "bonsái", lo que retrasa significativamente su llegada al dosel superior del bosque.

Ciervos exóticos

Tres especies de ciervos fueron introducidos intencionalmente en la Patagonia: el ciervo colorado, el paleta o dama y el axis o chital, todos ellos con fines de caza deportiva. Pero el único que se ha establecido y dispersado exitosamente en la Patagonia, y representa una seria amenaza para los ecosistemas locales, es el ciervo colorado. Fue introducido en la provincia de Neuquén entre 1917 y 1922 y actualmente ocupa aproximadamente 50.000 km² en bosques húmedos y de transición, desde Neuquén hasta Chubut y se prevé su expansión hacia la estepa debido a la ausencia de barreras que impidan o frenen su dispersión.

El ciervo colorado se alimenta de partes de plantas como hojas, ramas, flores y frutos y en general consume las especies de plantas más **palatables** que son ricas en nutrientes y con pocos compuestos secundarios o defensas anti-herbívoro (Capítulo 4). En general las plantas poseen mecanismos para tolerar o reponerse del consumo animal, sin embargo, el ciervo colorado como especie introducida y abundante, impone una intensidad y tipo de herbivoría diferen-

te a la de los ciervos nativos, pudú (*Pudu puda*) y huemul (*Hippocamelus bisulcus*) que son, actualmente, más escasos. A su vez, los ciervos producen otro tipo de daño, como el pisoteo, el descortezado de los troncos de los árboles y el raspado de los troncos con sus astas en marzo-abril, que es la época de reproducción (*brama*).

A pesar de las diferencias en la dieta del ciervo, que consume especies leñosas (*ramoneador*) y del ganado vacuno, que se alimenta de herbáceas (*pastoreador*), el efecto que causan sobre las comunidades de plantas es similar. Como resultado del ramoneo intenso y prolongado, como ocurre en la Isla Victoria (Parque Nacional Nahuel Huapi), el sotobosque tiene una altura promedio de 60 cm y está dominado por especies que no son muy consumidas por el ciervo como el radal (*Lomatia hirsuta*), o el michay, o por especies resistentes como la chaurilla (*Gaultheria mucronata*) o la laura (*Schinus patagonicus*) (Figura 7).

Por el contrario, en áreas donde el ciervo no tiene acceso desde hace unos 8 años, el sotobosque tiene una altura promedio de 130 cm y está caracterizado por especies



Figura 7: Aspecto general del sotobosque de un bosque de ciprés bajo la presencia de ciervos exóticos en la Isla Victoria (P.N. Nahuel Huapi). Foto: M. A. Relva.



Figura 8: Aspecto general del sotobosque de una parcela de bosque de ciprés en Isla Victoria (P.N. Nahuel Huapi) de la cual los ciervos exóticos fueron excluidos durante 8 años. Foto: M. A. Relva.

palatables (maqui y parrilla) o sensibles al pisoteo, como el amancay (*Alstroemeria aurea*) (Figura 8).

Además, estudios recientes han señalado que el ciervo podría favorecer la invasión de coníferas exóticas a través de su impacto negativo sobre las especies nativas como el ciprés. Por todo lo expuesto, podemos señalar que es urgente que se adopten medidas de control de las poblaciones de ciervos exóticos y lo que es casi más importante, que se realicen simultánea y coordinadamente tanto en las áreas protegidas, en las tierras fiscales, como en las propiedades privadas de la región.

SALMÓNIDOS INTRODUCIDOS Y SUS IMPACTOS

A principios del siglo XX los ambientes acuáticos de la Patagonia eran considerados sistemas con baja diversidad biológica en comparación con los ambientes acuáticos continentales de otras regiones. Por tal motivo, a partir de 1904, una serie de especies de peces comenzaron a ser introducidas en los ambientes de la región. La familia de los salmónidos fue la más utilizada debido a su gran valor para la pesca recreativa y a la semejanza con los ambientes del hemisferio Norte de donde son originarios.

Se introdujeron un total de siete especies de salmónidos, de las cuales la trucha de arroyo (*Salvelinus fontinalis*), la trucha marrón (*Salmo trutta*), la trucha arco iris (*Oncorhynchus mykiss*), el salmón encerrado (*Salmo salar*) y la trucha de lago (*Salvelinus namaycush*) son las que se han adaptado a los ambientes acuáticos de la zona. En la actualidad las truchas arco iris, marrón y de arroyo son muy exitosas y pueden ser encontradas en la mayor parte de las cuencas de Patagonia. Las introducciones originales de estas tres especies realizadas a partir de huevos importados de Estados Unidos, Europa y Chile, fueron suplantadas por siembras a partir de criaderos locales, estableciéndose programas de resiembra o re-introducción a lo ancho y largo de todo el territorio nacional.

A la lista de especies de salmónidos sembrados, se agrega desde 1991, el salmón Chinook (*Oncorhynchus tshawytscha*) que habiendo escapado de los establecimientos de piscicultura de Chile, migró hacia los ríos de la Argentina. Esta migración tiene dos vías comprobadas, una marítima a través del estrecho de Magallanes, con poblaciones desovantes en ríos de la cuenca atlántica de Tierra del Fuego y de Santa Cruz y, la otra, a través de cuencas bioceánicas, que naciendo en nuestro país desaguan, luego de cruzar la cordillera de los Andes, en el

Pacífico. Esto ha dado lugar a poblaciones reproductivas de este salmón en las cuencas de los ríos Corcovado, Pico y en la cuenca del Lago Puelo, en la provincia de Chubut.

La introducción y aclimatación de salmónidos en Patagonia ha generado dos hechos importantes. Por una parte, el establecimiento de poblaciones autosostenidas que ha dado lugar a una importante industria turística basada en el valor agregado asociado a la pesca recreacional que, para las economías regionales, es de importancia considerable. El movimiento económico ha sido estimado en 8.000.000 de dólares por temporada para San Carlos de Bariloche (Río Negro), 7.500.000 para el río Chimehuin (Neuquén) y 569.000 para la cuenca del río Puelo (Chubut). Esta actividad ha llevado a la formación de grupos que impulsan el desarrollo de la pesca recreacional como generadora de movimiento económico a escala local o regional.

Por otra parte, la aclimatación de los salmónidos ha generado preocupación por el impacto ocasionado sobre la biota nativa. Así, los salmónidos han sido y son considerados responsables de la reducción y/o desaparición de poblaciones de anfibios, peces y organismos que viven asociados al fondo (*bentónicos*). Si bien hay información bastan-

te concreta para algunos ambientes, no se tiene una idea cierta de cuál ha sido el grado de impacto de estos peces a nivel regional pero es indudable que su introducción debe haber producido cambios profundos en el funcionamiento de los mismos.

Dado que no existía en forma previa a la introducción de salmónidos un conocimiento detallado de la biota de los ambientes que éstos colonizaron, es difícil establecer la magnitud de los cambios que puedan haber causado. Sin embargo, considerando el conjunto de interconexiones vinculadas a la alimentación entre las distintas especies (*trama trófica*) en un lago andino-patagónico, con y sin presencia de salmónidos, se puede evaluar qué ocurre al aparecer un nuevo depredador que consume a los peces autóctonos y un componente más que compete por el alimento (Figura 9).

Las nuevas conexiones aportadas por los salmónidos modifican la forma en que el alimento se distribuye en el sistema del lago y, por lo tanto, en la disponibilidad del mismo para los distintos componentes de la biota nativa. A este tipo de impacto se suma la depredación, ya que en forma previa a la introducción de los salmónidos el depredador *tope*, es decir el máximo depredador entre los peces, era la perca. Los salmónidos

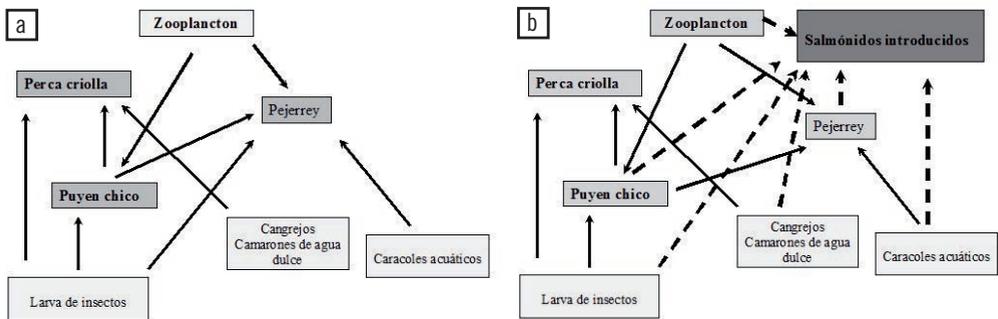


Figura 9: Trama trófica simplificada de las tres especies de peces más comunes de la Patagonia: pejerrey patagónico, perca criolla y puyen chico (a). Modificación de la trama trófica al introducir los salmónidos (b). Las flechas indican el sentido del flujo de la energía provista por el alimento. Las líneas continuas indican la depredación por especies nativas y las discontinuas la depredación ejercida por los salmónidos.

introdujeron una mayor presión de depreciación que pudo haber afectado numéricamente a otras especies como el pejerrey patagónico (*Odontesthes hatcherii*) que era numeroso en lagos andino-patagónicos antes de las introducciones, pero que ahora se encuentra en bajo número y sólo en zonas altamente vegetadas.

UN HÁBITAT FRAGMENTADO

Los ambientes naturales se han ido modificando por el cambio en el uso de la tierra (Capítulo 9). Así, con la colonización de la Patagonia, algunos bosques fueron transformados en pastizales para la cría de ganado, en áreas cultivadas o en grandes extensiones con plantaciones forestales de una única especie, en general exótica. De esta manera, los bosques nativos se fueron fragmentando, en un proceso que fue aislando comunidades y ecosistemas antes continuos.

La fragmentación del hábitat puede tener efectos negativos para la mayoría de las especies. En los fragmentos de menor tamaño la probabilidad de extinción es mayor debido a la reducción de la disponibilidad de hábitat para plantas y animales. Esto lleva a que las poblaciones sean pequeñas, posean poca diversidad genética, y por lo tanto sean más susceptibles a fluctuaciones menores en el clima o la disponibilidad de recursos, por ejemplo.

RESPUESTAS A LA FRAGMENTACIÓN

El bosque templado austral es el único lugar en el mundo donde crecen el notro (*Embothrium coccineum*) y el alerce (*Fitzroya cupressoides*). El notro es un árbol de amplia distribución que posee llamativas flores rojas que atrae a una variedad de polinizadores (Capítulo 5), especialmente a aves, entre ellas el picaflor rubí (*Sephanoides sephanoides*). Sus semillas tienen un ala que

les permite volar una decena de metros. El notro posee crecimiento rápido y puede establecerse tanto en lugares abiertos o en el bosque en sitios donde tenga buena cantidad de luz por lo que es considerada una especie colonizadora. Por su parte el alerce, es el segundo árbol más longevo del mundo y puede llegar a vivir más de 3.000 años. Es una conífera de lento crecimiento, polinizada por viento y que se establece en lugares abiertos y en áreas de alta precipitación.

Para analizar el efecto de la fragmentación del hábitat en estas especies, realizamos un estudio en los paisajes fragmentados del sur de Chile. Es de esperar que en esas condiciones ocurra un empobrecimiento genético, es decir mayor homogeneidad en áreas de menor tamaño, y que restrinja el flujo de genes o intercambio genético (mayor divergencia) entre bosques aislados. En los bosques fragmentados de alerce de la Depresión Central de la Región de los Lagos, encontramos que la diversidad genética era similar a la de otros bosques estudiados que forman **rodales** de mayor tamaño. Además, registramos que los fragmentos de bosque que ocupan mayor área poseen mayor diversidad genética que los más pequeños (Figura 10).

En el caso del notro, en estudios realizados en árboles solitarios y árboles en fragmentos de bosque de distinto tamaño (*parches*) en el norte de la isla de Chiloé, encontramos que los árboles aislados son muy importantes para las aves que los polinizan porque los utilizan para desplazarse entre un fragmento y otro. De ese modo mantienen conectados a través de la polinización (*flujo génico*) a los parches de bosque fragmentados.

Los árboles aislados y los fragmentos pequeños son visitados con mayor frecuencia que los árboles de fragmentos de mayor tamaño, lo que aumenta el número de flores polinizadas. Como resultado, encontramos mayores tasas de entrecruzamiento y de germinación en parches chicos (Figura 11).

Esto indicaría que la mayor actividad de polinizadores entre fragmentos pequeños

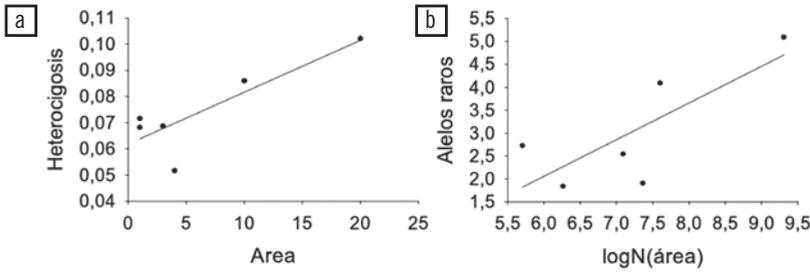


Figura 10: Relación entre la diversidad genética, reflejada en Heterocigosis (a) y alelos raros (b) y el tamaño poblacional del alerce en la Depresión Central (Chile).

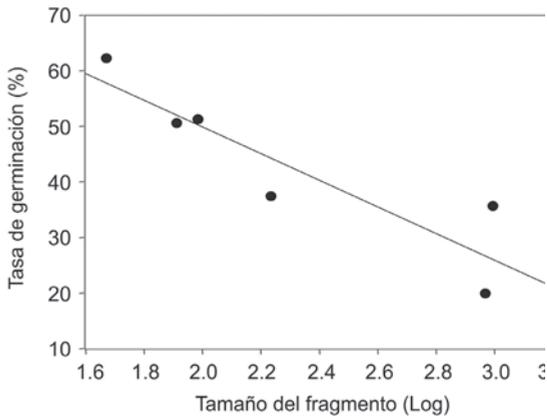


Figura 11: Relación entre la tasa de germinación de semillas de notro y el tamaño del fragmento de bosque en la Isla de Chiloé (Chile).

reduce la autofecundación (Capítulo 5) y aumenta el flujo génico.

Por el contrario, la mayor permanencia de los polinizadores en los fragmentos grandes se traduciría en la cruce entre individuos emparentados, con el aumento de la **endogamia** y disminución de su **éxito reproductivo**. De esta manera, la actividad de los polinizadores amortigua la pérdida de diversidad genética (*erosión genética*) esperada por efectos de la fragmentación en parches chicos manteniendo además la *variación adaptativa*, medida como la aptitud de los individuos.

Si bien los efectos de la fragmentación del bosque fueron detectables en el notro, probablemente no serán perjudiciales para la viabilidad de las poblaciones remanentes que pertenecían a un bosque continuo que luego quedaron aisladas como consecuencia de la fragmentación. Las poblaciones fragmentadas mostraron altos niveles de

flujo de genes y menor grado de parentesco que las poblaciones de mayor tamaño. El notro, al ser una especie colonizadora, raramente forma bosques puros y su reproducción ocurre entre individuos diferentes, evitando así las consecuencias perjudiciales de la autofecundación. Por lo tanto, especies pioneras y que pueden sobrevivir como individuos aislados como el notro, serían relativamente tolerantes a la tala de bosques. Además, podrían ser de gran importancia en los planes de recuperación para facilitar el establecimiento de especies intolerantes a tales perturbaciones.

Por el contrario, especies de crecimiento lento, con producción esporádica de semillas y cuyo tamaño poblacional afecta el grado de diversidad genética como el alerce, serían sensibles a la fragmentación. Las poblaciones fragmentadas de alerce son reservorios de diversidad genética y por lo tanto

es relevante aumentar los esfuerzos para su conservación *in situ* y fomentar prácticas de **restauración** pasiva como el aumento del área a conservar. Estos estudios evidencian que las especies de bosque poseen distinta sensibilidad a la fragmentación que tiene que ser tenida en cuenta en planes de manejo y conservación.

RUTAS Y CAMINOS: IMPACTOS SOBRE LAS ESPECIES NATIVAS Y EXÓTICAS

El impacto de las rutas en la fauna ha sido estudiado en diferentes partes del mundo, y actualmente es muy considerado en estudios de impacto ambiental requeridos para la construcción de nuevas vías de comunicación. Rutas y caminos facilitan el acceso del ser humano a ambientes que eran poco accesibles lo que trae aparejado algunos riesgos indirectos como la cacería furtiva o los disturbios a los nidos, entre otros. En

general, las rutas tienen muchos efectos negativos pero, algunas especies como las aves rapaces se han visto favorecidas por su presencia (Recuadro 6). Estas aves son comúnmente observadas cerca de las rutas alimentándose de los animales que son atropellados, aun a riesgo de ser atropelladas ellas mismas (Figura 12, Recuadro 6). Por lo tanto, las especies que utilizan estos ambientes deben balancear la recompensa que puede significar una mayor abundancia de alimento, con el riesgo que implica estar en esos sitios.

Las rutas y sus bordes difieren del ambiente natural que los rodea ya que su construcción y mantenimiento abre grandes espacios destruyendo la vegetación nativa y modificando el suelo, el micro-clima y la disponibilidad de recursos para las plantas y animales. Estas modificaciones en el ambiente favorecen el establecimiento de especies adaptadas a esos cambios como las plantas exóticas, que con su gran capacidad de dispersión y reproducción colonizan rá-

Recuadro 6. Rapaces y rutas patagónicas

Sergio A. Lambertucci y Karina L. Speziale

En el noroeste de la Patagonia argentina se ha estudiado el efecto de las rutas sobre algunas aves rapaces carroñeras y se encontró que, en especial las de menor tamaño y las acostumbradas a utilizar zonas urbanas, son favorecidas por las rutas. Tal es el caso de los bien conocidos chimangos (*Milvago chimango*), caranchos (*Caracara plancus*) y jotes de cabeza negra (*Coragyps atratus*). Por el contrario, otras aves, que en general no se encuentran en los ambientes urbanos, vuelan sobre las rutas pero evitan comer allí; tal es el caso del cóndor andino (*Vultur gryphus*) y del águila mora (*Geranoaetus melanoleucus*) que prefieren estar a varios cientos de metros de las rutas cuando se alimentan.

Estas especies son de gran tamaño y les cuesta mucho remontar vuelo. En el caso de los cóndores, cuando bajan a comer cerca de las rutas se los observa muy nerviosos, pasan casi todo el tiempo mirando a su alrededor y casi no comen. Además, bajan menos cóndores y en general se quedan mucho menos tiempo comiendo cerca de las rutas que lejos de ellas.

Esta respuesta desigual de las especies puede hacer que, de incrementarse el número de rutas, algunas carroñeras mejoren su estado poblacional e incluso amplíen su distribución. Por el contrario, otras especies verían empeorado su hábitat y podrían disminuir en cantidad y distribución. La tendencia en la Patagonia es al aumento de habitantes, de tráfico y de caminos, por lo tanto es importante tener en cuenta los problemas que pueden traer las rutas para las grandes carroñeras de la Patagonia.

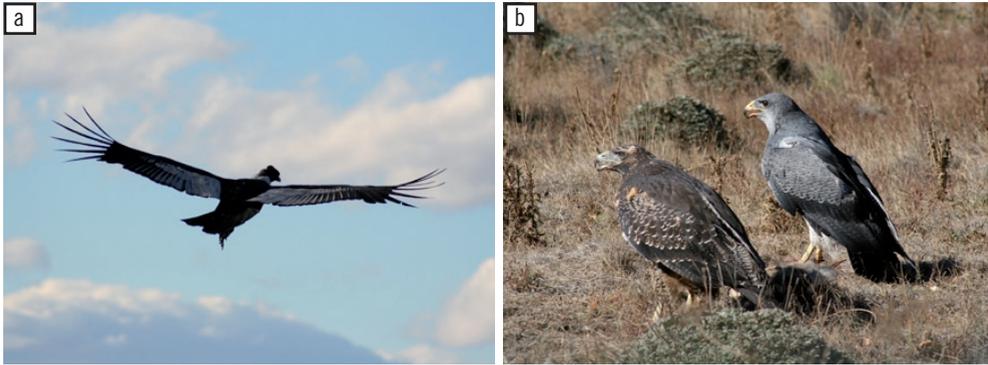


Figura 12: Cóndor andino adulto en vuelo (a), Águila mora adulta y juvenil junto a carroña de liebre (b). Fotos: S. Lambertucci..

Recuadro 7. Rutas con hormigas y cardos

Alejandro G. Farji-Brener

En la parte más seca del Parque Nacional Nahuel Huapi la hormiga cortadora de hojas (*Acromyrmex lobicornis*), habita preferentemente áreas abiertas, colonizando bordes de rutas y márgenes de ríos. Estas hormigas nativas colectan hojas de diversas plantas, material con el cual cultivan una especie de hongo en el interior de su nido que sirve de alimento para gran parte de la colonia (Capítulos 6 y 8). Como producto de este proceso, generan una gran cantidad de desechos orgánicos que depositan sobre el suelo, en montículos cercanos al nido (*basureros*). Estos basureros son hasta 80 veces más ricos en nutrientes que los suelos adyacentes.

¿Qué tipo de plantas se beneficia de este exceso de nutrientes? Algunos estudios demostraron que las plantas exóticas son las más favorecidas por estas “islas de fertilidad” ya que son las más abundantes en los bordes de las rutas, donde los hormigueros son más frecuentes y son las primeras que colonizan los basureros de las hormigas y las que más se benefician de ellos. Por ejemplo, dos especies de cardos (*Onopordum acanthium* y *Carduus nutans*) son hasta 500% más abundantes cerca de los hormigueros, hasta 1000% más grandes, y producen hasta 300% más semillas cuando crecen en basureros que cuando crecen en el suelo. En consecuencia, una hectárea con hormigueros produce aproximadamente unas 8 millones más de semillas de cardos que una hectárea sin hormigueros.

Así los hormigueros parecen, muchas veces, como “islas de cardos” inmersas en la estepa patagónica y una especie de hormiga nativa “ayuda” a una especie de planta exótica a utilizar los bordes de las rutas para su expansión geográfica.

“Isla” de cardos sobre un nido de la hormiga cortadora de hojas. El nido y su basurero han quedado tapados por las plantas exóticas. Foto: A. Farji-Brener.



pidamente los bordes de las rutas (Recuadro 7). Sin embargo, hay algunas especies nativas que también gustan de ambientes alterados.

HERBÍVOROS AMENAZADOS POR LA CAZA

Los caminos y picadas abiertas para la exploración y explotación petrolera son una amenaza para los grandes herbívoros de la estepa, ya que no sólo favorecen la degradación del hábitat sino que además facilitan el acceso de cazadores furtivos. Este problema existe desde hace varias décadas en el norte de la Patagonia, pero se ha incrementado en los últimos 30 años viéndose favorecida la caza de guanacos (*Lama guanicoe*) y choiques (*Pterocnemia pennata*) para consumo de su carne y sub-productos.

Los guanacos son camélidos de unos 120 kg de peso que viven en grupos sociales y predominan en ambientes áridos y semiáridos. Desde la antigüedad y hasta fines del siglo XIX, los guanacos fueron los herbívoros dominantes de la Patagonia (millones de individuos). En la actualidad, los guanacos han disminuido a unos 400.000-600.000 individuos como resultado de la introducción de ganado y de la intensa cacería. Dos de las principales poblaciones de guanacos que aún persisten se hallan al norte de Neuquén y al sur de Mendoza, en las áreas protegidas Auca Mahuida y La Payunia (Figura 13).

Sin embargo, en algunos sectores de Auca Mahuida, la densidad de guanacos ha disminuido hasta en un 92% en las últimas décadas presumiblemente debido al uso de los caminos y picadas por cazadores furtivos (Figura 13b).

En la provincia de Neuquén durante la década del 90 fueron abiertos alrededor de 40.000 km de caminos petroleros de los cuales 4.171 km se hallan en el área protegida Auca Mahuida y sus alrededores. El 70% de estos caminos han permanecido abiertos y transitables en las últimas décadas.

Con el fin de hallar posibles soluciones que aporten a la conservación del guanaco en Patagonia, hemos realizado, con el apoyo de la Fundación Wildlife Conservation Society (WCS), un estudio de esta especie en Auca Mahuida y sus alrededores. Registramos cantidad de individuos, tamaños de grupos y comportamiento en transectas vehiculares distribuidas en tres sitios con diferentes grados de acceso de cazadores por caminos petroleros: sin acceso, bajo acceso y alto acceso. Analizamos la densidad de guanacos, el tamaño de los grupos y el comportamiento de los animales.

En el sitio sin acceso a cazadores encontramos una mayor densidad de guanacos, un mayor tamaño de grupos y sólo unos pocos animales huyeron ante nuestra presencia (Figura 13c). En contraste, en los sitios con bajo y alto acceso de cazadores las densidades fueron más bajas, el tamaño de los grupos menor y el comportamiento mayoritario fue de huida. Estos resultados sugieren que, de no tomarse medidas de conservación a tiempo, ésta población de guanacos estaría en grave riesgo de persistencia.

En base a éstos resultados, en el año 2005 propusimos trabajar conjuntamente con sectores interesados y relacionados al área protegida Auca Mahuida para recuperar las poblaciones de guanaco y su ambiente. Con esa meta, en el año 2006 una empresa petrolera cerró más de 400 caminos en desuso impidiendo el acceso de cazadores en una iniciativa impulsada por WCS, Áreas Naturales Protegidas de la provincia del Neuquén y pobladores locales. En la actualidad continuamos relevando esta población de guanacos y promoviendo otras acciones como la creación de un corredor natural, eliminar la caza furtiva y reducir el impacto hidrocarburífero y ganadero, con el fin de conectar esta población con las del sur de Mendoza, ayudando así a conservar en buen estado este valioso recurso faunístico y su ambiente para las futuras generaciones.

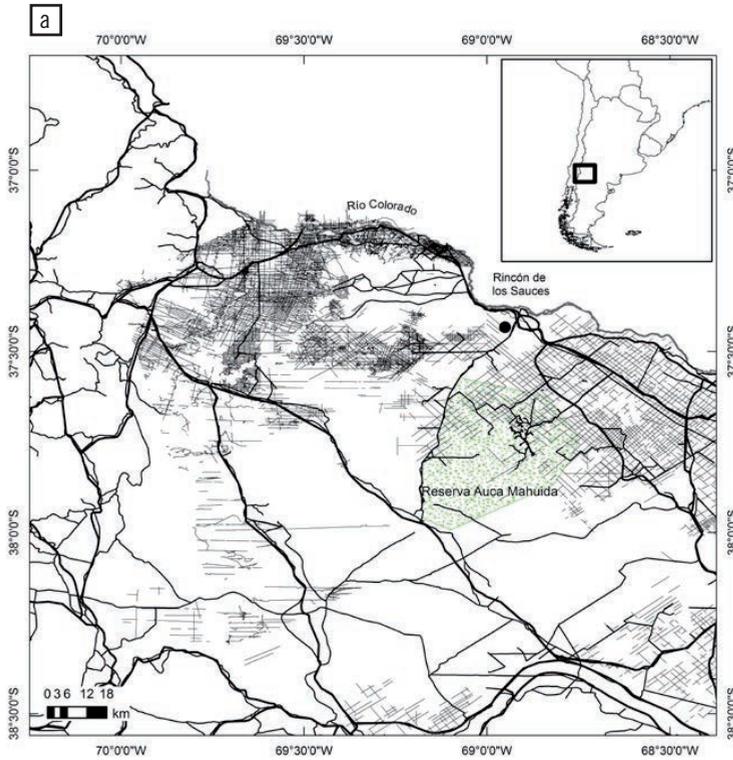
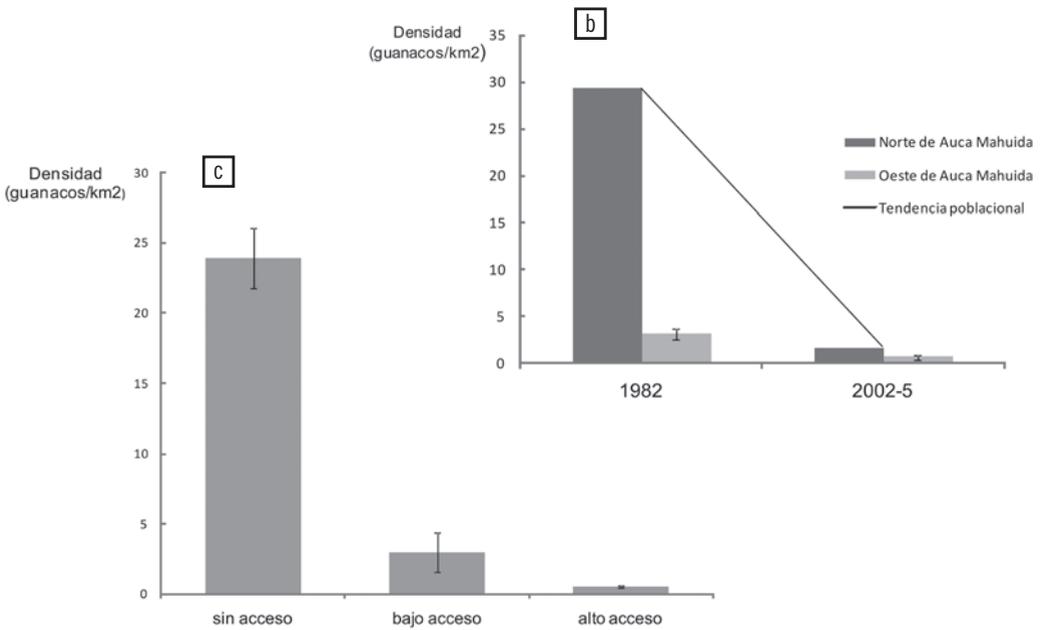


Figura 13: Ubicación del área protegida Auca Mahuida, indicando caminos y picadas petroleras (líneas oscuras) (a), Densidad de guanacos en 1982 y 2002-5 al Norte y Oeste del área protegida Auca Mahuida (b) y Densidad de guanacos en sitios sin acceso, con bajo acceso y alto acceso de cazadores furtivos en el área protegida Auca Mahuida durante el período 2002-5 (c).



CONCLUSIONES

Las investigaciones aquí presentadas contribuyen a la ecología como ciencia y brindan información relevante para el manejo de los disturbios descritos. Esta información es utilizada, por ejemplo, por los administradores de las áreas protegidas con el fin de minimizar las consecuencias negativas que tienen algunos de ellos. Sin embargo, el costo de implementar estas medidas -ya sean de control, monitoreo para la detección temprana de exóticas con antecedentes

de invasoras o de su erradicación- es muy elevado y para que no se sean un fracaso, siempre se requiere de tareas sostenidas en el tiempo y coordinadas con las propiedades privadas y fiscales. Por este motivo numerosos países del mundo han implementado estrictas y efectivas medidas de control que regulan la entrada de especies animales y vegetales, y sus subproductos.

En síntesis, nada de lo que el hombre haga tiene un efecto neutro o inocuo sobre la estructura y función de los sistemas naturales, por lo que el conocimiento que tengamos sobre el impacto de nuestras actividades y cómo mitigarlas o minimizarlas, hará la diferencia entre vivir en armonía o no con nuestro medio ambiente.

CONSERVACIÓN Y RESTAURACIÓN

Adriana E. **Rovere**, Melisa **Blackhall**, Laura **Cavallero**, María A. **Damascos**, Dora **Grigera**, Ana C.A. **Masini**, Maya **Svriz** y Norlan **Tercero-Bucardo**

El conocimiento sobre la ecología de Patagonia norte, fruto de las investigaciones desarrolladas, es esencial para conservar los ecosistemas nativos y lograr un desarrollo sustentable. La transformación de los sistemas naturales hoy se manifiesta en pérdida de diversidad, degradación y fragmentación del hábitat, sobreexplotación de especies e introducción de especies exóticas. Frente a este panorama, urge tomar medidas de conservación y de protección de la biodiversidad en todos sus niveles.

Proteger la diversidad biológica (*biodiversidad*) es un tema central en conservación que aspira a cuidar todas las formas de vida, en todos los niveles de organización y papeles ecológicos que desempeñen. Al hablar de diversidad biológica se consideran tres niveles: *diversidad de especies, genética y de ecosistemas*. La *diversidad de especies* incluye a las diferentes especies que habitan el planeta Tierra; la *diversidad genética* incluye la variación genética dentro de la especie, tanto en poblaciones geográficamente separadas como en los individuos de una misma población; y la *diversidad de ecosistemas* incluye

la variación de las comunidades biológicas y el ambiente en que viven las especies.

Debido a las transformaciones de los sistemas naturales, las comunidades biológicas que llevan años desarrollándose están siendo devastadas por el hombre en todo el planeta. Las principales consecuencias que resultan de la actividad humana son la pérdida de diversidad, la degradación y fragmentación del hábitat, la sobreexplotación de especies y la introducción de especies **exóticas**. La pérdida de biodiversidad ocasiona cambios en la estabilidad de los ecosistemas y, en casos extremos, la disfunción de los mismos. La

extinción de las especies vegetales y animales es uno de los síntomas más preocupantes del deterioro ambiental en el mundo, ya que constituye un proceso irreversible. A su vez, estas extinciones alteran la trama que une a los seres vivos entre sí y modifican inevitablemente las cadenas alimenticias. La introducción accidental o voluntaria de plantas y animales exóticos modifica el entorno natural y causa el retroceso de numerosas especies autóctonas, debido a que las especies introducidas se asilvestran y muchas veces, al no tener los controles naturales de sus lugares de origen, terminan modificando no sólo la estructura de las comunidades naturales sino su funcionamiento (Recuadro 1, Capítulo 8).

A modo de ejemplificar las transformaciones de los ambientes naturales podemos preguntarnos ¿Qué factores amenazan la conservación de las aves de los bosques patagónicos? Hasta el momento sabemos que, los principales factores que actúan en este sentido son la pérdida de hábitat, la introducción de especies y la extracción de ejemplares. Una de las causas de pérdida de hábitat en la Patagonia es la deforestación que afecta especies que tienen un alto valor de conservación, ya sea por ser **endémicas** o por estar sometidas a diversas amenazas. La remoción de árboles muertos o enfermos es una práctica perjudicial para las especies que anidan o se refugian en las oquedades de los troncos, o que obtienen de ellos su alimento, como el carpintero gigante (*Campophilus magellanicus*) y el picolezna (*Pygarrhichas albogularis*), ambas especies clasificadas como **Vulnerables** (categoría de la legislación argentina que agrupa a las especies que no están claramente en peligro, ni amenazadas, pero corren el riesgo de estarlo). Así se ha demostrado, por ejemplo, que el picolezna fue el ave más afectada por un incendio en un sector de bosque. Por su parte, las represas emplazadas cerca de los tramos superiores de los ríos de montaña pueden tener efectos muy negativos sobre el pato del torrente (*Merganetta armatta*), especie que habita y se

alimenta exclusivamente en esos ambientes y se considera **Amenazada** (categoría de la legislación argentina que agrupa a las especies que son susceptibles de pasar a la categoría Peligro de extinción).

Con relación a las especies introducidas, se sabe que perjudican indirectamente a las aves nativas por medio de la destrucción del hábitat, o de manera directa mediante la depredación y la transmisión de enfermedades. Dentro de estas especies, las que más alteran la fisonomía y la composición específica de los bosques son el ciervo colorado (*Cervus elaphus*), el jabalí (*Sus scrofa*) y el ganado. Es posible que los jabalíes consuman huevos y pichones de las aves que anidan en el suelo, en tanto que estudios realizados en los parques nacionales Nahuel Huapi y Lanín, indican que el principal depredador de la avifauna acuática es el visón (*Mustela vison*), un carnívoro originario de Norteamérica escapado de criaderos en la década del '60. Entre las aves más afectadas por el visón se encuentran el cauquén real (*Chloephaga poliocephala*) y el pato de anteojos (*Specularias specularis*), dos especies consideradas Amenazadas. A mediados del siglo XX la paloma araucana (*Patagioenas araucana*), categorizada actualmente como Vulnerable, sufrió una gran mortalidad por haberse contagiado una enfermedad de las aves domésticas. Actualmente se ha recuperado numéricamente, probablemente a partir de individuos de poblaciones procedentes de Chile. Este hecho evidencia la importancia de que exista conectividad entre las poblaciones de una especie.

En cuanto a las actividades extractivas, la que más afecta a las aves de los bosques patagónicos es la caza deportiva. Esta actividad ha conducido a una grave reducción de las poblaciones del cauquén real y del cauquén colorado (*Chloephaga rubidiceps*), especie que se encuentra incluida en la categoría **Peligro de extinción** (categoría de la legislación argentina que agrupa a las especies que están en peligro inmediato de extinción). A las aves rapaces, algunas categorizadas como Ame-

Recuadro 1. Carnívoros y carroñeros renovaron la dieta

Sergio A. Lambertucci, Susan Walker y Andrés Novaro

Hasta hace algo más de un siglo los grandes herbívoros dominantes del noroeste de la Patagonia eran los guanacos (*Lama guanicoe*), los choiques (*Rhea pennata*) y en algunas zonas los huemules (*Hippocamelus bisulcus*). Estas especies eran la principal fuente de alimento de los grandes carnívoros y carroñeros patagónicos como los pumas (*Puma concolor*) y los cóndores (*Vultur gryphus*), respectivamente. Sin embargo, en el último siglo y medio se introdujeron en la zona varias especies exóticas que se han vuelto dominantes. En primera instancia, los colonos trajeron grandes cantidades de ganado doméstico, vacas, caballos y ovejas, desde Europa. Luego se introdujeron, en muchos casos para su caza, especies silvestres como el ciervo colorado, la liebre europea (*Lepus europaeus*), el jabalí. Estas nuevas especies han cambiado el paisaje patagónico, han provocado la disminución de los herbívoros autóctonos y han traído aparejado fuertes cambios en las relaciones entre los depredadores, sus presas y los carroñeros.

En los últimos años se han realizado estudios sobre la dieta de algunos de los principales carnívoros y carroñeros del noroeste de la Patagonia. En estos trabajos se encontró que la dieta de los grandes depredadores como el puma o el zorro colorado (*Pseudalopex culpaeus*), y de un carroñero como el cóndor andino actualmente está basada casi en su totalidad en especies exóticas. En la provincia de Neuquén se encontró que el 94 % del alimento disponible para los mamíferos carnívoros son especies exóticas y sólo un 6 %, como los guanacos y los choiques, son nativas. En otro estudio se encontró que más del 98 % del alimento consumido por los cóndores que habitan Neuquén y Río Negro son especies exóticas, en particular ovejas, el ciervo colorado y la liebre.

Esto ha llevado a pensar que los grandes herbívoros del noroeste de la Patagonia se están extinguiendo “ecológicamente” en sus roles como presas en algunas zonas. La *extinción ecológica* de una especie se produce cuando ésta ya no interactúa con otras, generalmente debido a la reducción de su abundancia. En el caso de las interacciones tróficas, esto quiere decir que los individuos de esa especie ya no son una fuente de alimento para las especies que se alimentaban de ellos.



Jote de cabeza colorada (*Cathartes aura*) alimentándose de carroña de oveja. Foto: S. A. Lambertucci.

nazadas, caso del aguilucho andino (*Buteo albigula*) y de cola rojiza (*B. ventralis*), se las mata con armas de fuego o cebos tóxicos por ser consideradas perjudiciales para el ganado; también mueren al caer accidentalmente en trampas colocadas para atrapar zorros u otros carnívoros. Los búhos y las lechuzas son perseguidos por temor o superstición y

sufren la destrucción de sus sitios de reproducción o de refugio. Paradójicamente estas aves, entre ellas la lechuza bataraz (*Strix rupestris*), categorizada como Vulnerable, son de gran importancia sanitaria por ser depredadoras del ratón colilargo (*Oligoryzomys longicaudatus*), reservorio del hantavirus.

Entre otros factores de amenaza puede

mencionarse al turismo, que altera el sotobosque y las riberas de los cuerpos de agua y perturba las actividades de reproducción, conduciendo a la ruptura de huevos y a la mortalidad de las crías. El turismo de aventura estimula el acceso humano a sitios tradicionalmente nada o poco frecuentados, como por ejemplo ríos y arroyos de montaña de aguas rápidas y claras, que suelen ser hábitat de especies de máxima prioridad de conservación, como el pato del torrente.

El desconocimiento de la tendencia de los tamaños poblacionales de gran parte de la avifauna patagónica, constituye en sí mismo una amenaza para su conservación, ya que impide saber con certeza si las poblaciones están en declinación, y de ser así, cuál es la causa. En general son varios los factores que

ponen en peligro la conservación de una especie y aunque la incidencia de cada uno de ellos sea diferente, el impacto es producto de la sinergia de los efectos negativos. Por consiguiente, para propender a la conservación de la avifauna de la Patagonia, es necesario realizar más investigaciones básicas y aplicadas y a su vez tomar medidas precautorias.

Entre los argumentos que se han propuesto para comprender la importancia de la biodiversidad se pueden mencionar razones *éticas* y de la integridad natural que establecen que todas las especies tienen el mismo derecho a existir así como razones *estéticas* que valoran el hecho de disfrutar del paisaje o de una especie por su belleza (Figura 1). Hay también razones *culturales*



Figura 1: Grupo de guanacos en la Reserva Provincial Auca Mahuida (a) y Flor de tara (*Senna arnottiana*) (b) en la Reserva Provincial Auca Mahuida (Neuquén) Fotos: A.E. Rovere y A.C.A. Masini.

y *espirituales* que respetan la estrecha relación que tienen las comunidades locales con su ambiente, cuyos componentes están cargados de significado e integrados en sus vidas (Capítulo 9); razones *funcionales* que indican que la presencia de alta diversidad de especies y genética favorece la estabilidad de los ecosistemas frente a cambios naturales o antrópicos y razones *científicas, económicas y utilitarias* que entienden que el conocimiento de la biodiversidad y el uso racional de los ambientes naturales proporciona servicios ambientales, recursos para la humanidad y asegura la continuidad de sus actividades productivas.

¿USO SUSTENTABLE Y CONSERVACIÓN *IN SITU*?

El término *desarrollo ambientalmente sustentable, sostenible o perdurable* se define como la satisfacción de las necesidades de las generaciones presentes sin comprometer las posibilidades de que las generaciones futuras satisfagan sus propias necesidades. Por lo tanto, se entiende por *uso sustentable* a un desarrollo económico y social respetuoso con el medio ambiente, y que considere su conservación. Esta última se puede diferenciar en la conservación de los ecosistemas y los hábitats naturales (*in situ*), de la conservación de los componentes de la diversidad biológica fuera de sus hábitats naturales (*ex situ*).

En la actualidad se postula que las **ecorregiones** presentan la escala geográfica adecuada para la implementación de políticas regionales de desarrollo sustentable y conservación de los recursos naturales. Ello se debe a que los principales procesos ecológicos que mantienen la biodiversidad y los servicios que los ecosistemas naturales proporcionan al hombre (por ejemplo, disponibilidad y calidad de agua dulce) son evidentes a escala regional.

En la Patagonia continental están presentes cuatro de las 15 ecorregiones de Argentina: *Espinal, Monte de llanuras y mesetas, Estepa patagónica* y *Bosques andino-patagónicos*. El estado de protección de cada una es desigual: por ejemplo, la ecorregión de los *Bosques andino-patagónicos* posee un 34 % de su área bajo algún estatus de protección, la *Estepa patagónica* un 4 %, el *Monte de llanuras y mesetas* un 2 % y el *Espinal* solo un 0,03 %.

En algunos casos, las áreas protegidas no son autosuficientes a largo plazo, ni asegurarán la viabilidad ecológica para los ecosistemas que ellas mismas protegen. A su vez, es importante mencionar que el entorno o matriz que rodea las áreas protegidas, está compuesto generalmente por áreas de intenso uso antrópico donde se realizan deforestaciones, agricultura, y/o plantaciones forestales, como por ejemplo las plantaciones de especies exóticas ubicadas próximas al Challhuaco que se encuentra a pocos kilómetros de la ciudad de S.C de Bariloche (Figura 2), o los bosques de pehuén (*Araucaria araucana*) que



Figura 2:
Plantaciones de pinos ubicadas en las proximidades del Challhuaco, en el límite del P. N. Nahuel Huapi. Foto: A. E. Rovere.

han sido forestados con pino en el noroeste de Neuquén. Es de destacar que específicamente el área del Valle del Challhuaco, constituye parte de una reserva nacional, por lo cual es una zona de amortiguación de impactos entre el parque nacional, que prohíbe el aprovechamiento de recursos de cualquier tipo, y las áreas no incluidas en un régimen específico de conservación.

Con frecuencia, diferentes actividades se realizan sin una adecuada planificación con consecuencias negativas para la conservación, ya sea porque se avanza hasta los límites mismos de las áreas protegidas o porque se deja a las áreas protegidas inmersas en una matriz de intenso uso antrópico, perdiendo con el tiempo parte importante de la biodiversidad que albergan y protegen.

Para superar esa pérdida en las áreas protegidas, en la actualidad se maneja una estrategia que se basa en la *amortiguación* y la *conectividad*. La *amortiguación* consiste en el ensamblaje espacial de áreas protegidas de distinta categoría de conservación. Así, las áreas protegidas con un régimen alto de protección se hallan rodeadas de un entorno de áreas con menor grado de protección que cumplen la función de amortiguación. A su vez, la *conectividad* procura vincular áreas protegidas separadas y establecer *corredores ecológicos* que cumplen la función de dar continuidad a un determinado tipo de hábitat. Este concepto, reconocido a nivel mundial, es relativamente flexible ya que permite establecer en su interior distintas categorías de manejo aplicado a la protección de la naturaleza, por ejemplo parques nacionales, provinciales, municipales o reservas así como áreas donde se desarrollan actividades productivas.

En Patagonia se encuentra el Corredor Andino Norpatagónico que es una iniciativa para el manejo de los bosques templados valdivianos de Argentina y Chile, área identificada a nivel mundial por su alta biodiversidad. Actualmente, este corredor forma parte de la Reserva de la Biosfera Andino Norpatagónica. Esta Reserva de la Bios-

fera comprende tres unidades territoriales de actuación: las áreas naturales protegidas en la ecorregión valdiviana; las ciudades, villas y parajes vinculados a la reserva, y el área natural productiva. Su misión es mantener y sostener a largo plazo la integridad y funcionalidad de los ambientes de la ecorregión Valdiviana a escala de paisaje, consolidar un uso sustentable de los recursos dentro y fuera de las áreas protegidas con equidad, activa participación social, respeto por la diversidad cultural y lograr el fortalecimiento institucional de los organismos que administran el territorio.

RESPUESTAS PARA LA DEGRADACIÓN

La región de los bosques andino-patagónicos enfrenta graves problemas ocasionados por actividades antrópicas como ser la pérdida y fragmentación de áreas boscosas y de otros ecosistemas naturales o la contaminación, que conducen a una disminución de la diversidad biológica. A fin de dar respuesta a esta pérdida, la *biología de la conservación* enfatiza, entre otras líneas, enfoques aplicados que buscan prevenir la degradación del hábitat y la extinción de especies así como restaurar ecosistemas y restablecer relaciones sustentables entre el hombre y los ecosistemas. De este modo, la **restauración ecológica** toma como base para su desarrollo el conocimiento ecológico previo.

Los trabajos de investigación en relación a la conservación y pérdida de la diversidad biológica, nos presentan dos desafíos: el de investigar los efectos de las actividades humanas sobre los demás seres vivos, las comunidades biológicas y los ecosistemas; y el de desarrollar acciones aplicadas a fin de prevenir la degradación y/o recuperar los ecosistemas. En este contexto, la restauración ecológica como proceso que permite la recuperación de un ambiente que ha sido dañado, degradado o destruido a fin de re-

convertirlo en ecosistemas con características similares a las presentes antes de que ocurriera el **disturbio** es un reto dentro de la biología de la conservación.

Desde una perspectiva ecológica, la restauración es una actividad intencional que inicia o acelera la recuperación de un ecosistema con respecto a la composición de especies, estructura de la comunidad, funciones ecológicas, sustentabilidad del ambiente físico que soporta la biota, y conectividad con el paisaje en el que está inmerso. La recuperación de un ambiente alterado requiere de una serie sucesiva de cambios naturales en la composición y dominancia temporal de las especies, cuyo período de tiempo será variable en función de las características del disturbio que lo ocasionó, así como de la disponibilidad de plantas o semillas y de las condiciones ambientales presentes en el sitio. Este cambio secuencial de especies, es conocido como *sucesión ecológica* y, en algún sentido, la restauración ecológica simula ese proceso.

Para poder restaurar un ecosistema es necesario conocer sus características previas e identificar los mecanismos a través de los cuales podemos favorecer su recuperación. En algunas ocasiones quedan áreas remanentes, próximas al área degradada, que pueden ser utilizadas como sitio de referencia para analizar la composición de especies, estructura y funcionamiento del ecosistema que se intenta recrear. Lamentablemente, esto no ocurre en la mayoría de los casos de modo que la opción es utilizar descripciones ecológicas, mapas o listas de especies del sitio antes del disturbio o de otras áreas ambientalmente similares, fotografías aéreas o terrestres de distintas épocas, versiones históricas escritas u orales de personas que conocían el sitio o evidencias paleo-ecológicas como registro de polen o anillos de crecimiento de los árboles.

Un caso interesante es el del Valle de Carrifran, ubicado en las tierras altas de Escocia, donde se está desarrollando desde el año 2000 un proyecto que permita revertir

los efectos del uso de ganado ovino durante miles de años. El objetivo es recrear las condiciones existentes antes de que la agricultura y ganadería impactaran severamente esos ambientes. Como no existían áreas de referencia, se realizó un estudio del registro de polen a partir de muestras de suelo tomadas a diferentes profundidades que permitieron conocer la identidad de las especies de plantas y la proporción en las que estaban presentes. Luego, se desarrollaron plantines a partir de las semillas de las especies seleccionadas, coleccionadas en las poblaciones más cercanas al lugar, y todos los años se realizan plantaciones a campo para el establecimiento de los juveniles. En la actualidad el proyecto lleva más de 300 hectáreas restauradas en las cuales es posible observar también la presencia de fauna silvestre.

Con frecuencia se percibe a la restauración ecológica como un trabajo meramente técnico, a través del cual se recompone la cubierta vegetal en un ambiente determinado, que pareciera no estar asociado con un trabajo de investigación científica. Sin embargo, la práctica de la restauración ecológica, posee un sólido respaldo de teorías ecológicas y se basa en un conocimiento específico del ecosistema, de las especies que lo componen, así como de sus estadios sucesionales o comunidades secundarias. A su vez, su práctica brinda excelentes oportunidades para la investigación ya que permite poner a prueba distintas hipótesis y genera una constante retroalimentación positiva entre la teoría y la práctica.

Un ejemplo de la integración práctica-investigación en nuestra región es un trabajo de restauración que se realizó en un bosque quemado y talado de ciprés de la cordillera (*Austrocedrus chilensis*) en la ladera sur del cerro Otto en Bariloche, donde la cobertura de especies nativas de arbustos era alta y la densidad de renovales de ciprés era muy baja, menor a 1 planta por hectárea. A partir de investigaciones previas se sabe que el ciprés se establece más fácilmente bajo otras

especies que funcionan como *nodrizas* (Capítulo 3) de modo que se realizó un enriquecimiento con cipreses de tres años de edad, obtenidos en el vivero a partir de semillas de procedencia local, en dos condiciones diferentes: bajo arbustos y fuera de arbustos. Los resultados mostraron que la sobrevivencia a campo luego del primer año fue alta y que fue mayor bajo los arbustos, que fuera de éstos, confirmando de esta forma el efecto facilitador brindado por las nodrizas.

Algunos ecosistemas degradados poseen la capacidad de recuperarse naturalmente, lo que se denomina *restauración pasiva*, y puede ocurrir si el agente de disturbio es removido, si quedan plantas remanentes en el sitio o en la región que puedan funcionar como fuentes de semillas, si las semillas son capaces de dispersarse a través del paisaje y de recolonizar las áreas degradadas y si el suelo permanece razonablemente intacto. Por el contrario, en aquellos sistemas que no tienen esta capacidad es necesaria la *restauración activa*, promovida por el hombre.

La dispersión de frutos o semillas es un proceso importante para la distribución de las plantas en el espacio porque permite la colonización de nuevos sitios. Ese transporte delimita el área donde las plantas tienen probabilidad de germinar y crecer, y puede realizarse por distintos mecanismos: por viento o *anemocoria*, por explosión de los frutos que impulsan las semillas lejos de la planta o *balocoria*, a través del agua o *hidrocoria* y por animales o *zoocoria*. En este último caso la dispersión por animales se denomina *ectozoocoria* si las semillas o frutos se adhieren a la piel, pelos o plumas de estos, y *endozoocoria* cuando los frutos son ingeridos por los animales y los dispersan al defecar o regurgitar.

El modo de dispersión más frecuente en los bosques y matorrales es por animales, seguido de la dispersión por viento. En los árboles de los bosques templados como la lenga (*Nothofagus pumilio*), el ciprés de la cordillera o el coihue (*Nothofagus dombeyi*) la dispersión es por viento. Este mecanismo le

permite a algunas especies llegar hasta áreas abiertas como bordes de rutas o a lugares quemados o talados, evitando de este modo la competencia con otras especies. Los factores que influyen en la dispersión por viento y que determinan la distribución espacial de las semillas dependen de las características de las especies, por ejemplo el tipo de frutos o semillas, y de la altura de la planta. A su vez, también dependen de algunas variables físicas del ambiente donde crecen los bosques, por ejemplo la velocidad y dirección del viento, algunas características del terreno como la pendiente o la estructura de la vegetación del sitio.

Una vez dispersadas, las semillas quedan distribuidas en el suelo de forma heterogénea, concentrándose la mayor parte en la cercanía de la planta madre, efecto denominado *sombra de semillas*. Así, en el piso del bosque podemos encontrar múltiples sombras de semillas pertenecientes a distintas plantas. En la mayoría de las plantas, la sombra de semillas ocurre en un plano, es decir en dos dimensiones, con excepción de las plantas que germinan y crecen sobre otras plantas, en este caso se incorpora una tercera dimensión vertical compuesta por las alturas de las ramas de las otras plantas.

Puede existir un segundo paso en la dispersión, la *dispersión secundaria*, que consiste en el transporte de las semillas desde el suelo hacia lugares más distantes. En este caso las semillas son desplazadas por la acción del agua, el viento, hormigas u otros animales como los ratones. Estudios realizados con dos especies nativas del bosque patagónico dispersadas por el viento, el notro (*Embothrium coccineum*), que es un árbol, y el farolito chino o misodendrum (*Misodendrum punctulatum*), que es una planta parásita, muestran un patrón de dispersión similar determinado por la dirección del viento. El notro posee semillas con un ala, mientras que los frutos del farolito chino son pequeños, miden aproximadamente dos milímetros y están provistos de pelos que les facilitan volar y engancharse sobre las ra-



Figura 3: Fruto leñoso del notro maduro (a); Semillas con alas de notro (b). Fotos: A. E. Rovere.

mas de las plantas que parasitan (Capítulo 3). En el caso del notro, aproximadamente el 95 % de las semillas se dispersan dentro de un radio de cinco metros alrededor del árbol madre. Se ha observado un patrón de distribución asimétrico con una máxima distancia de dispersión de 20 metros hacia el este, y la mínima distancia de dispersión hacia el oeste por los vientos predominantes en la región. En el farolito chino un 80 % de semillas se depositan en un radio de dos metros desde la planta madre y llegan hasta unos 10 metros hacia el lado este. El viento predominante del sector oeste en la región, es un agente de dispersión importante que

distribuye las semillas de las especies anemócoras, en un sentido preferencial.

También podemos preguntarnos si se pueden cuantificar los daños de un incendio forestal. Si bien es imposible hacerlo en forma totalmente certera, se pueden hacer algunas inferencias. Por ejemplo, si en un incendio se consumen gran parte de los árboles de un sitio se supone que también se producen cambios profundos en el suelo. Debido a estos cambios, para que se pueda iniciar la recuperación del bosque a través de la germinación y el establecimiento de nuevas plantas, debería transcurrir un tiempo considerablemente largo hasta que



Figura 4: Bosque de lenga quemado y talado con rebrote de varias especies de arbustos nativos, ladera sur del Cerro Otto, Bariloche. Foto: A. E. Rovere.

se recuperen las condiciones normales del suelo y lleguen nuevas semillas (Figura 4).

Entonces, ¿cuánto tiempo tiene que pasar para que un bosque quemado comience a recuperarse de forma natural? En un trabajo que analizó el establecimiento de plántulas después de incendios en bosques del Parque Nacional Nahuel Huapi, se encontraron resultados sorprendentes. Se observó que uno o dos años después del incendio en muchos sitios ya se habían instalado de forma natural nuevos plantines de lenga y coihue y después de seis años, en ocho de cada diez incendios ya había ocurrido el establecimiento natural de los árboles que se reproducen por semillas.

Otros experimentos realizados con estas mismas especies han demostrado que para la supervivencia de los plantines es fundamental la humedad del suelo. Podríamos decir entonces que en un sitio afectado por un incendio es posible iniciar una recuperación exitosa con plantines, si los plantamos durante un año en el que la primavera y el verano sean lluviosos, o si los regamos al menos en los primeros años después de haber hecho la plantación. Otro aspecto a destacar es que la mayor parte de la recuperación natural del bosque ocurre en las laderas orientadas hacia el sur y el este, es decir, las más húmedas por recibir menor radiación solar. En la recuperación del bosque también es importante la edad mínima de los plantines, se ha observado que aquellos que previamente han sido aclimatados en invernadero por un período de dos años, sobreviven más que los plantines de menor edad.

Si se quiere recuperar un área quemada es necesario tomar en cuenta las observaciones antes mencionadas, por ejemplo, si no se dispone de riego convendría dedicar más esfuerzo a recuperar primero las laderas más húmedas. Si se quiere recuperar un sitio quemado que está orientado hacia el norte o el oeste se debería aplicar riego, plantar durante primaveras y veranos lluviosos, o usar alguna forma de protección de los plantines con el fin de reducir la evapotranspiración.

También se sabe que las vacas y los caballos se alimentan de los plantines, por lo que retirar el ganado de las áreas quemadas ayudará a la recuperación del bosque. También puede colaborar con el proceso el dejar los troncos muertos en los sitios incendiados, ya que ellos producen sombra y cuando se descomponen absorben agua manteniendo la humedad tan necesaria para los plantines (Capítulo 2).

Pero, ¿por qué algunas especies se recuperan rápidamente después de los incendios? Muchas especies de plantas, además de reproducirse por semillas, también se reproducen a través de rebrotes. Ese es el caso de la caña colihue (*Chusquea culeou*) y de la mayoría de los arbustos que crecen en nuestra región, como por ejemplo el radial (*Lomatia hirsuta*) y la laura (*Schinus patagonicus*). Una particularidad de estos arbustos es que aunque se quemem sus ramas y parte de su tronco, la parte que está debajo de la tierra sobrevive y rebrota después de los incendios, por eso es que dos o tres años después de un incendio comienzan a recuperarse. A su vez, muchas hierbas que crecen en lugares con mucha luz aprovechan los sitios recientemente quemados para colonizarlos.

RESTAURACIÓN ECOLÓGICA EN PATAGONIA

Al contrario de los arbustos, la mayoría de los árboles nativos presentan una reproducción sexual obligada por medio de semillas, por lo que su capacidad para recuperarse después de un disturbio es mucho menor. Por lo tanto, en estos ambientes la restauración ecológica activa es una posibilidad concreta para su recuperación. Afortunadamente son cada vez mayores las experiencias de restauración en la estepa, matorrales y bosques secundarios de Patagonia y éstas brindan información útil para la reintroducción de distintas plantas nativas en ambientes degradados. Si el grado de alteración del suelo después de un disturbio es muy alto,

aunque existan semillas en el sitio proveniente de lugares cercanos, será necesario intervenir en la superficie del suelo a fin de mejorar sus condiciones y permitir un mejor desarrollo de la vegetación (Recuadro 2). Otras veces, es necesario recurrir a estrategias de revegetación a partir de plantines producidos en vivero.

Las intervenciones que se emplean en la recuperación de un área varían según la extensión y la duración de las perturbaciones pasadas, de las condiciones culturales que han transformado el paisaje y de las oportunidades y limitaciones actuales. Las técnicas para la recuperación mediante la restauración son muchas y variadas y se relacionan

con el objetivo del trabajo, el estado del sitio y el ecosistema original, o el de referencia. Entre las más utilizadas se encuentran: traslado del suelo y/o hojarasca, siembra de determinadas especies, plantación de árboles o arbustos, remoción de especies exóticas, exclusión de grandes herbívoros, empleo de enmiendas orgánicas o fertilizantes (Recuadro 3), modificaciones de la topografía, empleo de perchas artificiales para las aves (donde defecan, aportando semillas de frutos consumidos en otras áreas), tratamientos artificiales de sombra y/o riego, reintroducción de fauna, utilización de mecanismos de facilitación como por ejemplo el empleo de plantas *nodrizas* o de *hidrogeles* (políme-

Recuadro 2. Suelos restaurados

Esteban **Kowaljow**, Patricia **Satti** y María Julia **Mazzarino**

La función del suelo no es simplemente la de soporte de la vegetación ya que dentro del ecosistema, cumple un rol fundamental almacenando y liberando nutrientes, albergando una gran cantidad de organismos vivos e interviniendo directamente en el ciclo hidrológico. Por lo tanto, si se modifican las propiedades del suelo, se verá afectado el ecosistema en su conjunto.

Disturbios como el fuego, el sobrepastoreo, la minería, el derrame de contaminantes o la deforestación, producen grandes modificaciones en la flora y fauna de las zonas alteradas y también repercuten sobre los atributos físicos, químicos y biológicos del suelo. El grado de alteración del suelo dependerá principalmente de la intensidad del disturbio, el tipo de suelo y las condiciones climáticas de la región. En el caso de suelos de zonas áridas y semiáridas, éstos presentan propiedades físicas y químicas distintivas que los hacen particularmente sensibles a disturbios y procesos erosivos, tales como inestabilidad estructural, baja capacidad de retención de agua y bajos contenidos de materia orgánica.

En la mayoría de los casos, la degradación está asociada a la pérdida de materia orgánica del suelo (MOS) debido a que su disminución afecta directamente la *resistencia* a la erosión, porque se pierde estructura y efecto cementante, la *fertilidad*, porque disminuye el contenido de nutrientes esenciales y la actividad de microorganismos, y la *capacidad amortiguadora* del suelo por su menor capacidad para resistir cambios. Cuando el contenido de MOS es bajo antes del disturbio, como en las regiones áridas y semiáridas, el efecto de la degradación se acentúa.

La restauración de suelos degradados mediante la aplicación de enmiendas con elevados contenidos de materia orgánica es una técnica cada vez más frecuente y, en general, los mejores resultados se han observado cuando éstas se agregan compostadas, es decir como material que libera nutrientes lentamente. Experiencias realizadas en suelos degradados del extremo semiárido del ecotono bosque-estepa en Patagonia norte, han demostrado que la aplicación de compost de residuos urbanos, como ser lodos cloacales, basura y residuos de poda, aumenta el contenido de MOS, recupera la actividad de los microorganismos y acelera el desarrollo de la vegetación. Por otro lado, la aplicación de compost en suelos más fértiles afectados por incendios también aumenta la actividad de microorganismos y el crecimiento de las plantas, pero no aumenta sustancialmente la MOS.

Recuadro 3. Recuperación de bosques quemados

Miriam E. Gobbi, Mailen Lallement, Santiago Varela y Celia Tognetti

En los bosques quemados la regeneración natural ocurre tanto a través de la germinación de semillas acumuladas en el suelo (*bancos de semillas*) y de las que son aportadas desde otras comunidades vegetales, como a partir del rebrote de las plantas que sobrevivieron al fuego.

Dado que en los *bancos de semillas* de los bosques andino-patagónicos las especies nativas leñosas están poco representadas y los bosques sin quemar, que podrían aportar semillas, pueden estar muy lejanos, el rebrote suele ser el principal mecanismo de recuperación de los arbustos, aunque es poco frecuente en árboles. El fuego no sólo elimina la vegetación, además genera condiciones poco favorables para la germinación de semillas: alta radiación solar directa, temperaturas elevadas en verano y bajas en invierno, poca retención de agua, baja disponibilidad de nutrientes y alta exposición a los vientos. Además, disminuye la oferta de alimento para los herbívoros y, por lo tanto, aumenta la presión de herbivoría.

Para implementar estrategias de revegetación es necesario considerar por un lado, las características del sitio que condicionen la instalación y desarrollo de las plantas tales como las condiciones de fertilidad de suelos, porosidad, disponibilidad de agua, etc. y, por otro, la cantidad y calidad de plantines producidos en viveros, disponibles para ser llevados a campo. Es necesario seleccionar aquellas características de las plantas que promuevan una mayor supervivencia y crecimiento en el campo. Así, para sitios con alto déficit hídrico, sería necesario seleccionar plantas con una mayor superficie de raíces en relación al área de hojas.

En condiciones de viero, la incorporación al sustrato de compost de biosólidos brindó buenos resultados en el crecimiento de los plantines de ciprés y de coihue mientras que el agregado de viruta de madera produjo incrementos tanto en la supervivencia como en el crecimiento de plantines de ciprés, radial (*Lo-matia hirsuta*) y lenga.

En el campo, las principales causas de mortalidad de plántulas son la sequía y la herbivoría, y los mejores resultados de supervivencia se registran en aquellos que crecen debajo de arbustos, debido al *efecto nodriza* (Capítulo 3). La aplicación de compost mejora las condiciones de fertilidad del suelo quemado y la retención de humedad pero no incrementa la germinación de las especies nativas, aunque sí puede aportar especies exóticas. La aplicación de enmiendas, compost de biosólidos o viruta de madera, no mejora las condiciones de humedad durante el verano, principal limitante en la regeneración. Para minimizar el efecto de los herbívoros se utilizan protectores que pueden elaborarse con planchas metálicas perforadas, ensambles de ramas o alambrados.



Plantines de ciprés, radial y lenga en tres tipos de sustratos: de bosque, con viruta incorporada y con viruta formando una capa de material aplicada sobre el suelo. Foto: M. E. Gobbi.

ros artificiales que favorecen la retención de agua).

Muchos arbustos exóticos, que se encuentran invadiendo diferentes ecosistemas degradados, pueden utilizarse en las primeras etapas de la restauración porque se comportan como pioneros, colonizando áreas disturbadas con condiciones muy pobres y facilitan la introducción de otras plantas nativas más intolerantes a la desecación.

Las áreas alteradas de los bosques son frecuentemente invadidas por arbustos exóticos como la rosa mosqueta (*Rosa rubiginosa*) que soporta las condiciones extremas de insolación, pérdida de humedad y de fertilidad de los suelos que surgen cuando se alteran las comunidades naturales. La alta cobertura de

esta especie y los numerosos agujijones que cubren sus tallos facilitan el establecimiento de plantas nativas debajo de su follaje, ya sea a partir de rebrotes o de las semillas presentes en el suelo que quedan protegidas de los herbívoros. Las especies nativas que sobreviven y crecen en forma natural en esas condiciones inician la *restauración pasiva* de la comunidad vegetal propia del área. Se ha observado que debajo de las plantas de rosa mosqueta pueden crecer en forma natural 13 especies de árboles y arbustos nativos.

Por lo tanto, las plantas de rosa mosqueta que ya invadieron las áreas alteradas pueden usarse como nodrizas plantando individuos de especies nativas bajo su protección (Figura 5). De esta forma, se acortan los tiempos



Figura 5: Aspecto general del área de estudio (a), Juveniles de maqui debajo de las matas de rosa mosqueta (b). Fotos: M. Svriz.

necesarios para recuperar las condiciones ecológicas de las zonas a restaurar pues se evita plantar primero especies tolerantes a la excesiva iluminación y se reducen los costos implicados en este tipo de emprendimientos. Esto se ha probado en cuatro matorrales de rosa mosqueta, dos en una zona alterada de bosque de ciprés y dos en bosque de coihue alterado. Se plantaron, tanto debajo como fuera de las matas de rosa, plántulas

de cinco especies nativas diferentes: en los matorrales del área de bosque de ciprés se plantó maitén (*Maytenus boaria*), laura y ciprés, mientras que en los del área de bosque de coihue, maitén, maqui (*Aristotelia chilensis*) y coihue. La plantación fue realizada durante el otoño y para calcular el número de individuos a plantar de cada especie nativas se respetó la proporción en que éstas crecían en los bosques no alterados, infor-

Recuadro 4. Plantación de maitén

Graciela H. Namiot y Adriana E. Rovere

El maitén es un árbol nativo que se distribuye en diferentes regiones de Perú, Chile, Brasil y Argentina y en la región andino-patagónica es una especie característica de zonas del ecotono bosque-estepa. En la Reserva Nacional Lago Puelo Zona Norte (Parque Nacional Lago Puelo) diferentes incendios de origen antrópico ocasionaron que las áreas boscosas sean reemplazadas por matorrales de especies exóticas. Con el fin de restaurar dichas comunidades secundarias, se evaluó la composición de la vegetación en el área y en función de ello, se eligió al maitén para iniciar los trabajos de enriquecimiento con especies nativas. El matorral presentó abundante cobertura de arbustos exóticos, siendo el más abundante la rosa mosqueta. Debajo de los arbustos se hallaban presente escasos renovales de árboles nativos del ciprés de la cordillera y de maitén.

Se realizó una plantación, bajo cobertura y sin cobertura, con plantas de maitén de un año de edad producidas con semillas de origen local. Los resultados luego de un año, indicaron que la supervivencia de maitén fue mayor bajo arbustos (34 %) que fuera de ellos (9 %), si bien los resultados de supervivencia son bajos, probablemente debido al estrés post-transplante y a la estación estival extremadamente seca.



Luego de 5 años la supervivencia promedio fue de 16 %. Se considera que el maitén es una especie potencialmente apta para ser reintroducida en proyectos de restauración debido a sus características: es una especie pionera que con frecuencia coloniza ambientes degradados, sus semillas son una importante fuente de alimento en otoño e invierno para algunas aves nativas que favorecen su dispersión natural y presentan altas tasas de germinación. Las plantas de maitén presentan un buen desarrollo en vivero y además es una especie de rápido crecimiento y presenta reproducción vegetativa, lo que le permite ocupar el espacio en poco tiempo, aún en ausencia de semillas.

Experiencia de plantación de maitén en la Reserva Nacional P. N. Lago Puelo. Foto: A. E. Rovere.

mación que se tomó de estudios previos realizados en ambos tipos de bosque.

En la primavera siguiente a la plantación se controló la sobrevivencia de los individuos plantados y observamos que el maitén, el coihue, la laura y el maqui mostraron un mayor porcentaje de individuos saludables debajo de las matas (40-70 % de los individuos plantados) que fuera de éstas (12-24 %). En el caso particular del ciprés, que necesita estar protegido por otras plantas en sus primeros estadios de crecimiento (Capítulo 2), sólo sobrevivieron las plantas que estaban debajo de las matas de rosa.

Estos resultados sugieren que aquellas zonas forestales que fueron degradadas por las actividades humanas y luego invadidas por el matorral de rosa mosqueta pueden ser recuperadas, ya sea aprovechando la flora nativa presente en forma espontánea,

o plantando debajo de las plantas de rosa mosqueta. Al ser la rosa mosqueta una especie intolerante a la sombra, si los individuos de las especies arbóreas crecen adecuadamente y con el tiempo llegan a adultos desarrollando una copa bastante frondosa, el sombreo terminaría eliminando a la especie exótica. Con el tiempo podríamos esperar la recuperación de la comunidad nativa dado que se incorporarían otras especies y se restauraría el bosque. Sería recomendable cercar estas áreas para evitar la entrada de ganado y otros herbívoros que afecten a las plantas nativas y dispersen las semillas de la exótica y monitorear la eliminación natural de la rosa mosqueta.

También se han realizado con éxito experiencias de reintroducción de maitén, dado que en muchos matorrales degradados de la región esta especie recoloniza en baja den-

Recuadro 5. Rehabilitación y restauración en el Monte

Daniel R. **Peréz**, Fernando **Farinaccio** y Adriana E. **Rovere**

El Monte es un desierto sudamericano subtropical y templado, de clima cálido desértico y semidesértico. Se extiende desde la provincia de Salta hasta la provincia de Chubut, limitando al oeste con los Andes, al sur con la Patagonia semidesértica y al oriente con los bosques subtropicales secos de Chaco y el ecosistema de Espinal.

Los desiertos son ecosistemas controlados por el agua, con infrecuentes, discretos y altamente impredecibles aportes de agua. Así, la limitada cantidad de agua y nutrientes disponible tiende a hacerlos vulnerables y sumamente difíciles de recuperar, es decir que presentan muy baja resiliencia.

Según la Convención Internacional de Lucha contra la Desertificación (CILD), se entiende por *desertificación* a la degradación de las tierras de zonas áridas, semiáridas y subhúmedas secas resultante de diversos factores, tales como las variaciones climáticas y las actividades humanas. La desertificación produce empobrecimiento ecológico y social ya que ocasiona la pérdida de la productividad natural, biodiversidad y potencial sustentabilidad para la sociedad acarreado, en consecuencia, problemas en la salud de sus habitantes. En Argentina, las provincias del noreste, del norte y las provincias patagónicas están afectadas por la *desertificación*.

En Patagonia, se hallan distintos proyectos actualmente en desarrollo, cuyos objetivos de trabajo intentan revertir el problema de la *desertificación*. Un gran porcentaje del ecosistema del Monte se está degradando como consecuencia del pastoreo excesivo, la deforestación, la fragmentación, la explotación no sustentable de los recursos naturales, como así también por la falta de prácticas de rehabilitación y restauración. En esta matriz con un alto grado de degradación ambas prácticas constituyen un desafío que requiere el desarrollo de investigación básica, de técnicas creativas apropiadas para su recuperación, de vínculo entre grupos de investigación y diálogo con tomadores de decisión y con los pobladores involucrados.

sidad comportándose como especie nativa pionera (Recuadro 4).

En ecología, el término **resiliencia** indica la capacidad de las comunidades o de los ecosistemas de recobrar los atributos estructurales y funcionales que han sufrido daño debido a las perturbaciones. Si bien diferentes ecosistemas presentan distinta resiliencia en general, frente a perturbaciones de baja magnitud, la recuperación se da de manera natural pero, ante eventos de gran magnitud, la recuperación es más difícil. En particular, los sitios áridos o semiáridos se caracterizan por su baja resiliencia (Recuadro 5), en cuyo caso las enmiendas orgánicas permitirían la recuperación de la vegetación nativa (Recuadros 2 y 6).

En los procesos de regeneración de especies post-perturbación también intervienen las interacciones planta-animal (Capítulos 5 y 6), por ejemplo pueden acelerarse manteniendo algunos árboles que sirvan de posadero o percha para aves dispersoras de semillas. Si bien este es un mecanismo selectivo que favorece la dispersión de especies con frutos carnosos, contribuye a una amplia diseminación de frutos o semillas en el suelo de los ambientes degradados. Es de destacar que la dispersión de semillas por aves ocurre tanto en las especies nativas

como en las exóticas. En matorrales post-fuego ubicados en áreas aledañas a bosques, se ha evaluado el efecto de las perchas dado que participan en la recolonización a través de las aves mediante la dispersión de semillas.

Las aves frugívoras sirven como medio de transporte de las semillas que se encuentran en el interior de los frutos que ingieren ya que digieren la pulpa de los frutos pero defecan, cuando están posados en alguna percha, las semillas intactas (Figura 6). De este modo, las semillas son transportadas a lugares a los que no podrían llegar por sí solas.

Las perchas son las ramas de árboles o arbustos u otro tipo de estructuras que utilizan las aves para posarse pero no sólo sirven como lugares de descanso entre vuelo y vuelo, sino que también son utilizadas mientras se alimentan, para comunicarse entre ellas, buscar pareja, nidificar y/o vigilar. Así, se pueden diferenciar muchos tipos de perchas según su función, por ejemplo, para vigilar o buscar pareja las aves prefieren lugares altos que les permitan tener buena visibilidad, mientras que para alimentarse utilizan las perchas que se encuentren cerca de la fuente de alimento, por ejemplo ramas de arbustos cargados de frutos maduros.



Figura 6: Fio fio (*Elaenia albiceps*), principal frugívoro de la región, comiendo frutos de laura (a); zorzal patagónico (*Turdus falklandii*), importante frugívoro y dispersor de semillas (b). Fotos: J. Gimenez.

Recuadro 6. Basureros de hormigas: ¿un recurso para la restauración de zonas áridas?

Mariana Tadey, Alejandro Farji-Brener y Noelia Cerda

La combinación de escasas precipitaciones, suelos pobres y sobrepastoreo han reducido la vegetación y la fertilidad del suelo en el desierto del Monte. El estado actual de desertificación de esta región requiere de programas de conservación y restauración de los suelos para evitar el deterioro progresivo de sus recursos naturales. Por esta razón, restaurar la cubierta vegetal se ha convertido en una necesidad inaplazable que debe sustentarse con información técnica de calidad.

El empobrecimiento de la flora puede afectar indirectamente a otros organismos que se alimentan de las plantas, como algunas especies de insectos. Por ejemplo, la hormiga cortadora de hojas (*Acromyrmex lobicor-nis*) es un insecto herbívoro que utiliza fragmentos de vegetación fresca para cultivar un hongo dentro de los nidos con el cual alimenta a sus larvas. Este proceso genera desechos orgánicos que son acumulados fuera del nido en “basureros” (Capítulos 6 y 7). Estos depósitos son mucho más ricos en nutrientes que el suelo cercano y son considerados pequeñas “islas de fertilidad” que pueden ser aprovechados por las especies de plantas que eventualmente crezcan cerca. Sin embargo, el ganado puede afectar esta capacidad fertilizante de los basureros consumiendo las especies vegetales más nutritivas y dejando para las hormigas la de menor valor. En consecuencia, la fertilidad natural de los basureros podría depender de la intensidad de pastoreo del lugar.

Para determinar si los basureros de hormigas pueden utilizarse como facilitadores de la germinación y desarrollo de plantas nativas del Monte, aplicable luego a la restauración de zonas disturbadas, se realizó un experimento donde se determinó si la germinación de semillas podía estar afectada por diferentes factores como el origen de las plantas madre (provenientes de campos con alta o baja carga ganadera), el tipo de sustrato (suelo o basurero) y el origen del basurero (proveniente de campos con alta o baja carga ganadera). Para esto, se colectaron semillas de dos campos (uno con baja y otro con alta carga ganadera), semillas de cinco especies vegetales nativas así como material del basurero de 10 nidos de hormigas y del suelo adyacente a los mismos. Las semillas de las distintas especies se sembraron en los dos tipos de sustrato, provenientes de ambos campos, y se comparó tanto su germinación, como el vigor de las plántulas germinadas.

En general, las semillas germinaron más en el basurero que en el suelo; si bien hubo variaciones entre las especies, las plántulas que crecieron sobre basurero presentaron mayor vigor y eran más grandes que las que crecieron sobre suelo. Las semillas provenientes del campo más pastoreado fueron más pequeñas que las del campo menos pastoreado, no obstante, al estar sembradas sobre el basurero desarrollaron plántulas más vigorosas que el resto. Asimismo, las plántulas que crecieron sobre el basurero del campo más pastoreado crecieron más en altura que las del basurero del campo menos pastoreado. En conclusión, los basureros de las hormigas son muy buenos como fertilizantes, independientemente de dónde provengan.



A la izquierda se observa una hormiga cortadora de hojas llevando una flor de tomillo (*Acantholippia seriphioides*) (a) y a la derecha un nido y basurero de la hormiga cortadora de hojas (b). Fotos: M. Tadey.

El fuego es un disturbio muy frecuente en los bosques andino-patagónicos (Capítulo 2) que deja muchos árboles muertos en pie que son utilizados como *perchas* por las aves. Por lo tanto, éstos árboles pueden colaborar con la recolonización post-fuego a través de las aves que actuarían como *restauradoras ecológicas*.

Para evaluar el uso de *perchas* y su efecto en la restauración ecológica de áreas quemadas, se instalaron 150 trampas de semillas en tres bosques quemados (450 trampas en total). En cada bosque quemado se instaló la mitad de las trampas de semillas debajo de ramas de árboles muertos en pie (*perchas*) y la otra mitad en claros. Las trampas de semillas son cuadrados de tela mosquitera plástica, de 50 cm x 50 cm, con patas de alambre que se clavan en el suelo. Cuando las aves defecan, las heces quedan atrapadas en la tela mosquitera y de esta manera se puede ver si las heces contienen semillas. Una vez al mes, durante los meses de enero, febrero y marzo, época de fructificación de la mayoría de las especies de frutos carnosos, se revisaron todas las trampas y se recolectaron las heces que contenían semillas y se identificaron a qué especie pertenecían. En total,

se encontraron en las trampas 1.064 semillas que fueron dispersadas por aves. El 84 % de estas semillas se encontraban en las trampas ubicadas bajo *perchas* de árboles muertos en pie. En los bosques quemados las aves principalmente dispersaron semillas de calafate (*Berberis buxifolia*), laura, maqui, michay (*Berberis darwinii*), maitén y parrilla (*Ribes magellanicum*).

En este experimento se encontró que las aves utilizaron como *perchas* a los árboles muertos en pie y, por lo tanto, podrían contribuir con la restauración ecológica de bosques quemados. Así los árboles, aunque estén muertos, todavía siguen cumpliendo una función muy importante en la restauración ecológica de bosques quemados sirviendo como puntos de dispersión de semillas provenientes de lugares no quemados. Por lo tanto, la extracción de leña de los lugares quemados debe ser evitada o cuidadosamente planificada y manejada para no limitar la recolonización natural de los bosques a través de la dispersión de semillas por aves.

Los restos leñosos son muy importantes no solo como *perchas*, sino que además sirven como refugios de animales, cercos



Figura 7: Regeneración post-fuego temprana de bosque de coihue y ciprés, 10 años después del incendio, en donde los restos leñosos y rollizos no fueron retirados, Lago Los Mosco, P.N. Nahuel Huapi. Foto: M. Blackhall.

naturales que protegen a las pequeñas plantas de los grandes herbívoros, control de la erosión del suelo, sustrato para el establecimiento de plántulas (Figura 7), y aporte de nutrientes al suelo como resultado de su descomposición.

Para los seres humanos, que también forman parte de la dinámica de los ecosistemas que habitan, los restos leñosos también cumplen roles muy importantes en su vida cotidiana; en la zona andino-patagónica, caracterizada por largos y fríos inviernos, los restos leñosos son utilizados comúnmente para calefacción (Capítulo 9) y como materia prima para la fabricación de viviendas, muebles, herramientas y cercos, entre otras finalidades.

Debido a que los restos leñosos son tan importantes para el funcionamiento del bosque y la vida de numerosas especies animales y vegetales, incluidos los seres humanos, resulta de fundamental importancia la existencia de planes de aprovechamiento forestal que posibiliten el uso sostenible de este recurso, cada vez más limitado. Dentro de la región de los bosques del noroeste de la Patagonia se encuentran emplazadas numerosas ciudades, pueblos y comunidades, donde viven familias que, para subsistir, necesitan abastecerse de los productos maderables de los alrededores. Es por esto que en cada jurisdicción existen diferentes planes de aprovechamiento forestal en los cuales se detallan las normativas que establecen cómo deben extraerse las especies maderables y los restos leñosos (rollizos, postes, varas, leña), cuáles son las cantidades autorizadas y cuáles son los períodos óptimos y los métodos apropiados para la extracción.

Un uso desmedido de este recurso y la extracción de forma inapropiada pueden producir un deterioro del ecosistema. Tanto en el proceso de corte como en el acarreo de los materiales extraídos puede destruirse vegetación circundante y refugios de animales, e incluso promoverse la erosión del suelo. Al realizar cualquier procedimiento extractivo

es muy importante recordar que el recurso leñoso es muy limitado, principalmente debido al largo tiempo que necesita el ecosistema para generar grandes cantidades de restos leñosos. En general, desde la perspectiva de los seres humanos es difícil valorar la escala temporal de la naturaleza y sus tiempos más prolongados. Un gran tronco caído, que podemos encontrar en cualquier bosque, quizás podría representar cientos de años de crecimiento de un árbol. Es fundamental tomar conciencia de que la especie humana no es la única que necesita de este recurso para su subsistencia, sino que también existen muchas otras especies cuya sobrevivencia también depende de los restos leñosos.

Si bien sabemos que la leña es una importante fuente de energía para la población rural y urbana, los ejemplos presentados demuestran, a su vez, la importancia que tiene para la conservación y recuperación de los ambientes degradados. Esta situación plantea importantes disyuntivas que deben ser zanjadas a través de planes de manejo balanceados y acordados entre diversos sectores de la comunidad.

CONSERVACIÓN Y EDUCACIÓN

Los seres humanos formamos parte de la dinámica de los ecosistemas que habitamos y por eso es necesario conocerlos. La inclusión de temas ambientales regionales, tanto en los contenidos de la educación formal en todos sus niveles como en la educación no formal, pueden generar respeto y cuidado hacia los ecosistemas nativos (Recuadro 7). Dadas las características de diferentes ciudades en Patagonia que cuentan con una gran migración de población de otras ciudades y que están en contacto o muy próximas a áreas protegidas, consideramos que esta educación es prioritaria en la región.

Una encuesta, realizada por una consultora en el año 2005 a pedido de la Fundación Vida Silvestre, que indagó la opinión

Recuadro 7. Conservación de la biodiversidad en la educación formal

Beatriz Dávila, Margarita Herbel († 2014) y Adriana E. Rovere

La educación ambiental puede entenderse como la transmisión de conocimientos, aptitudes y valores ambientales, que promueven la adopción de actitudes positivas hacia el medio natural y social. Dichas actitudes, a su vez, se traducen en acciones de cuidado y respeto por la diversidad biológica y cultural. Se reconoce que la educación ambiental está basada en valores para la transformación social y se asienta sobre una ética profunda que compromete seriamente a cuantos participan en sus programas.

Actualmente la problemática ambiental está presente en los currículos escolares en forma prioritaria y en ese sentido es necesario que la capacitación docente dé respuesta a la necesidad de análisis y actualización en temas de conservación, a fin de favorecer su implementación en el aula. Estos conocimientos son requeridos y valorados por los docentes que ven en sus ámbitos de trabajo la creciente degradación del entorno y la necesidad de contribuir a la protección y regeneración de los ambientes naturales, acercando a los alumnos al conocimiento y cuidado de las especies nativas.

Dado que el aula, sea cual sea el nivel es el centro propio de la enseñanza, son importantes los cursos de actualización y de perfeccionamiento docente en temas regionales de conservación. Es necesario que la producción y divulgación de conocimientos referidos a las problemáticas ambientales y a la biodiversidad en general, puedan ser accesibles para los docentes.

Para que la transferencia al aula de estos contenidos sea fructífera, es necesaria la articulación entre las instituciones que comparten el compromiso con el medio ambiente a través de distintas disciplinas (ONGs, Universidades, Direcciones de Bosques y Fauna, Administraciones de Áreas Protegidas, etc.) y los docentes. De esta forma los saberes científicos, didácticos y de difusión, se comparten y complementan en un espacio de aprendizaje mutuo y de intercambio de conocimientos y experiencias.

de personas mayores de 18 años de todo el país sobre la situación ambiental de Argentina aporta algunos datos para Patagonia. En relación a la pregunta *¿Qué acción garantizaría la preservación del medio ambiente?* Los encuestados de las provincias de Neuquén, Río Negro y Santa Cruz respondieron *mejor educación* en primer lugar (43,6 %) y *leyes más estrictas* en segundo lugar (32,9 %), mientras que los encuestados de las provincias de Chubut y Tierra del Fuego, respondieron en primer lugar *leyes más estrictas* (38,8 %) y en segundo lugar *mejor educación* (32,9 %).

A través de la educación es posible dar un marco a la conservación de la biodiversidad como un tema de todos y de cada uno de nosotros.

DESAFÍOS A FUTURO

En función de la importancia de conservar la biodiversidad de los ecosistemas patagónicos y de tomar medidas para su recuperación se destacan algunas alternativas que permitirían avanzar en esa dirección:

- Incrementar los esfuerzos para la preservación de las ecorregiones de Patagonia menos representadas en los sistemas de áreas protegidas (Espinal, Monte de llanuras y mesetas, Estepa patagónica), a fin de asegurar en el largo plazo la conservación de las mismas.
- Profundizar los estudios de biodiversidad en todos sus niveles, a fin de implementar medidas de conservación, dado que la extinción de las especies constituye un proceso irreversible.
- Identificar sitios y ambientes de alto valor de conservación, con el objetivo de enfo-

- car la planificación territorial, sus condiciones de protección y la necesidad o no de implementar proyectos de restauración, a fin de conservar la diversidad que los mismos albergan.
- Avanzar sobre el estudio de la dinámica de poblaciones de especies nativas y de la historia natural de las mismas, ya que su desconocimiento constituye en sí mismo una amenaza para su conservación *in situ* e impide tomar con certeza las medidas más adecuadas para su protección.
 - Extremar las medidas para el control de especies exóticas ya que afectan e intervienen en la composición y en diversos procesos ecológicos de los ambientes nativos como las interacciones planta-animal, la dinámica de los nutrientes y los **regímenes de disturbio**.
 - Considerar la restauración ecológica como una alternativa para mitigar los daños producidos por los cambios acelerados del ambiente, que incluyen el cambio

climático, el cambio en el uso de la tierra y la dispersión de especies exóticas.

- Dar continuidad a las investigaciones sobre los mecanismos más adecuados para la implementación de acciones de restauración, a fin de recuperar ecosistemas que en el futuro puedan adaptarse rápidamente a los cambios del ambiente (climáticos o luego de disturbios).
- Incrementar las actividades de educación ambiental, con el fin de facilitar la transmisión de conocimientos, aptitudes y valores ambientales que promuevan la adopción de actitudes positivas hacia el medio natural y social.

La conservación de la biodiversidad representa la resultante actual de la evolución de la vida en el planeta. Ahora y aquí somos parte, lo cual nos compromete a hacer un uso sustentable, a fin de satisfacer las necesidades de las generaciones presentes sin comprometer las necesidades que las generaciones futuras.

EL PAISAJE PATAGÓNICO Y SU GENTE

| Ana H. Ladio y Soledad Molares

Todo paisaje cuenta una historia: su origen, sus transformaciones, el uso por las comunidades que lo habitaron y moldearon de acuerdo a su concepción del mundo. La revalorización del conocimiento del ambiente que tienen las comunidades locales y la planificación de un uso que lo preserve son parte de los desafíos actuales de la conservación.

Los seres humanos nos distinguimos por nuestra sorprendente capacidad de exploración, innovación e ingenio para hacer frente a las necesidades materiales y espirituales que demanda nuestro bienestar. Desde hace milenios los ambientes patagónicos han sido visitados y utilizados por los seres humanos y esto ha generado no sólo un gran conocimiento sobre la naturaleza, sino también ha favorecido la creación de diversos paisajes, que han adquirido, así, una dimensión de fenómeno cultural. Desde este enfoque los paisajes que hoy observamos en la Patagonia son el reflejo de las distintas cosmovisiones acerca del ambiente de las sociedades que los han habitado y utilizado a lo largo del tiempo.

Estas sociedades no sólo han interactuado con la heterogeneidad ambiental sino que también han favorecido nuevas formas de heterogeneidad y diversidad en el paisaje de acuerdo al tipo de modificación introducida, ya sea a través de las prácticas asociadas al uso múltiple del ambiente, a la domesticación de plantas y animales, y/o al manejo sucesional de algunas comunidades. Pero muchas de estas prácticas humanas no han estado en sintonía con la **sustentabilidad ecológica y social** de nuestros ecosistemas y han ocasionado graves perjuicios para la conservación de una amplia variedad de recursos naturales de la región (Capítulo 7).

Para explorar la relación ser humano-ambiente desde una mirada integral es necesari-

rio plantear una aproximación de análisis en donde consideremos a los seres humanos como integrantes de la naturaleza y no como seres biológicos aislados que están fuera del sistema. Es una gran paradoja que, a pesar de que la conservación de los recursos naturales está directamente vinculada con los valores, las motivaciones y el comportamiento de las personas, es una relación que no es tenida en cuenta a la hora de planificar acciones de conservación. Parte de este descuido proviene de la falta de apreciación del papel que puede desempeñar el conocimiento local sobre el ambiente en el uso, manejo y conservación de los recursos naturales frente a las necesidades cada vez más crecientes de desarrollo, que en la mayoría de los casos, redundan en una mayor vulnerabilidad ambiental.

Los seres humanos forman un sistema acoplado con el ambiente que está sujeto a cambios que se producen a lo largo del tiempo y del espacio. Dado que las necesidades humanas han ido cambiando debido a múltiples factores, como ser la adquisición de nuevos patrones alimentarios, la incorporación de nuevas identidades culturales o de nuevas actividades económicas, la necesidad de mayor bienestar material proveniente de la sociedad de mercado, etc., el uso del espacio se ha ido modificando. Paralelamente, las distintas heterogeneidades y procesos naturales del paisaje patagónico han ido moldeando costumbres y formas de vida de sus habitantes implicando una interacción de doble vía.

Desde una integración interdisciplinar, distintos campos del conocimiento, como el de las ciencias sociales (antropología, etnografía, lingüística, geografía, historia, sociología, economía, psicología, etc.) y el de las ciencias naturales (botánica, zoología, ecología, biología, etc.) que poseen marcos epistemológicos, teóricos y metodológicos propios, se integran y nutren entre sí para comprender cómo los humanos han utilizado y utilizan los ambientes y qué iniciativas pueden generarse para favorecer la sosten-

tabilidad de los ecosistemas naturales en la actualidad. Más precisamente, la formación de equipos interdisciplinarios constituye la base para abarcar de una manera más completa la complejidad de esta interrelación cambiante.

Al analizar los problemas que están definiendo el nuevo siglo como ser la crisis ambiental, la violencia social, la pobreza, la contaminación, la seguridad alimentaria, etc., resulta evidente que ninguno de ellos puede ser abordado desde una disciplina individual. Se trata de desafíos que necesitan de una síntesis integradora y no simplemente de una suma de visiones distintas. En la base de estos problemas el estudio de esta relación, es decir de la establecida entre las sociedades con su ambiente puede ser abordada a través de un área interdisciplinar llamada etnobiología (Figura 1). Esta relación es muy dinámica y, dado que evoluciona por procesos adaptativos y se mantiene por trasmisión cultural, precisa del análisis a lo largo del tiempo y en distintos espacios. Desde esta perspectiva se estudian los usos, los conocimientos, las creencias, los valores, los sistemas de manejo, los sistemas de clasificación de los recursos naturales, etc. y los factores que van moldeando esta relación, tanto en el caso de culturas modernas como de aquellas tradicionales. Dichos estudios

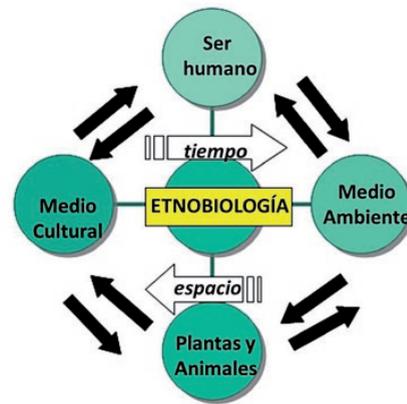


Figura 1: Etnobiología, campo de estudio y características.

buscan la comprensión e interpretación de los comportamientos, sentimientos, conocimientos y creencias sobre la naturaleza que son albergados y puestos en acción por las poblaciones humanas. Una de sus premisas es que, en las culturas tradicionales, puede encontrarse la expresión de saberes que nuestra civilización moderna ha perdido y que es necesario recuperar y valorar. Otra, es la integración y el diálogo entre los conocimientos tradicionales y el conocimiento científico.

En esta área interdisciplinar, la etnobiología, pueden distinguirse varias ramas: la etnobotánica, que incluye el estudio de la interrelación entre el ser humano y el reino vegetal, la etnozootología, que incluye el estudio de la relación entre los seres humanos y los animales y la etnoecología que estudia cómo los seres humanos se adaptan al medio ambiente que habitan. En todos los casos, la forma de estudio incluye tanto métodos biológicos como de las ciencias sociales tales como relevamientos de flora y fauna, realización de entrevistas, observación participante, talleres comunitarios, análisis de narrativas, confección de herbarios y colecciones de fauna, mapeo de recursos, estimaciones de biodiversidad, análisis químicos y/o moleculares, etc. También la paleoetnobiología comparte los objetivos arriba mencionados, difiriendo de la etnobiología en que sus estudios se centran en el pasado valiéndose, por tanto, de indicadores como el registro arqueológico, restos pasados de animales y plantas, documentos históricos, etc.

Todos los procedimientos de indagación están sujetos a normas y reglas establecidas principalmente por el Convenio sobre Diversidad Biológica (1993), las leyes nacionales y provinciales de nuestro país, y por los códigos de ética institucionales y/o profesionales. Entre los principales puntos que llevan a una buena práctica etnobiológica se encuentran:

1. Respeto a las normas y valores culturales de cada una de las comunidades en donde se trabaja.

2. Informar a los integrantes de la comunidad acerca de la naturaleza, alcance y propósitos de las investigaciones propuestas de forma comprensible y útil.
3. Consentimiento previamente informado (CPI): es la aceptación de la actividad por parte de la comunidad que se otorga después de recibir una descripción completa de la misma.
3. Participación activa de las sociedades en los procesos de indagación en la medida de las posibilidades.
4. Beneficio mutuo, es decir reconocer que las comunidades tienen el derecho a compartir justa y equitativamente y beneficiarse de procesos y resultados tangibles o intangibles de las investigaciones.
5. No debe darse inicio a una investigación a menos que pueda asegurarse, dentro de lo posible, que todas las fases serán completadas, y evitar cualquier consecuencia adversa de la misma.

Hoy en día, más que nunca, los investigadores involucrados en proyectos ligados a la conservación deben tener en cuenta los aspectos económicos, sociales, legales, culturales y políticos que acontecen en las comunidades humanas intervinientes que, hasta hace poco, no entraban en la ecuación principal de la investigación académica ligada a la conservación. Este desafío recién comienza y se debe procurar la mayor participación de la población local en este tipo de emprendimientos de modo de generar y consensuar condiciones sociales y económicas que permitan la coexistencia del desarrollo de la sociedad y el cuidado del medio ambiente.

Se trata entonces del estudio de lo que se denomina “herencia biocultural” que es la herencia cultural (tanto tangible como intangible) incluyendo por ejemplo, los valores espirituales, conocimientos, innovaciones, normas culturales, prácticas, etc. y la herencia biológica (diversidad de genes, variedades, especies y sus servicios ambientales) de las poblaciones locales (tradicionales o no) que suelen estar fuertemente relaciona-

das entre sí y se expresan en el paisaje. De este modo, lo que llamamos recurso, en este contexto, es mucho más amplio, dado que refiere a todos aquellos elementos necesarios en las comunidades, según su visión del mundo, para asegurar estilos de vida satisfactorios para las generaciones presentes y futuras. Y también se refiere a considerar los derechos, es decir las garantías básicas e inalienables de todas las sociedades a reproducir aquello que les permita mantener su dignidad y bienestar.

Partiendo entonces de esta premisa interdisciplinaria, es necesario presentar una breve historia del poblamiento de la Patagonia para comprender cómo era esta relación con el ambiente en el pasado y cómo es en el presente. La inclusión de la perspectiva histórica permite comprender las distintas trayectorias de uso que se trazaron entre las poblaciones y los ecosistemas a lo largo del tiempo, instancia que nos permite entender que el paisaje actual está históricamente determinado.

BREVE HISTORIA DE HABITANTES Y RECURSOS

Hace unos 30.000 años, grupos de cazadores-recolectores cruzaron el estrecho de Bering e ingresaron a América. En aquel momento el estrecho de Bering era un puente terrestre que unía a América y Asia, denominado *Beringia* por los investigadores. Existen evidencias de que hubo otras rutas de colonización, por ejemplo por el Pacífico, pero todas ellas mucho más tardías. Aunque hasta el momento no se ha determinado una fecha precisa, se podría sugerir que la Patagonia empezó a ser habitada por los seres humanos hace más de 10.000 años.

Los primeros cazadores recolectores patagónicos eran grupos de pocas familias nómades y/o trashumantes que hacían un uso exhaustivo de los recursos vegetales y animales, tanto terrestres como marinos. Los estudios arqueológicos indican que

confeccionaban instrumentos de piedra, maderas, hueso y de valvas de moluscos; también hacían trabajos en cuero de guanaco (*Lama guanicoe*) que eran utilizados para vestimenta. Guanacos y choiques o ñandúes petisos (*Pterocnemia pennata*) se cazaban en las áreas esteparias con tácticas especiales y tecnologías que incluían el uso del fuego, la utilización de lanzas, arcos y boleadoras, y un especial conocimiento de los accidentes geográficos y mallines del lugar que servían para el arrinconamiento de las presas. Se hallaron indicios de estrategias pastoriles con guanacos desde el 3.000 a.C. que muestran procesos incipientes de domesticación de la fauna nativa. Varias investigaciones indican que el poblamiento humano en la Patagonia se realizó primeramente en áreas abiertas esteparias con amplia disponibilidad de animales de caza y que los bosques fueron habitados con posterioridad.

Con respecto al uso pasado de la flora patagónica, se puede tomar como ejemplo, entre tantos otros, el yacimiento arqueológico Monte Verde cercano a Osorno en Chile que data de 13.000 años antes del presente (AP). Allí se encontraron restos de más de 60 especies silvestres utilizadas como alimento y/o medicina que provenían, principalmente, del bosque valdiviano. La dieta parece haber sido dominada por semillas y rizomas de juncos y de caña colihue (*Chusquea culeou*), tubérculos y frutos carnosos. Por otra parte, las maderas del bosque de distintas especies de *Nothofagus* eran usadas para la construcción de viviendas, para combustible y para la fabricación de instrumentos.

Otro ejemplo es el yacimiento del Río Chubut (Chubut) de unos 2.000 AP donde 30 especies diferentes de plantas útiles provenientes principalmente de la estepa patagónica fueron encontradas. Esto demuestra que, a pesar de las condiciones limitantes en cuanto a la aridez y diversidad de plantas, los antiguos pobladores se sustentaban con los recursos disponibles.

La Patagonia contó en el pasado y cuenta en el presente con una gran diversidad cultu-

ral que refleja las diferencias de un ambiente diverso y la construcción de identidades culturales con necesidades materiales y simbólicas distintas, así como diferentes economías, tecnologías y lenguas. Sin embargo, en relación con el ambiente, en todos los casos, la naturaleza ha sido concebida y utilizada como un territorio de apropiación colectiva vinculada a una cosmovisión ligada a la reciprocidad y la equidad.

Para dar cuenta muy brevemente de la diversidad cultural, podemos distinguir algunas de las etnias más importantes que habitaron y habitan la Patagonia argentina y ubicarlas en la distribución política actual. Entre ellas encontramos a los *tehuelches septentrionales* (*guenaken*) desde aproximadamente el río Colorado (Río Negro) hasta el río Chubut (Chubut); a los *tehuelches meridionales* (*penken* y *aoniken*), desde el río Chubut (Chubut) hasta el estrecho de Magallanes (Santa Cruz); los *puelches* y *pehuenches* en las actuales provincias de Mendoza y Neuquén; los *onas* (*selkman*) y *haws*, en la isla de Tierra del Fuego; los *yámanas* y *yaganes* en las islas del archipiélago fueguino y los *mapuche* en los bosques templados subantárticos de Argentina y Chile que, desde el siglo XVI, se desplazaron hacia la estepa árida, llegando su amplio territorio desde Santa Cruz hasta las actuales provincias no patagónicas de Mendoza, La Pampa y Buenos Aires.

Entre estas poblaciones originales existió en el pasado un gran dinamismo en el grado de contacto e intercambio y también hubo una gran movilidad en relación a las áreas de distribución, algunas de carácter permanente y otras, transitorio. En consecuencia, desde el punto de vista cultural, la Patagonia norte siempre estuvo integrada con la llanura pampásica y la cordillera de los Andes no significó un límite importante hasta recién después de la creación de los estados argentino y chileno.

A partir del siglo XVI, las poblaciones locales entraron en contacto con los nuevos núcleos hispánicos que llegaron a la región, y a pesar de las repetidas y sangrientas situa-

ciones de conflicto y guerra, se integraron de alguna manera a la sociedad colonial, pero mantuvieron su autonomía hasta fines del siglo XIX.

A partir de la llamada campaña del desierto (*Wingka Malon* en lengua mapuche), la fuerte embestida militar al mando del General Roca en el siglo XIX que generó el genocidio y el desarraigo de miles de habitantes de la Patagonia, los grupos indígenas se conformaron por familias procedentes de distintos orígenes, geográficos y étnicos. En pocas generaciones, las poblaciones originarias experimentaron drásticos cambios sociales y económicos. Por ejemplo, el proceso de colonización de tierras por parte de inmigrantes de origen mayormente europeo produjo la expulsión de gran parte de las comunidades de sus ambientes tradicionales. También la adopción del caballo, al que las comunidades locales le dieron un valor ritual y económico, permitió una nueva forma de apropiación del paisaje y de contacto: a su vez la incorporación de la cría de ganado ovino y caprino de origen **exótico** como actividad tradicional les permitió a las comunidades originarias operar como intermediarias en la provisión de ganado, sal, y distintos suministros entre las comunidades de colonos que habitaban tanto Chile como Argentina.

Gran parte de estas poblaciones originarias viven en la actualidad organizadas en comunidades indígenas, ubicadas en áreas esteparias y extremadamente áridas, alejadas de los ambientes ecológicos que visitaban y/o habitaban sus antepasados. Es decir, que a pesar de los sucesivos procesos de desarraigo y/o exterminio que sufrieron, estos no trajeron como consecuencia la extinción física de estas sociedades que están experimentando un proceso de reorganización y revitalización.

DESPUÉS DE LA CONQUISTA

Según datos del año 2011, existen en Patagonia más de 100 comunidades aborígenes con personería jurídica, gran parte de ellas

alejadas de los centros urbanos. Una gran parte de estas poblaciones luchan todavía por el reconocimiento a su preexistencia en el territorio, aunque este derecho ya haya sido reconocido en la Constitución Nacional de 1994. Estas comunidades originarias viven en condiciones de subsistencia, basando su economía en la cría de ganado lanar y caprino, y en menor medida en la venta de artesanías y el turismo. Por otro lado, muchos de sus descendientes se han mestizado con inmigrantes de origen europeo permaneciendo en áreas rurales como minifundistas, o emigrando a centros urbanos en búsqueda de nuevas oportunidades.

Asimismo, desde 1880 y hasta aproximadamente 1930, la Argentina experimentó un notable aumento de la población debido a la inmigración. Consecuentemente, la Patagonia empezó a recibir diversos inmigrantes, principalmente de origen europeo (alemanes, suizos, galeses, ingleses, españoles, italianos, etc.) y de medio oriente (sirio-libaneses, armenios, etc.), así como también de origen criollo, es decir personas nacidas en América pero con ascendencia europea, y mestizos. Muchos de estos primeros enclaves inmigrantes sobrevivieron gracias a la ayuda de las poblaciones originarias siendo abastecidos de alimentos y abrigos, estableciéndose verdaderas relaciones de reciprocidad. Sin embargo, en el uso del paisaje se comenzaron a imponer nuevas lógicas de utilización que implicaron la adopción de modelos de producción típicos de las áreas templadas del hemisferio norte que produjeron la desestructuración de las formas tradiciones de apropiación y percepción del paisaje.

Para tener una idea gráfica de los inicios de esta etapa de transformación, cabe señalar que transitaron por los valles cordilleranos y estepas, grandes arrees de hacienda, destinados a los planteles iniciales de las estancias en formación. Este hecho fue posible por la Ley del Hogar, de 1889, que otorgaba tierras gratuitamente a quien las poblara y mantuviera en producción pero dando prio-

riedad a extranjeros y/o terratenientes amigos de la Campaña del Desierto. La idea intencionada de la existencia de un “desierto” que debe ser ocupado, civilizado y puesto en producción, solo denota el objetivo de una invisibilización premeditada de la gran riqueza cultural y biológica que ya formaba parte de la Patagonia.

En esta época, se puso en marcha fuertemente la usurpación de extensas áreas patagónicas que desde siempre habían permanecido bajo el control de los grupos indígenas, debido a las demandas de tierra por parte de los hacendados para incrementar la producción ganadera y granos destinados a la exportación. A partir de los inicios del siglo XX, otras actividades productivas se agregaron a la región con los nuevos habitantes. La más extendida fue la ganadería extensiva de vacunos y lanares, asociada a la tala de árboles y el clareo de pastura, pero también se practicó la agricultura del trigo, actividad que a pesar de haber tenido un buen desarrollo fue abandonada. Más recientemente, la explotación forestal de bosques nativos y exóticos y, por último, el turismo conformaron junto con la ganadería, los principales ejes del uso del paisaje actual.

Sin duda, con posterioridad a la conquista el uso del territorio patagónico mostró un marcado cambio social y ambiental, que se vio reflejado también en el uso de sus bosques (Recuadro 1). Las distintas visiones y necesidades que primaron en la apropiación del ambiente se han materializado en el paisaje actual, mostrando así su carácter dinámico. Como corolario de esta historia, se destaca que existieron y existen diversos modelos de explotación, apropiación y transformación del paisaje a lo largo del tiempo, aunque como tendencia general se evidencia un afianzamiento de la partición del espacio en base a la noción de propiedad privada y al alejamiento del uso de la tierra en base a lógicas propias de los pueblos originarios.

En el presente la Patagonia vive un complejo proceso de poblamiento. Gran parte de las

Recuadro 1. El hombre y el bosque, una relación muy dinámica

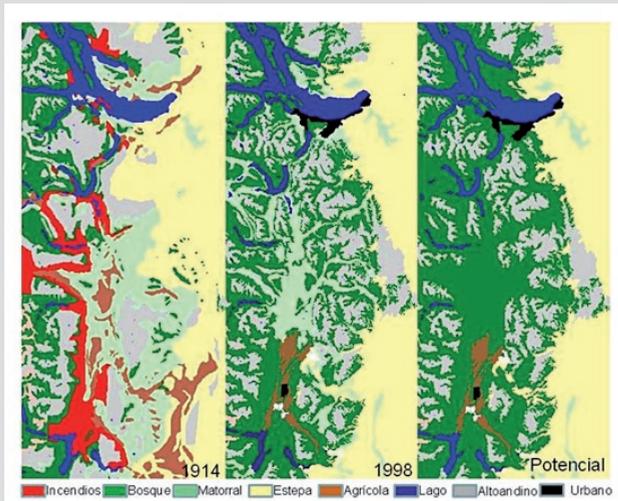
Juan Gowda, Thomas Kitzberger y Lucas Garibaldi

Con la llegada de la inmigración europea, el cambio del uso del paisaje, fue dramático: las comunidades indígenas fueron diezmadas y las poblaciones de guanaco, choique y huemul (*Hippocamelus bisulcus*) cedieron su espacio al ganado doméstico. Enormes superficies de bosque fueron incendiadas para establecer pasturas, confinando al bosque a áreas con mucha pendiente, costas de lagos y ríos, y zonas muy pedregosas. A principios del siglo XX, menos del 10% de la zona que une a San Martín de los Andes con Bariloche, El Bolsón, Cholila, Epuyen, Esquel y Trevelin estaba cubierta por bosques. Por medio de imágenes satelitales e inventarios recientes, pudimos documentar que durante los últimos 100 años, el bosque ha logrado recuperar gran parte del espacio perdido, cubriendo hoy más del 16 % de la región afectada por los grandes incendios.

Nos preguntamos ¿Cuánto más puede expandirse el bosque? No lo sabemos, pero utilizando modelos matemáticos de distribución potencial que se basan en variables ambientales, estimamos que los bosques pueden llegar a representar hasta un 30% del área estudiada que correspondió a zonas aledañas al lago Nahuel Huapi y Puelo.

¿Podrá el bosque seguir avanzando hasta cubrir la totalidad de su distribución potencial si esperamos 100 años más? Posiblemente no. Factores ambientales económicos, políticos y socio-culturales están condicionando hoy la dinámica del bosque del futuro. Hoy, los incendios, la ganadería extensiva, las plantaciones con especies exóticas y el crecimiento de las zonas urbanas condicionan el avance del bosque en la región. ¿Qué podemos hacer para ayudar a su recuperación desde una aproximación más integral?

- Aprender sobre su historia y dinámica ecológica, comprendiendo que muchos matorrales, pastizales y estepas están ocultando un bosque en regeneración.
- Aprender a manejar sustentablemente nuestros bosques y que esto permita que sus actuales habitantes puedan subsistir sosteniblemente.
- Redefinir las políticas de desarrollo de manera que incluyan una visión de equidad y de respeto de la diversidad cultural de la región y de sus distintas visiones sobre el uso del paisaje.
- Promover una mayor valoración de los bosques como un recurso que supera lo paisajístico y forestal, siendo generador de otros productos no maderables, propiciando el mantenimiento de cuencas hídricas, constituyendo territorios de importancia simbólica y/o religiosa, entre tantas otras funciones.



Figura*: Cambios en la cobertura del suelo desde 1914 (panel izquierdo) a 1998 (panel central) y distribución potencial de los bosques (panel derecho) en la región ubicada entre el lago Nahuel Huapi (al norte) y el lago Puelo (al sur). Rojo: incendios recientes. Verde: Bosque Andino, Celeste: matorral, Marrón: agrícola, Negro: Urbano, Amarillo: Estepa, Gris: Altoandino, Azul: lagos.

* Figura color en página 255

Recuadro 2. Incendios en áreas periurbanas: el caso Bariloche

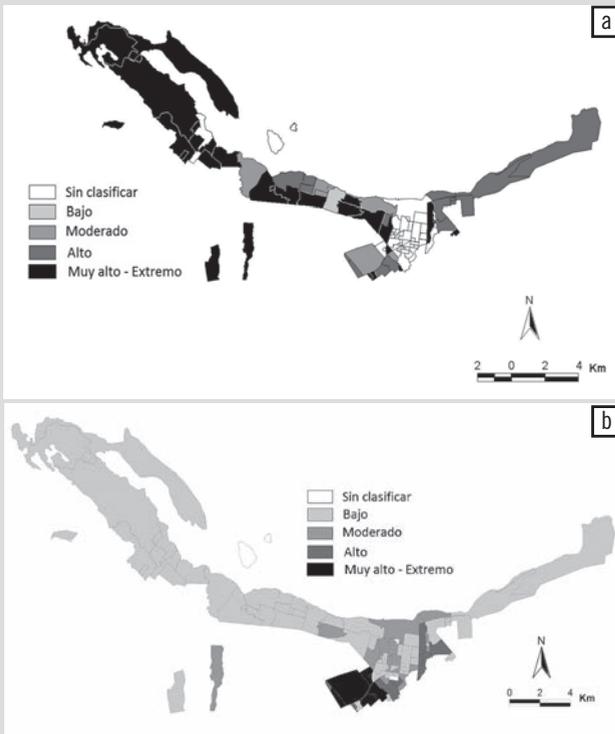
Mónica I. de Torres Curth

Actualmente más del 95% de los incendios en todo el mundo puede atribuirse a actividades humanas. Aquellos que ocurren en lugares donde las urbanizaciones se entremezclan con áreas naturales son llamados incendios de interfase y representan uno de los mayores problemas con que se enfrentan los técnicos de la región. El diseño de políticas de prevención incluye la elaboración de mapas de peligro que se definen a partir del tipo, disposición y condición del combustible vegetal, la topografía, el tipo de urbanización, el grado de dificultad de supresión y de otros factores que reflejan la capacidad de respuesta de una comunidad ante un incendio. En Bariloche, el Consejo Técnico de Prevención de Incendios (COTEPRIN) elaboró un mapa y según el mismo, el 70% del ejido presenta un peligro alto, dentro de lo cual el 30% presenta un peligro extremo. Las áreas de mayor peligro se extienden al oeste de la ciudad y en la ladera norte de los cerros Otto y Runge, sitios con mayor disponibilidad de combustible vegetal.

Sin embargo, la gran mayoría de los focos ocurren al sur y sudeste de la ciudad con laderas de mayor humedad y menor exposición al sol y a los vientos. Dado que los responsables de los organismos de combate sostienen que estos fuegos son intencionales, realizamos un estudio con el objeto de encontrar relaciones entre la frecuencia de fuegos (focos e incendios) ocurridos en distintos sectores del ejido urbano de Bariloche a lo largo de cuatro temporadas de incendios (2001-2005) y descriptores socioeconómicos para cada barrio de la ciudad. Nuestros resultados muestran que los incendios ocurren en mayor número en los sectores de mayor vulnerabilidad social, lo cual potencia aún más el impacto negativo del fuego sobre estas personas y sus viviendas, en cambio, donde hay menor densidad poblacional y mayor disponibilidad de combustible, los incendios son

infrecuentes, mostrando un patrón casi opuesto al mapa de peligro.

En este contexto, el fuego podría aparecer como un emergente de conflictos sociales asociados con la pobreza. Sabemos dónde está el mayor peligro, sabemos dónde ocurre la mayor cantidad de incendios, y con qué características ambientales, sociales y económicas se asocian, pero aún no sabemos el porqué. Un desafío para seguir estudiando en el futuro.



Ejido municipal de San Carlos de Bariloche con los barrios clasificados según el índice de peligro de incendios, basado en vegetación, topografía, accesibilidad y grado de urbanización (a) y según el número de fuegos ocurridos a lo largo de cuatro temporadas de incendios (2001-2004) (b).

áreas rurales reflejan procesos de desagrarización, es decir, de abandono de tierras y de sus actividades agropecuarias, mientras que los centros urbanos han crecido en más de un 50 % en los últimos años. Muchas áreas suburbanas de la Patagonia, como ocurre en Bariloche (Río Negro), presentan características muy notables de vulnerabilidad social y ecológica, hecho que propicia graves perjuicios para la conservación biológica. De este modo poblaciones que vienen sufriendo procesos de fragmentación y desestructuración social, cultural y económica, y que

experimentan un marcado empobrecimiento de su calidad de vida, suelen ser dependientes de los recursos del medio ambiente para su subsistencia. Así la extracción legal o ilegal de plantas, animales o suelo para ser comercializados o el uso de los biocombustibles para calefacción o cocción de alimentos conforman parte del circuito de agotamiento de los recursos naturales (Recuadro 2).

En particular la leña ha sido, desde siempre, uno de los aportes más significativos del bosque para la sobrevivencia humana. Actualmente, su extracción, ilegal o no,

Recuadro 3. Especies leñateras en la estepa patagónica

Betina Cardoso, Ana Ladio y Mariana Lozada

Las especies leñateras, aquellas que dan leña, representan un recurso biológico, económico y cultural muy importante para las comunidades locales de la Patagonia. Visitamos la comunidad mapuche Pilquiniyeu del Limay (Río Negro), con el objetivo de realizar un relevamiento de las especies utilizadas en la actualidad. El clima es predominantemente árido con temperaturas muy bajas durante el invierno y dado que la comunidad no posee red eléctrica ni red de gas, hay una gran necesidad de obtener combustible para la calefacción, la cocción de alimentos y diversas tareas domésticas. Entrevistamos a 28 familias y encontramos que las plantas utilizadas como leña totalizaron 27 especies, de las cuales 22 son arbustos nativos y 5 son árboles exóticos. Las especies nativas más nombradas por distintos pobladores como las de mayor importancia leñatera fueron el molle colorado (*Schinus johnstonii*), el molle blanco (*Schinus marchandii*) y el yaque (*Monttea aphylla*).

Todos los pobladores indicaron que tienen que recorrer distancias cada vez mayores para encontrar leña. Asimismo, debido a la escasez del recurso, se complementa con el uso de bosta y de otros materiales de descarte domiciliarios. Estos datos indican que para estos pobladores sería muy útil que se fomente el cultivo de especies leñateras en áreas aledañas de modo de tener un mejor suministro de biocombustibles. Estos bosquetes podrían tener uso múltiple aprovechándose para sombra, cortavientos o como proveedores de sustancias tintóreas, medicinales o alimenticias constituyendo así parques multipropósito. Diversos organismos públicos y privados que actúan en estas regiones han comenzado a implementar programas en este sentido con la participación activa de los pobladores, utilizando al molle blanco y también al olmo (*Ulmus minor*), el olivillo (*Hyalis argentea*) y la acacia (*Robinia pseudo-acacia*). Aunque el uso de otras formas de energía debería ser fomentado para resolver efectivamente el problema. Los parques multipropósitos brindan un espacio para generar conciencia y valoración de los recursos naturales.



Poblador patagónico recolectando leña para su consumo.
Foto: A. Ladio.

constituye uno de los problemas más agudos de la región patagónica dado que atenta contra la conservación de numerosas especies, principalmente arbóreas nativas de la región (Recuadro 3).

Ante estas situaciones los equipos científicos y técnicos de la región tienen la tarea de integrar las necesidades y demandas de las poblaciones locales a planes de manejo y conservación de los recursos naturales. El camino es el diálogo de saberes que propicie el aprovechamiento de los recursos naturales, la participación de la sociedad y la protección de los ecosistemas.

¿QUÉ SABEMOS DE LO QUE LA GENTE SABE DE NUESTROS RECURSOS?

Las comunidades locales han sido importantes portadoras y generadoras de conocimientos muy acabados sobre la naturaleza patagónica. Las poblaciones locales han construido su propia historia cultural a partir de la interacción con otros seres vivos, en convivencia diaria no sólo de una gran diversidad de plantas, animales y otras formas de vida, sino también de relieves y accidentes geográficos. Esto nos lleva a pensar que el paisaje es entonces un escenario que refleja una red que une personas, lugares y recursos.

Cabe señalar que la idea de ecosistemas naturales con espacios vírgenes, intocables o intocados no existe en la cosmovisión de las comunidades originarias. El ambiente no es visto como “salvaje” sino como un territorio que significa mucho más que un espacio físico, es un hogar en donde desde tiempos pasados se han reproducido modos de vida, tradiciones, pensamientos, necesidades, memoria y sueños. La noción de naturaleza salvaje, que debe separarse de la actividad humana, corresponde a una ideología de tipo conservacionista que influyó fuertemente a partir de los años 70 en los ambientes científicos y en los actores ligados a la conser-

vación que se preocupaban de la acelerada extinción de las especies. En el presente, estas ideas están pasando por un proceso de cambio, en donde las comunidades locales, sus necesidades y valoraciones son tenidas en cuenta, tratando de identificar, valorar y reproducir aquellas prácticas humanas de manejo que ayudan a mantener o aumentar la biodiversidad, en especial de aquellos recursos naturales útiles y valiosos para ciertas sociedades.

En las comunidades rurales y/o suburbanas de la región, tanto de ascendencia mapuche-tehuelche como criollas o europeas, el uso de plantas y animales constituye una manifestación distintiva de la identidad cultural que refleja su historia, su sistema de creencias y las características ecológicas del ambiente. En particular el reino vegetal y el animal son conocidos con sumo detalle por los pobladores originales conformando parte integral de su conocimiento tradicional. Plantas y animales usados como alimento, medicinas, leña (Recuadro 3), construcciones, forraje, tinturas, amuletos, etc. han sido seleccionados por procesos de prueba y error, mediante aprendizaje individual o colectivo en las tareas comunes y/o la enseñanza activa, y transmitidos socialmente a otros individuos, principalmente en el seno de la familia. Varios estudios en comunidades rurales patagónicas han mostrado que los conocimientos sobre la naturaleza y sus usos, por ejemplo cuáles son las plantas silvestres comestibles que hay en la zona, cómo se cultiva la tierra, dónde se cazan animales, se transmiten principalmente de padres a hijos a edades tempranas, posteriormente y dependiendo del grado de contacto y dependencia con estas actividades, estos saberes se siguen profundizando en la adultez.

Los aspectos simbólicos ligados al ambiente son muy importantes en estos grupos originarios, así tradicionalmente entre los recolectores y cazadores de la región es costumbre pedir “permiso” a las plantas y animales antes de utilizarlos. Esta prácti-

ca está vinculada a una cosmovisión que contempla a todos los seres vivos conectados entre sí, en donde cada integrante del cosmos posee un espíritu propio que se transfiere generosamente cuando es utilizado por otro. Asimismo, entre estos pueblos existen reglas consensuadas de utilización que implican límites de extracción en cantidad o estación del año de manera de perpetuar la abundancia de los recursos y del mismo modo tratar con respeto a todos los integrantes de la naturaleza.

En cuanto al uso de animales silvestres, si bien se conocen los impactos que produce la caza, no existen en la región trabajos *etnozoológicos* que nos ayuden a comprender los aspectos culturales y comportamentales de esta práctica. Tenemos si, el legado de numerosas leyendas, cuentos y mitos de origen con animales proveniente de los pueblos originarios que dan cuenta de una mirada integradora y llena de matices éticos y simbólicos. Los animales para las culturas aborígenes patagónicas siempre ha sido una referencia de su existencia. Animales como el puma (*Felis concolor*) o el cóndor (*Vultur gryphus*) son unas de las imágenes más poderosas tanto en su mundo externo de su vida cotidiana como en el interno, es decir el de la psiquis, en donde el animal no es un “otro” sino que es parte en un proceso de intercambio de cualidades y atributos. Tal es así dicha unión que numerosos apellidos en lenguas tradicionales patagónicas significan nombres de animales que refieren, por ejemplo, a las aptitudes de fortaleza y valentía que son valoradas por las culturas locales.

Por su parte, los estudios *etnobotánicos* han sido más abundantes y demuestran que las diversas poblaciones rurales asentadas en el noroeste patagónico conservan un nutrido conocimiento de las plantas silvestres y cultivadas útiles, aunque muchas más quedan aún por ser documentadas. Actualmente sabemos que cerca de 500 especies silvestres nativas y exóticas de uso medicinal, y más de 200 especies nativas y 300 especies exó-

ticas de uso alimentario son utilizadas en la región, hecho que denota el amplio espectro de recursos utilitarios que se emplean en la Patagonia.

COMER Y SANARSE CON PLANTAS

El acto de alimentarse con recursos silvestres, por ejemplo para el pueblo mapuche se refiere a tomar energía o “afutun” (en mapudungum) en total balance con el resto de las manifestaciones de la Naturaleza. De manera que cumple un rol sanador y un rol cósmico cuando las plantas son recolectadas con respeto y sólo en las cantidades que se necesiten. Por otra parte, cabe señalar que los preceptos de la alimentación tradicional mapuche destacan que es un proceso de igualdad, justicia y reciprocidad en donde ningún individuo debe pasar hambre dado que ésta circunstancia desequilibraría al resto de las personas de la comunidad y al ambiente como un todo.

De los diversos relevamientos sobre el uso actual de plantas comestibles silvestres encontramos que los pobladores rurales (de ascendencia aborígen o no) conocen mucho más sobre plantas silvestres (más del doble) que las personas que viven en las ciudades (Recuadro 4). Los principales recolectores de plantas silvestres parecen ser los niños y las mujeres, y en menor medida hombres mayores y jóvenes que recolectan plantas mientras cuidan a los animales en el campo. La mayoría de las plantas silvestres que son utilizadas en diversas poblaciones locales tienen un uso actual esporádico, aunque diversifican la dieta, mejorando la calidad nutricional de su alimentación y su salud como es el caso del uso de frutos silvestres como el michay (*Berberis heterophylla*), hojas como del culle colorado (*Oxalis adenophylla*), tubérculos subterráneos como el yocón (*Diposis patagonica*), entre tantas otras.

Una excepción del uso esporádico de plantas silvestres patagónicas es la utilización de las semillas de *Araucaria araucana* (piñones

Recuadro 4. **Conocer con cuerpo, mente y ambiente**

Mariana Lozada, Laura Margutti y Paola D'Adamo

Conocemos de acuerdo a cómo percibimos y actuamos, así, el conocer se enraiza en nuestro cuerpo y se experimenta en un entorno ecológico, social y cultural más amplio. En este sentido, el conocimiento resulta de la interrelación entre el ser humano y su ambiente. Es un proceso de continuo cambio donde el mundo no es independiente de quien conoce, sino que ambos se vinculan estrechamente. De esta manera, nuestra acción es modificada por acontecimientos ambientales, y al cambiar nuestros actos, también cambia nuestra percepción del mundo.

Realizamos un estudio en el Parque Nacional Nahuel Huapi que ilustra cómo el conocimiento está relacionado con la experiencia vivida en un cierto contexto ecológico. En esta investigación, exploramos cuáles son las plantas conocidas por los niños que viven en los alrededores de Bariloche y por aquellos que viven en las zonas rurales de Cuyín Manzano y Traful (Neuquén). El estudio pone en evidencia la relación del conocimiento con el ambiente que habitan y las actividades que realizan. En términos generales, los niños de las zonas rurales conocen aproximadamente el doble de plantas (15 especies) que aquellos que viven en zonas urbanas y periféricas (7 especies). Dentro de las zonas rurales, los niños que viven en un ambiente más boscoso como Traful conocen más árboles y plantas autóctonas que los que viven en un ambiente de transición entre el bosque y la estepa, como Cuyín Manzano. Todos los niños que formaron parte de este estudio conocen más plantas comestibles que medicinales, probablemente porque, en esa franja etaria, comer y recolectar frutos silvestres son acciones más frecuentes que buscar plantas curativas. De la misma manera, los niños que desde pequeños salen con sus padres a juntar leña distinguen una mayor diversidad de especies leñeras que los demás niños. Estos ejemplos dan cuenta de que el conocimiento emerge de lo que hacemos y percibimos del ambiente, y éste, a su vez, condiciona nuestra forma de percibir y hacer.

del pehuén). En Patagonia, distintos documentos históricos avalan que desde la llegada de los primeros exploradores y viajeros desde el siglo XVI, el pehuén era la base de la alimentación de las sociedades mapuche-pehuenche y por intercambio de otros grupos étnicos de la región. Tal es la importancia cultural, que las sociedades que los utilizaban se autodenominaban en su lengua (mapudungum) Pehuenche, gente (che) del pehuén. Esta especie es clave de su identidad cultural hasta el día de hoy tanto en Chile como Argentina, denominándose la genéricamente el “pan de los mapuche”. La relación con esta planta ha sido tan estrecha que en la cosmología mapuche, el desarrollo y arquitectura de sus árboles es similar al desarrollo familiar de las comunidades. Para los mapuche, el pehuén es una planta sagrada, creada por una de sus

divinidades (“gwenachen”) para alimentar sus hijos. Esta cosmovisión, da cuenta que el paisaje del pehuén es percibido culturalmente como una unidad biocultural, que conlleva relaciones no sólo utilitarias sino simbólicas y religiosas con estos bosques que datan desde los inicios mismos de esta sociedad.

Esta fuerte significación se renueva y reafirma anualmente en festividades dedicadas exclusivamente hacia el pehuén denominadas Ngillatunes. En estas conmemoraciones se agradece y festeja los ngulliw (piñones) con ofrendas, rezos y cantos.

La práctica de recolección de piñones ocurre generalmente entre febrero y abril, período en que caen los piñones maduros de los conos de los árboles. El “piñoneo” no sólo es realizado por pobladores que habitan los bosques de araucaria sino también

por aquellas comunidades mapuche que viven alejadas de los mismos. De esta manera, las familias suelen trasladarse hacia el bosque en verano para el aprovechamiento de pasturas y estableciéndose en sitios de residencia semi-permanentes en esta zona, tradición que se denomina “veranada”. Las familias se quedan en los bosques hasta el otoño cuando luego de recolectar los piñones y otros recursos silvestres regresan a la invernada por el resto del año.

La recolección de los piñones asociada a prácticas trashumantes en Patagonia ha sido registrada también para los tehuelches septentrionales, grupo cazador-recolector que se movilizaba grandes distancias este-oeste para intercambiar piñones por pieles y carne de guanaco con los mapuche. Estudios recientes realizados en comunidades mapuche trashumantes del Neuquén indican que la “veranada” en complementación con el “piñoneo” es una estrategia adaptativa y eficaz, que brinda oportunidades de una dieta más rica y nutritiva y un uso diversificado del ambiente para el pastoreo, a pesar de que esta práctica conlleve un desplazamiento que implique distancias superiores a los 100 km.

Distintos relevamientos etnobotánicos indican que en el pasado la práctica trashumante asociada al piñoneo era realizada por toda la familia, tanto hombres, mujeres, como niños. Sin embargo en la actualidad muchas veces sólo la realizan los adultos. El proceso incluía el derribo de las piñas (conos con piñones), generalmente realizada por los hombres con lazos, y la recolección de los piñones en el suelo se efectuaba generalmente por las mujeres y niños. Antiguamente el uso de los bosques tenía carácter territorial y los árboles eran usados por distintos linajes familiares de forma exclusiva. En la actualidad el patrón de uso es más complejo e intervienen distintos factores de accesibilidad, principalmente debido al hecho que los bosques fueron en gran medida usurpados del territorio mapuche. En el presente, la mayoría de los recolectores

deben pedir autorización a las autoridades de las áreas de conservación o a privados para extraer los piñones.

Parte de los piñones son consumidos, tostados o cocidos directamente en el lugar durante la veranada pero se destina una gran cantidad (más de 100 kg por viaje) para ser trasladada a la invernada. Los relatos demuestran que han existido desde tiempos pre-históricos hasta el día de hoy, prácticas de transporte y almacenamiento de los piñones como una estrategia de ampliación del periodo de uso y del lugar de consumo. En particular, la práctica de almacenamiento de piñones involucra el enterramiento de los piñones en mallines o huertas durante el invierno para que se mantengan frescos hasta un año. Muchas veces esos piñones germinan según los dichos de los propios pobladores. Los piñones son procesados para obtención de harina con la cual se fabrica pan, sopas o rellenos, también son procesados para obtención de una bebida típica denominada “mudai” que se utiliza en las festividades. Cabe señalar además, que en el caso de las poblaciones mapuche que habitan los bosques de Pehuén, parte de los piñones recolectados se comercializan con el objeto de obtener recursos monetarios, ésta práctica en cambio no es común entre los mapuche que viven alejados de los bosques. La tendencia hacia una mayor comercialización de piñones y menor uso en la autosuficiencia directa familiar ha sido registrada en los últimos años como una situación preocupante para la regeneración de la especie.

Asimismo, se ha documentado la existencia de prácticas actuales de manejo de la especie que favorecen el mantenimiento de las poblaciones de araucaria, como el cultivo intencional por parte de los recolectores de semillas durante el “piñoneo” en los mismos sitios de recolección. La costumbre de cultivo esporádico que se encuentra en la actualidad, y asociada a las largas distancias de transporte de piñones que se describe desde tiempos pre-históricos podría ser un

elemento clave para comprender la influencia humana en la distribución espacial de la especie.

Los estudios están revelando que las comunidades que mantienen prácticas culturales tradicionales, que están ligadas a un mayor contacto y exploración de la naturaleza y que mantienen expresiones, códigos y/o valores que generalmente no tienen equivalencia en otras lenguas o nociones del mundo, propician una mayor sabiduría y conservación del reino vegetal. En los trabajos etnobotánicos realizados en la región se encontró por ejemplo que aquellas personas que cultivan todavía sus huertas, practican la trashumancia ganadera, cazan o hablan la lengua mapuche, el mapuzungun, etc., conocen y utilizan un mayor número de plantas útiles que quienes no lo hacen. Por ejemplo, esto redundaría en una mayor autosuficiencia para seleccionar plantas con usos medicinales del medio ambiente y de esta manera solucionar situaciones de enfermedad.

Esta sabiduría sobre los recursos naturales, y en particular de las plantas, despiertan otros interrogantes para comprender esta relación ¿Cómo saben los pobladores locales cuáles son las plantas con usos medicinales y cuáles no? Estudios etnobotánicos realizados en la región han mostrado que los habitantes interpretan a las plantas de manera holística considerando tanto sus propiedades utilitarias, físico-químicas y como ecológicas para su identificación. Particularmente, el aroma, el sabor y el ambiente de crecimiento de los vegetales son muy importantes en su selección y uso como recursos medicinales.

Por ejemplo, encontramos que de las 150 especies medicinales usadas actualmente por las comunidades mapuche de Lago Rosario y Nahuelpan (Chubut), cerca del 70% tienen aroma y/o sabor. Son percibidas como suaves (kochü, en lengua mapuche) o fuertes (füre), y se clasifican en distintos grupos en función de distintas particularidades sensoriales. También notamos que el

aroma y el sabor brindan información sobre los tipos específicos de usos medicinales. Así, entre las especies más frecuentemente usadas se destacaron algunas plantas fuertes y amargas empleadas para combatir los trastornos digestivos, por ejemplo el ajenojo (*Artemisia absinthium*), el paico (*Chenopodium ambrosioides*), la carqueja (*Baccharis sagittalis*) y el ñamkulawen (*Valeriana carnososa*); plantas de aroma dulce y gusto amargo para combatir los resfríos, por ejemplo la paramela (*Adesmia boronioides*); plantas intensamente aromáticas, usadas para fines espirituales y religiosos y empleadas generalmente en forma de sahumero para repeler “malos aires” o colgadas en el cuerpo o en las casas como amuletos protectores, por ejemplo el romerillo patagónico (*Chiliotrichum rosmarinifolium*) y el charcao (*Senecio patagonicus*). También podemos citar a otras suavemente perfumadas empleadas como cosméticas, para lavar el cabello y combatir la caspa, como el wawtru (*Baccharis obovata*) y el chapel (*Escallonia virgata*).

La intensidad del aroma y/o el sabor de los vegetales además brindan información sobre la mejor forma de prepararlos y utilizarlos, así por ejemplo aquellos remedios considerados muy fuertes se los prefiere usar en infusión y en bajas cantidades, mientras que los suaves pueden usarse en mayores cantidades y hervirse por algunos minutos. También, encontramos que el aroma y el sabor ayudan a recordar la identidad de las especies en el campo, y hasta a reconocerlas cuando se encuentran en estado deteriorado, ya sea porque han sido ramoneadas, taladas o incendiadas.

Paralelamente, detectamos que la ubicación de las plantas en el ambiente es otro carácter valioso para recordar su identidad y eficacia; de esta forma las características del suelo, la asociación con otras plantas, y la altitud son también aspectos que brindan información útil para su recolección y uso. Por ejemplo, las plantas que crecen a mayor altitud suelen considerarse más fuertes, aromáticas y efectivas que sus su-



Figura 2: Plantas nativas medicinales usadas por pobladores patagónicos ñamkulawen (a), carqueja (b), parame-la (c), y romerillo (d). Fotos: A. Ladio y S. Molares.

cedáneas del valle, por lo que son preferidas.

Notamos que las prácticas de oler y degustar están más asociadas a los ancianos que a los jóvenes de modo que está en riesgo tanto su continuidad en el tiempo, como el conocimiento relacionado a las mismas. A esto se suma la inaccesibilidad a muchos de los sitios boscosos que antaño podían visitarse, en general por problemas territo-

riales, y la imposibilidad de recolectar las especies necesitadas porque ya se encuentran lejos o son poco abundantes.

Por todo esto, creemos que el acceso a los ambientes y el uso sustentable de los recursos naturales, como así también el respeto y promoción de estos valiosos saberes tradicionales, son cruciales para procurar su conservación.

Lamentablemente, se ha documentado

que estas prácticas y conocimientos se están olvidando y su uso se ha suspendido en las comunidades locales, en especial en las generaciones más jóvenes que han perdido el interés por aprender sobre las plantas patagónicas, sus valores y creencias asociadas. Esta tendencia es similar en otras sociedades originarias y campesinas de nuestro país y del mundo en donde la globalización y la mundialización de la economía de mercado parecen atentar contra los saberes tradicionales.

Este proceso de pérdida cultural, es decir de disminución de los saberes ligados a las plantas, se ve agravado por el difícil acceso a los ambientes naturales para algunas poblaciones locales, y por la degradación ecológica de los ambientes accesibles. Particularmente, en el caso de las comunidades urbanas y suburbanas patagónicas, la conexión con la naturaleza parece sufrir un deterioro mayor, evidente en el caso de estudio comparativo entre niños de áreas rurales y urbanas (Recuadro 4). Es sabido que la vinculación personal con el ambiente provee oportunidades de aprender y cumple un papel importante en la motivación de los seres humanos para proteger el entorno. Sin embargo, en la actualidad, se observan cada vez menos oportunidades de contacto con el ambiente y la transmisión de conocimientos sobre la naturaleza de padres a hijos ha disminuido notablemente (Capítulo 10).

CONEXIÓN CON LA NATURALEZA: NUEVAS ESTRATEGIAS

Los vínculos cognitivos, emocionales y/o comportamentales que han establecido desde tiempos pasados las comunidades locales con los recursos naturales estarían debilitándose, en particular, en las sociedades urbanizadas. Y si bien restaurar la conexión de los seres humanos con la naturaleza no es una tarea fácil, existen escenarios de la vida cotidiana que pueden servirnos

como disparadores de una mayor conciencia ambiental y una mayor valoración de los recursos naturales. Por ejemplo, desde tiempos pre-históricos en la Patagonia las plantas han servido no sólo como un recurso de subsistencia para las poblaciones locales, sino también con fines simbólicos, estéticos y ornamentales, brindado materiales para la elaboración de piezas artísticas, adornos, o como tinturas para el cuerpo. Posteriormente, cuando las prácticas culturales se asociaron a un mayor sedentarismo, las plantas comenzaron a adornar jardines, canteros, huertos, y distintas partes de la vivienda. Nuestras plantas nativas deberían ser cultivadas en mayor medida en los ambientes antrópicos locales de manera de incrementar la diversidad vegetal local y aprovechar sus virtudes alimenticias, medicinales, estéticas u otras, cumpliendo así un rol múltiple y beneficioso para los pobladores (Recuadro 5). En este sentido, diversos estudios han demostrado el efecto positivo a nivel psicológico que implica acceder a un ambiente saludable y agradable para todos los sentidos y que, a su vez, permita a las personas satisfacer de manera autónoma sus necesidades materiales y espirituales. Lo mismo se aplica para las actividades al aire libre que permiten una mayor valoración y respeto de la vida natural (Recuadro 6).

Ante los cambios del paisaje, una alternativa para estrechar la conexión entre los seres humanos y la naturaleza que ha ganado auge entre los ecólogos y conservacionistas, e incluso entre el sector productivo que ven al paisaje como una nueva alternativa económica, es la construcción de *corredores biológicos*. Esto implica una planificación a nivel regional de la distribución de espacios antropizados y silvestres y consiste en diseñar o preservar áreas de territorio, generalmente a modo de franjas, que permitan la interconexión de los parches rurales con flora nativa silvestre o cultivada, con los espacios dominados por una matriz urbana, y las áreas protegidas próximas a éstas. De

Recuadro 5. Plantas ornamentales del bosque templado

Adriana Rovere y Cecilia Ezcurra

A pesar de que muchas plantas de la región Andino Patagónica son vistosas y de gran potencial, en los parques y jardines de Patagonia, es más frecuente el uso de especies exóticas que de nativas. Esto es, en parte, consecuencia del desconocimiento de las nativas o de sus técnicas de cultivo, como así también de la baja o nula oferta en los viveros locales. A esto se suman cuestiones culturales como el deseo de imitación de criterios paisajísticos surgidos en países del hemisferio norte, que se ha instalado en la sociedad desde la creación de las ciudades patagónicas. Esta selección hacia especies exóticas por parte de los habitantes también ha causado cambios en el paisaje. Muchas de las especies exóticas utilizadas como ornamentales se han asilvestrado y actualmente se encuentran invadiendo diferentes ecosistemas. Por ejemplo, varios pinos (*Pinus contorta* y *P. ponderosa*), las rosas mosquetas (*Rosa rubiginosa* y *R. canina*), la retama (*Cytisus scoparius*) y el ulex (*Ulex europaeus*). Este última es considerada una de las 100 especies más invasoras del mundo, hecho que denota el peligro potencial que representa su inclusión.

En la flora nativa las especies más apreciadas como ornamentales son aquellas con flores coloridas, rojas o amarillo-anaranjadas como por ejemplo el calafate y el michay (*Berberis buxifolia* y *B. darwinii*), el pañil (*Buddleja globosa*), el notro (*Embothrium coccineum*) y el chilco o fucsia (*Fuchsia magellanica*). También por sus gigantes hojas verdes, la nalca (*Gunnera tinctoria*), o entre los árboles, el arrayán (*Luma apiculata*) por su corteza color canela, y el ñire (*Nothofagus antarctica*) por sus coloraciones contrastantes de otoño.

La utilización de las plantas nativas con fines ornamentales permite la valoración y conservación de nuestras especies. Ayuda a preservar los ecosistemas naturales minimizando la expansión de las especies exóticas, siendo esto especialmente importante para las ciudades que están incluidas dentro de los límites de los Parques Nacionales patagónicos o se hallan adyacentes a ellos.



Aspecto del follaje y las inflorescencias de plantas ornamentales que habitan la Patagonia: pañil (a), michay (b) y chilco o fucsia (c). Fotos: A. Rovere y A. Ladio.

esta manera, se reducen los efectos de aislamiento y se fomenta el intercambio biológico de sus componentes. Por ejemplo, la vegetación de los corredores cumple un papel de protección y comunicación, facilitando el flujo de diferentes materiales y organismos de un lugar a otro, la polinización, semillazón, etc. Asimismo, los corredores propician

el contacto de los habitantes con áreas que contienen distinta diversidad vegetal y animal. A una escala más local, la preservación de la flora silvestre de las banquinas por ejemplo, o el cultivo de especies nativas en plazas, bulevares y jardines familiares podrían favorecer una red de pequeñas áreas de conservación.

Recuadro 6. Observación de aves y turismo

Valeria Ojeda

Los observadores de aves forman el mayor grupo de ecoturistas a nivel mundial. En general, los observadores de aves poseen elevada conciencia ambiental y desean producir el menor impacto o perturbación posible en el ambiente. Estas personas tienen afinidad por visitar circuitos turísticos menos clásicos y en tal caso, vincularse con conocedores locales. Clientes con este perfil, así como turistas no especialistas pero con gusto por la naturaleza, se interesan cada vez más por las aves de Patagonia y sus hábitats, incluyendo el legado cultural relacionado con ellas.

Este tipo de turismo es parte de lo que se denomina *turismo biocultural* el cual se sostiene en el bienestar conjunto de los ecosistemas y de las comunidades humanas. Asimismo, propicia el mantenimiento del conocimiento ecológico tradicional albergado por las etnias y antiguos habitantes que es cada vez más solicitado y valorado por el público, incentivando el rescate de leyendas e historias vinculadas a las aves. También podría propiciar un mayor interés en conocimientos provenientes de la educación formal, como ser el aprendizaje de lenguas foráneas, e involucrarse en la protección de áreas agrestes utilizadas por las aves. Por lo tanto, el “turismo de aves” tiene un alto potencial para mejorar la situación económica y ambiental de las comunidades locales, especialmente de aquellas que no reciben dividendos del turismo masivo.

La Patagonia andina muestra un desarrollo incipiente de actividades turísticas de bajo impacto ambiental. Sin embargo, el ecoturismo podría desarrollarse mejor con una participación integrada de distintos actores sociales (empresarios, pobladores, universidades, municipios, etc.), una evaluación económica y social más precisa, normativa regulatoria e incentivos económicos.

Planificar correctamente estas actividades requiere de una investigación en el campo socio-económico y ambiental. También requiere de buenos acuerdos entre los involucrados respecto de pautas de desarrollo para que los beneficios sean equitativos, a diferencia de las modalidades de turismo que hoy benefician desproporcionadamente a empresas que concentran las ganancias.

EL CAMINO DE LA CONSERVACIÓN BIOCULTURAL

En Patagonia, las distintas poblaciones humanas han establecido lazos con su ambiente desde tiempos remotos a las que se suman nuevas formas de interrelación con escaso tiempo de desarrollo. Así, en el ambiente, continúan materializándose las prácticas que las distintas sociedades hacen sobre su entorno.

Desde esta perspectiva se ha señalado que para abordar temas de conservación es necesaria una aproximación integral, que incluya al ser humano y sus necesidades, y que revalorice los modos singulares que tienen las distintas sociedades de percibir la naturaleza

que podrían contribuir al desarrollo de prácticas de manejo sustentable. Se favorecería así la **diversidad biocultural** en la región.

En este sentido, ya es ampliamente aceptado que la inclusión de los conocimientos y las perspectivas locales en los proyectos de conservación de biodiversidad redundan en resultados más exitosos. La inclusión de la cultura en una perspectiva de paisaje es vital para la comprensión de procesos de cambio en el ambiente.

Muchos aspectos controversiales de la relación ser humano-naturaleza quedan todavía como interrogantes en la Patagonia, por lo que es necesario una mayor integración y estudio de estos temas de manera interdisciplinaria. Cuanto más se conoce sobre el ambiente, sus potencialidades, usos y valores,

más se tiende a conservarlo, por lo que es imprescindible fomentar proyectos de educación ambiental que incentiven un mayor cuidado y respeto de nuestros recursos naturales y de las culturas originarias que los han albergado y mantenido desde tiempos ancestrales. Esta propuesta debe realizarse desde una orientación intercultural, en

donde todos los sistemas de conocimiento, el científico y el tradicional o local puedan dialogar y nutrirse entre sí. Finalmente, el logro de una gestión sustentable de los recursos naturales sólo es posible si la naturaleza es concebida por todos sus actores como un todo biocultural que se transforma a lo largo del tiempo.



Eddy Rapoport (Foto M. de Torres Curth).

Eduardo Rapoport (Eddy) es Profesor Emérito de la Universidad Nacional del Comahue e investigador de la máxima categoría en el Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas (CONICET). Es un investigador reconocido internacionalmente por sus contribuciones en el campo de biogeografía, macroecología, ecología urbana y de las invasiones. En los últimos años se ha consagrado enteramente a la investigación de las bondades de las malezas comestibles, que él llama no sin algo de ironía “buenezas”.

Tras años de gestiones en Buenos Aires el 21 de junio de 1989 se inauguró, bajo su dirección, el Laboratorio Ecotono, emplazado en el terreno de la Universidad Nacional del Comahue y financiado por CONICET. En su obra inédita “Aventuras y desventuras de un ecólogo latinoamericano” Eddy dice a propósito de la creación de Ecotono: *“Conseguí reunir un grupo de jóvenes investigadores brillantes y pujantes, proclives al trabajo en equipo. Lo que jamás conseguí fue que siguieran mis consejos para el buen funcionamiento del edificio. Siempre había - y sigue habiendo hasta el presente - gente que levanta demasiado el vástago de la mochila del baño y éste dreña una continua corriente de agua en el inodoro; gente que no sabe dejar colgando una colita de papel higiénico y el siguiente usuario debe rascar el rollo para despegar el extremo; gente que deja sin lavar los utensilios para el té, café o mate, y docenas de otros inconvenientes. Centenares de cartelitos que puse en los lugares apropiados han sido inútiles.”*

ESTRATEGIAS REPRODUCTIVAS EN PLANTAS Y ANTIESTRATEGIAS ALIMENTARIAS EN *HOMO SAPIENS*

| Eddy Rapoport

¿Cuántas plantas comestibles existen? ¿Cuántas consumimos? A nuestro alrededor crecen especies de alto valor nutritivo que desechamos porque las catalogamos como malezas. ¿No serán acaso “buenezas”? La pérdida de conocimientos ancestrales y de vinculación con nuestro entorno natural nos han llevado a prácticas de consumo que podemos considerar antiestratégicas.

ESTRATEGIAS REPRODUCTIVAS

En 1967 MacArthur y Wilson propusieron los términos *selección r* y *selección K* que fueron adoptados, modificados o criticados por distintos autores. La idea es que cada especie tiene un presupuesto energético fijo que “usa” en forma diferente para cumplir con las distintas funciones fisiológicas. Algunas especies invierten más energía para la reproducción (*estrategas r*) mientras que otras, a través de un proceso de ajustamiento o *fitness*, lo hacen para competir, adaptarse y subsistir (*estrategas K*). La letra *r* corresponde a la tasa intrínseca de incremento natural de la población, mientras que *K* hace referencia a la capacidad de mantenimiento o

carga de un ambiente, es decir, cuántos organismos puede sustentar un ecosistema dado. Los invertebrados y las hierbas se han citado como típicos *estrategas r*, ya que muchos de ellos son oportunistas o invasores, tienen tiempo generacional corto y viven en ambientes inestables, impredecibles o alterados, sujetos a variados disturbios. Los vertebrados y los árboles, en cambio, se han citado como típicos *estrategas K* ya que tienen lapsos más prolongados entre generación y generación, viven en comunidades clímax, más estables, predecibles y sin mayores disturbios. A diferencia de los ambientes en donde abundan los recursos y donde prosperan los *estrategas r*, los *estrategas K* deben “luchar” más por conseguirlos, deben estar afinados o “sintonizados” para

subsistir, o sea que son más competitivos que los *r*. En síntesis, los *estrategas r* responden rápidamente a situaciones favorables, aprovechan mejor los “años de vacas gordas”, se reproducen velozmente, dispersan sus proles a los cuatro vientos pero, también sufren altas mortalidades en los “años de vacas flacas”.

El problema, sin embargo, es que en general las especies no son puramente *K* ó puramente *r*; hay mezclas de individuos de ambos tipos, genéticamente constituidos. Me hice la pregunta de dónde ubicaría yo, si fuera un estratega de la supervivencia, los genotipos *K* y *r* a lo largo y ancho del área de distribución de una especie y cabrían dos posibilidades, la primera que los genotipos estén mezclados por todas partes o, la segunda, que se concentren en lugares dados.

Aposté a que los *K* tendrían que ubicarse más hacia el centro del área de cada especie como una retaguardia, mientras que los *r* tendrían que estar cerca de la periferia. Estos últimos serían las vanguardias, organismos preparados genéticamente para aprovechar cualquier circunstancia favorable para reaccionar rápidamente y conquistar nuevas tierras. Y con estas ideas en mente, y la ayuda de mi esposa Bárbara, nos dedicamos a muestrear dos especies patagónicas. Elegimos el ciprés de la cordillera (*Austrocedrus chilensis*), aparentemente *K*, y la rosa mosqueta europea (*Rosa rubiginosa*), a la que consideramos como *r*.

A lo largo de una transecta de unos 50 km, desde los húmedos bosques cordilleranos hasta la estepa arbustiva patagónica semiárida, nos dedicamos a estimar el esfuerzo reproductivo de ambas especies medido, en el ciprés, como abundancia de frutos (de 0 cuando no había a 4 cuando estaban sobrecargados) y, en la rosa mosqueta, como peso seco de los frutos totales por arbusto.

Encontramos que en la rosa mosqueta el esfuerzo reproductivo representaba, en promedio, el 9 % del peso seco de la planta y en casos extremos llegaba al 29 %. Un dato curioso indicó que el presupuesto de ese ar-

busto en **defensas físicas** (aguijones) variaba entre el 3 y el 9 % del peso total de la planta. Este esfuerzo resultó ser prácticamente uniforme desde el centro de su área de distribución hasta sus bordes, excepto en las poblaciones más marginales. Los manchones más aislados, aquellos que lucharon por invadir la estepa en algún año particularmente favorable pero llegaron hasta un cierto límite, mostraban claros signos de estrés: las plantas se veían sufridas y tenían más pulgones parásitos. A su vez tenían menos frutos por planta que las retaguardias y éstos eran más pequeños, con menor número de semillas viables y mayor número de abortivas o inviables por fruto.

Por su parte, el ciprés patagónico mostraba evidentes signos de desarrollar muy poco esfuerzo reproductivo en el centro de su área, o sea en bosques cordilleranos puros o casi puros, mientras en el borde oriental, en plena estepa, los cipreses cargaban sorprendentes cantidades de frutos y tenían la forma típica de las coníferas. En cambio, los cipreses ubicados en las áreas centrales nunca alcanzaban a desplegar su forma de cono porque perdían sus ramas basales en aras de buscar altura y luz. Así las poblaciones centrales destinaban más energía en competir en tanto las marginales lo hacían en reproducirse.

¡Éxito completo! Mayor proporción de competidores *K* en el centro del área y mayor proporción de reproductores de *r* en la frontera. Todo marchaba tal como lo había previsto. Pero al adentrarme más en la estepa árida hallé, por casualidad, algunos bosquecillos de cipreses muy alejados y aislados. Me llamó la atención que no hubiera casi signo alguno de fructificación y tampoco retoños. Los individuos, todos adultos, eran esmirriados, retorcidos y parecían cualquier cosa menos coníferas. Su estado deplorable anunciaba a gritos que se trataba de poblaciones al borde del colapso. Parecían náufragos que trataban de resistir, de aguantar las inclemencias del clima. Evidentemente, en nada se parecían a los

estrategas *K*, pero tampoco a los estrategias *r*. En realidad, no eran estrategias de nada, más bien seguían las tácticas de los naufragos que consistían en resistir, como sea, para sobrevivir y no dilapidar energías y recursos en cosas superfluas. No competían por la luz, que sobraba, ni se iban en altura a buscarla. Tampoco se reproducían. Se nos ocurrió llamarlos *tácticos SOS*.

Ahí es donde se me planteó la duda. Los estrategias ¿serán realmente estrategias, como ya se ha documentado en otras especies en que las características de los diversos ecotipos son hereditarias? ¿Serán simplemente respuestas ecofisiológicas, no hereditarias, frente a las condiciones ambientales del lugar donde viven y, por tanto, pueden cambiar en el curso de sus vidas? Recordé haber registrado, ocasionalmente, algún que otro individuo de ciprés super-reproductivo dentro del bosque, muy parecido al de las poblaciones marginales. Fuimos a inspeccionar nuevamente esos casos dentro del "gruyere" y nos dimos cuenta que esos árboles reproductivos aparecían mayormente en los bordes de los claros, donde había mayor incidencia solar. Resolvimos, entonces, hacer un muestreo más prolijo en una ruta que atravesaba de este a oeste bosquetes puros de ciprés. Revisamos los cipreses que estaban en el borde de la carretera y los comparamos con los que crecían a 15 metros, dentro del bosque. El 38 % de los primeros mostraban tener frutos, mientras que de los últimos solo el 23 % los tenía y el esfuerzo reproductivo (abundancia de frutos) era tres veces mayor en el borde de la ruta que en el interior del bosque. Más aún, las diferencias entre los individuos del borde o vereda sur (muy soleada) y del norte (poco soleada) de la carretera eran todavía más evidentes.

Ergo: la idea de que en las especies estabilizadas las máximas densidades se dan en el centro del área y de que se van raleando hacia la periferia, se cumplió para el ciprés. La idea de que en las especies invasoras, por el contrario, las densidades mayores se dan

casi en la periferia, se cumplió o, por lo menos se insinuó, en la rosa mosqueta. La idea de que existen genotipos *K* concentrados en el centro del área y de genotipos *r* en la periferia, no se verificó en el ciprés. En cambio, se verificó que la hipótesis es válida para los fenotipos. Esas características demográficas se cumplen pero, aparentemente, no son hereditarias sino que responden a las exigencias ambientales de cada lugar. No son estrategias reproductivas sino tácticas que otorga la plasticidad ecofisiológica. El área del ciprés ha sufrido expansiones y retracciones, diástoles y sístoles. En el presente momento está repoblando áreas marginales, pero no se ha expandido hasta llegar a los bolsones aislados donde subsisten las poblaciones *SOS*.

En un arranque de inspiración o de imaginación desbordante se me ocurrió que algo similar ocurre en las poblaciones humanas. En muchas ciudades la burguesía floreciente se encuentra en el centro y la clase de ingresos medios y bajos en los suburbios cercanos y lejanos, respectivamente. En las zonas más marginales y albañales se desperdigaban pequeños grupos de pordioseros o mendigos. Las clases media-alta y alta, en general, muestran índices de natalidad bajos si las comparamos con las clases media-baja y baja. Podría decirse que los primeros son tácticos *K* mientras que los segundos son tácticos *r*. En cambio los marginados prácticamente no se reproducen y parecerían asemejarse a los *SOS*. Pocos se atreverían a decir que dichas características son hereditarias. Pero en los casi 30 años transcurridos desde que realizamos el muestreo con Bárbara, las cosas han cambiado al punto que esta hipótesis se ha vuelto obsoleta. Los ricos, en especial los de la ciudad de Buenos Aires, han estado migrando hacia la periferia. Allí construyen sus casas o mansiones en "countries", verdaderas fortalezas protegidas por guardias armadas. Dejo para las futuras generaciones la búsqueda de una nueva interpretación a la *areografía* poblacional humana.

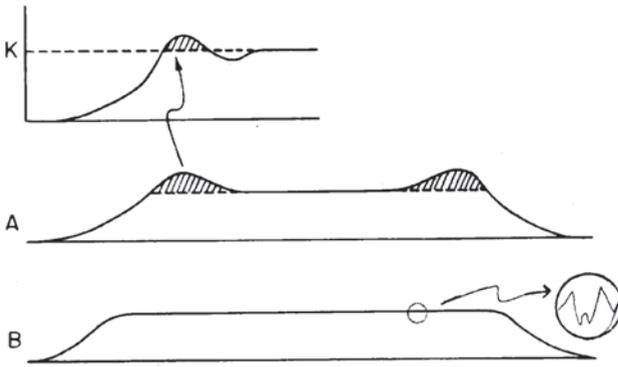


Figura 1: Modelo ideal de la variación media de la densidad poblacional a lo largo de una transecta de borde a borde en una especie en expansión (A) y en una especie estabilizada (B). Los montículos rayados equivalen al momento de exceder la capacidad de mantenimiento (*carrying capacity*) durante el crecimiento logístico K.

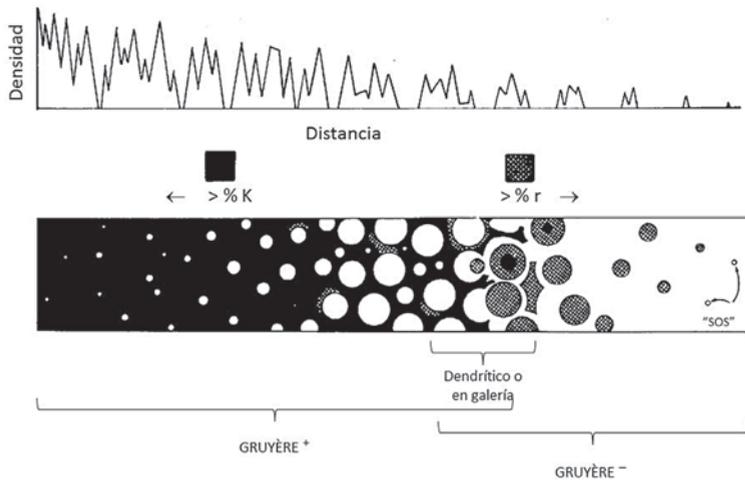


Figura 2: Arriba: modelo ideal de la variación de la densidad en una especie estabilizada, desde el centro (izquierda) hasta el borde del área (derecha). Abajo: vista aérea de la transecta.

¿ANTIESTRATEGIAS?

He dudado mucho acerca de este subtítulo. Primeramente, no sé si realmente existen “antiestrategias”. Lo que a primera vista se presenta es que no existen estrategias. Falta de estrategias. Yo diría que una antiestrategia existe cuando, a pesar de saber que algo está mal, que no funciona, uno insiste en cometer el error. Por ejemplo, el consumir comida chatarra a pesar de saber que conduce a la obesidad. Hay gente que gusta de esa comida y hay gente que hace todo lo posible para que eso ocurra, pues vive de preparar-

la y venderla. También el consumir narcóticos, aspirar solventes tóxicos, contaminar el agua de la cual uno se abastece, importar y liberar especies de plantas o animales que luego se transforman en plagas y miles (repito: miles) de otras formas de “meter la pata”. En buena parte, las antiestrategias se acercarían a tener tendencias suicidas o, al menos, masoquistas.

Sabemos que el transporte encarece las mercaderías. La distancia desde la fuente hasta el destinatario tiene correlación positiva con los costos monetarios y ambientales. Las bananas que se expenden en mer-

cados de Bariloche vienen de más de 5.000 km, desde Ecuador, y tienen casi el mismo precio que las manzanas que vienen del Valle del Río Negro, a menos de 500 km. El Premio Nobel (alternativo) en Economía, Manfred Max Neef, menciona su sorpresa al hallar mantequilla neozelandesa en un hotel de Temuco, un lugar que enorgullece a los chilenos por la calidad de su industria láctea. Se trataba de una importación subsidiada, vale decir, que “borraba” los costos del transporte por más de 8.000 km (¡!). Y, volviendo a Bariloche, es curioso que el manzano se ha asilvestrado por los alrededores de la ciudad pero los frutos raramente son recolectados y se dejan podrir en los árboles. La gente prefiere comprarlos en el mercado. Tampoco son recolectados los ciruelos rojos del arbolado urbano: quedan aplastados sobre las veredas y nadie los recoge pues existe la creencia de que son venenosos. Algo parecido ocurre en Tucumán con los guayabos urbanos.

¿Por qué la gente no aprovecha esos recursos alimentarios?

1. Porque no son apetitosos. Tienen mal gusto.
2. No son rendidores: escasa biomasa, difíciles de recolectar, raras, muy lejanas.
3. Fruterías, mercados “demasiado” cercanos y fáciles de acceder. Pereza.
4. Registros botánicos incompletos. Ignorancia.
5. Desprestigio. Vergüenza.
6. Falsa acusación de ser tóxico.
7. Tabúes.
8. Pérdida de tradiciones.

Este último punto es, posiblemente, crucial. En parte cubre el punto 4 (ignorancia) pero corresponde a lo que se viene repitiendo *ad nauseam* en la mayoría de las publicaciones sobre *etnobiología*: hay una interrupción de la transmisión oral del conocimiento tradicional. Cuando los abuelos y padres dejan de enseñar a los niños cuáles son las plantas utilitarias y cómo se usan, los descendientes

se ven compelidos a recurrir al supermercado, farmacia o ferretería (cestas, sogas, tinturas) más próxima. Y si carecen de dinero se ven en serios problemas, como los más de veinte indígenas chaqueños muertos por desnutrición. Y no hablemos de la bochornosa proporción de desnutridos en un país como el nuestro, considerado como el octavo en exportación de bienes agrícolas. Después de constatar que en ciudades, suburbios, calles, rutas, baldíos, campos, jardines, huertas (fuera de las hortalizas) y hasta en balcones, existen excelentes alimentos provistos por la flora silvestre en cantidades que van desde unos cientos a unos miles de kilos por hectárea, decidimos en el Laboratorio Ecotono que era nuestra responsabilidad el dar a conocer el hecho. Hay gente que puede estar pasando hambre, sin saber que está rodeada por increíbles cantidades de alimentos. Y la única forma de combatir la ignorancia es por medio de la enseñanza. Si la enseñanza es por la transmisión oral vamos al fracaso ya que los padres y abuelos han perdido ese conocimiento. No nos queda otra alternativa que recurrir a la escuela: capacitar al personal docente para que recupere y transmita ese conocimiento ancestral.

Muy simple, muy lógico pero muy difícil de implementar: hay que vencer la antiestrategia de que los únicos alimentos confiables son los que se expenden en los mercados y de que la gente no necesita que se le enseñe cuáles son los alimentos sanos, qué función cumplen los alimentos vegetales, cómo se preparan y qué son las dietas equilibradas, las vitaminas y minerales. Escribí en 2009 a los ministerios de educación de las 23 provincias proponiendo compartir la edición de un manual ilustrado de 240 especies que más abundan en el país, con una breve explicación de su significado. No contestó ninguno. No hubo un solo pedido de ampliar la información. Visité personalmente el Ministerio de Educación de la Nación donde me recibió una secretaria de pie y en un pasillo. Le pedí cinco minutos para explicarle de qué se trataba la visita, pero declinó el pedido,

sugiriéndome presentarlo por escrito. Le pregunté si había alguien que pudiera servir de interlocutor, pero reiteró que no había nadie y debía hacerlo por nota. Así lo hice y hasta le envié una copia de nuestro libro al ministro. Pero no hubo respuesta ni acuse de recibo del libro. No abundo en otros detalles para no abrumar al lector. Se trata de una coraza impenetrable compatible con lo que podría considerarse como antiestrategia. ¿Podría atribuirse a la ignorancia, a la apatía y falta de interés o a un proceso “natural” que tenemos todos de quedarnos con lo que tenemos más a mano, a no variar y no tratar de buscar algo mejor? El Departamento de Agricultura de los Estados Unidos, en 1903, hizo una lista de las variedades de 10 hortalizas y frutas expuestas en comercios. Se contaban 3870. Volvieron a hacer el recuento en 1983 y el resultado fue de 307 variedades. Vale decir que se perdió el 92 % de la riqueza genética. Y en Argentina prácticamente desapareció la uva chinche hace muchos años, luego la deliciosa uva moscatel, y el tomate con gusto a tomate. La gente no las encuentra a la venta en los mercados y se contenta con lo que hay.

En la Patagonia existen unas 2300 especies de plantas nativas. Si la regla del 25 % fuera válida, entonces deben de haber unas 575 comestibles. Que yo sepa, no se cultiva ninguna y no tengo información de que se estén realizando ensayos de domesticación. Seguimos basando nuestra agricultura en las 100 especies que, según la FAO, mueven el comercio internacional. Una pérdida. No es difícil de imaginar -aunque más no sea para el sector turístico- la atracción que sería el que en los restaurantes patagónicos se ofrecieran recetas novedosas de algunas plantas locales poco conocidas y con sabores nuevos.

¿MALEZAS SUREÑAS?

Esta aventura comenzó el día en que recibí de México un libro sobre la flora del

Valle Central. Se me ocurrió averiguar qué eran los famosos “quelites” que habíamos disfrutado tanto como delicioso relleno de tacos cuando vivíamos allí. Ahí me enteré que había docenas de especies, casi todas silvestres, caracterizadas por ser verduras de hoja. Una de esas especies resultó ser el quelite cenizo, o sea *Chenopodium album*. Quedé sorprendido pues a *C. album* lo teníamos en la calle, frente a nuestra casa. No sin cierto temor, probé una pequeña porción de una hoja de la planta que, en la Patagonia se conoce como “quingüilla” y en el resto del país como “quínoa blanca”, “bledo blanco” en España, “farinaccio” en Italia, “fat hen” en Gran Bretaña, “dragueline” en Francia, “lamb’s quarter” en los EE.UU y docenas de nombres más en el resto del mundo. Cada dos o tres horas -como se recomienda en los casos en que se desconocen las cualidades de la planta- iba duplicando el tamaño de la porción ingerida durante el día, sin sufrir síntomas sospechosos como podría ser dolor de barriga, gases intestinales, mareos o náuseas. Al final, nos preparamos un taco con Bárbara y lo comimos con fruición. Al día siguiente, ella preparó canelones de quínoa con salsa blanca gratinados al horno. Resultaron deliciosos, al punto que siempre los ofrecemos a nuestros amigos ya que son más gustosos que los canelones comunes de acelga.

Empecé a sospechar que la quínoa blanca, la maleza nº 10 en la lista de las 18 peores *malezas* del mundo hecha por Holm y colaboradores en 1977, no debía ser la única comestible. Con el tiempo, la lista se fue incrementando y, en la actualidad, ya pasan de cien las especies exóticas que pululan en la Patagonia -en su mayoría consideradas “malezas”. Aparte de ellas también están las nativas comestibles, algo más de cien especies, propias de la Patagonia, que no son invasoras y por tanto no son consideradas malezas. La única definición de *maleza* que se dispone es la de cualquier planta que crezca en un lugar que moleste al hombre o que atente contra el éxito de sus cultivos.

No son más tóxicas que las plantas comunes. No son feas ni peligrosas. Sólo están fuera de lugar. En italiano se denominan *infestanti*, en portugués *plantas daninhas o nocivas*, y en francés *mauvaises herbes*. En dos palabras: malas hierbas.

Me influyó el viejo dicho “si no puedes vencerlo, hazte amigo de tu enemigo y sácale provecho”. Y, en verdad, después de treinta años de bregar infructuosamente denunciando las barbaridades que estamos haciendo con la mezcolanza de las biotas mundiales, concluí que desde la Patagonia es imposible detener, o meramente dirigir, la marea de especies introducidas e invasoras. Una idea mejor sería buscar la manera de sacarle algún provecho al asunto. En inglés se dice “if you can't beat them, eat them”, o sea “si no puedes vencerlas, cómetelas”. Otro dicho que podría servir es “lo que no mata, engorda” o, pasando al reino animal, “todo bicho que camina va a parar al asador” como lo asevera Martín Fierro. En otras palabras, sería como un “judo o aikido ecológico”: aprovechar para beneficio propio la fuerza del contrincante.

Por supuesto que el saber aprovechar las malezas no es ninguna novedad. A través de la historia esto ha sucedido con la avena, invasora de los cultivos de trigo. Se hizo tan abundante que era más redituable cosecharla que hacerlo con el mismo trigo. Otras malezas que persistieron hasta la actualidad como invasoras, pero que comenzaron también a cultivarse son: acelga, acedera, lino, girasol, teosinte (que dio origen al maíz) y docenas más. Una de las últimas, rescatada de su denigrante calificación de mala hierba, ha sido la rúcula o roqueta (*Eruca vesicaria*) que ha pasado a ser muy apreciada en restaurantes elegantes.

Vale decir, la línea delimitante entre lo que es *maleza* y *no-maleza* es demasiado fina: pueblos enteros basan su alimentación en la recolección de plantas que son consideradas estorbos por otros. Según relatan Casas y colaboradores (1996), al estudiar comunidades nahua y mixteca, de las 100

especies comestibles registradas en esa región de México, 48 son consideradas malezas en otros lugares. De estas últimas, hay 24 que se consumen por sus hojas, o sea *quelites*. Uno de los más ilustres propulsores del aprovechamiento de las malezas fue Antonio Parmentier (1737-1813). Presentó un informe: “*Investigación sobre los Vegetales Nutritivos que en los Tiempos de Carestía pueden Reemplazar a los Alimentos Ordinarios*”. El escrito fue premiado en 1781 por la Academia de Besanzón en Francia.

LAS PRIMERAS EXPERIENCIAS PATAGÓNICAS

Durante su trabajo de tesis de licenciatura en biología en la Universidad del Comahue, Víctor Arrechea, usó un bastidor que le construí provisto de 10 largas ‘agujas’ de acero, para medir la cobertura vegetal en una estepa ecotonal cercana a Bariloche. El método resultó engorroso ya que insumía mucho tiempo y esfuerzo. Cuando terminó su segundo o tercer laborioso censo, le pedí que repitiera el proceso caminando por los mismos lugares a lo largo de transectas. A cada paso que daba debía registrar si pisaba alguna planta y/o si registraba alguna otra por arriba de la punta de su zapato, donde tenía pintada una marca de color. En este último caso –más difícil– debía hacer la observación de la forma más vertical posible. Para nuestra satisfacción, los resultados finales no mostraron diferencias significativas respecto del método de las agujas. Creí haber inventado una nueva manera de medir cobertura, al que bauticé ‘método PZ’ (punta zapato). Años más tarde me vine a enterar que el método no era nuevo ya que lo habían usado algunos ecólogos con anterioridad. Enésimo registro para la cuenta de “agujeros de mate” descubiertos por mí.

En vista de sus buenos resultados, decidí, entonces, usar el método PZ para evaluar la abundancia de plantas comestibles en áreas urbanas de Bariloche. Elegí tres escenarios:

un terreno baldío, un bosque de ciprés pagagónico del campus universitario y un jardín abandonado. El número de pasos varió entre 224 y 375 y los resultados entre el 15 y 66 % de pisadas tocando alguna planta comestible. En promedio: 43%, o sea que cada 5 pasos que daba, 2 correspondían a una fuente de alimentos distribuidos entre 9 especies nativas y 15 exóticas.

Me interesaron especialmente las plantas **exóticas** ya que, en áreas disturbadas, mostraron ser más variadas y abundantes que las nativas. Con la ayuda de tres becarias, empezamos a evaluar rendimientos, considerando cuántos gramos de peso fresco (promedio) obteníamos por $\frac{1}{4}$ m² y cuánto tiempo tardábamos en colectarlo. La acederrilla (*Rumex acetosella*) nos dio, en promedio, 53 g, el llantén (*Plantago lanceolata*) 79 g; el diente de león (*Taraxacum officinale*) 47 g y la lechuga de minero (*Montia perfoliata*) 276 g, en ocasiones llegando esta última a máximas de casi 1 kilogramo.

Las primeras tres especies son de origen europeo, pero la lechuga de minero proviene del oeste norteamericano y noroeste de México. ¿Cómo llegó a Bariloche? Todo un misterio. La cuestión es que esta especie invade los sotobosques urbanos y periurbanos llegando a cubrir todo el terreno en forma de una espesa carpeta de 20 cm o más de espesor. Aunque sin el picor del berro, se parece bastante a este por ser una planta tierna y jugosa. En $\frac{1}{4}$ m² se puede tener ensalada para varias personas. El rendimiento de la colecta varió entre 200 y 800 g por minuto. El diente de león rindió menos, ya que se perdía más tiempo quitándole la nervadura central a las hojas. Esta planta es comestible, pero más difícil de masticar. También eliminábamos las manchitas de hongos o picaduras de insectos. Promedio: 12 g/minuto. O sea que en 4-5 minutos puede recolectarse la ración de ensalada para una persona. Aún así puede considerarse como rendidora. Los estudios hechos por etnobotánicos en África informan que durante la estación propicia bastan 15-20 minutos de

trabajo para que una madre de familia logre recolectar suficiente alimento silvestre para una comida. Pero el caso de la lechuga de minero sobrepasaba las mejores expectativas de rendimiento, y no sólo servía para ensaladas sino también para sopas, tortillas, tartas, albóndigas y multitud de otras recetas de cocina.

Instalé entonces tres microparcelas en el terreno de mi casa, fuera del jardín prohibido; prohibido para mí, permitido para Bárbara: un convenio entre ambos de instalar jardín en $\frac{1}{3}$ y dejar $\frac{2}{3}$ partes para conservación del bosque nativo en nuestro terreno, en Bariloche. En octubre, noviembre y diciembre las tres microparcelas rindieron sucesivas cosechas, sumadas, de 1008, 656 y 168 gramos, respectivamente. Vale decir que, si bien la producción media (una cosecha en un instante dado) es de 276 g/0.25 m², a lo largo de tres meses y tres cosechas el rendimiento casi se duplicaría. En una estimativa grosera y arriesgada, que supone áreas de abundancia pareja, equivaldría a unas 16 toneladas/hectárea. A mitad del verano, en diciembre, la lechuga de minero va desapareciendo. Se seca y da paso a una segunda oleada de malezas y plantas comunes (no malezas) comestibles. Todo un recurso que obliga a pensar: tanto la lechuga de minero, como otras plantas invasoras, pueden secarse en casa y guardarse para el invierno. Las hemos probado, remojándolas un rato antes de utilizar, con resultados excelentes, en especial para sopas y croquetas.

Cada vez que 'descubríamos' y degustábamos una nueva maleza comestible sentíamos una gran satisfacción. Internamente me surgía un 'albricias' e intensos deseos de difundir la noticia. Aproveché varios asados familiares para preparar de idéntica manera tres cuencos, uno con ensalada de lechuga común, otro con diente de león y el tercero con lechuga de minero. La primera ensalada en desaparecer era la de diente de león, seguida por la de lechuga de minero. La última, indefectiblemente, era la lechuga comprada en verdulería. De lejos, el diente

de león es la más apetitosa de todas y la más nutritiva: le gana a la lechuga 3,2 veces en proteínas, 5,5 veces en grasas, 4,4 veces en carbohidratos, 4,8 veces en calcio, 5 veces en fósforo, 4,1 veces en hierro, 6,3 veces en tiamina (vitamina B1), 12,2 veces en vitamina A, etc. según análisis realizados en los EE.UU.

OFERTA ALIMENTARIA EN LAS CALLES DE BARILOCHE

Con el grupo de trabajo del Laboratorio Ecotono pasamos entonces a evaluar cuántos kilos de comida existen en zonas urbanas y periurbanas. Elegimos hacerlo mediante marcos de madera de 50 x 50 cm (medidas interiores) en calles urbanas, rutas provinciales, campos, terrenos baldíos, jardines y huertas. Poníamos ese marco sobre la vegetación y, con cuidado, íbamos recolectando sólo las partes comestibles aéreas, esto es, las partes tiernas (hojas, brotes, tallos, flores o frutos) descartando las duras –inmasticables – o las atacadas por mohos o insectos. Normalmente caían en la muestra hasta 5 especies comestibles que guardábamos en bolsitas de polietileno. En el laboratorio obteníamos los pesos frescos y secos por muestra y por especies. En el ínterin, me tocó en suerte viajar a México donde convencí a dos ex-colaboradores de integrarse al proyecto. Logramos, así, evaluar la oferta alimentaria en dos extremos de la región neotropical, uno correspondiente a una zona templada a templado-fría (Bariloche) y el otro a una tropical a subtropical (Coatepec), en México. En Bariloche, el promedio mínimo (287 kg/ha) lo obtuvimos en una estepa ecotonal cercana al aeropuerto. Las rutas dieron 1008 kg/ha, los lotes urbanos 1254 kg/ha, las calles urbanas 1326 y la media máxima en las huertas con 2939 kg/ha. O sea que, en algunos casos, hasta se podría duplicar el rendimiento de las huertas si en lugar de arrancar y desechar las malezas comestibles, se aprovecharan. Un lote suburbano llegó a

tener 7 toneladas/ha. El promedio general, para toda la ciudad de Bariloche fue de 1,3 toneladas por hectárea. En Coatepec fue de 2,1 ton/ha, o sea una mayor abundancia, mayor diversidad de especies comestibles y una oferta alimentaria más prolongada a lo largo del año. Bariloche sufre la desventaja de un invierno relativamente riguroso donde se verifica una fuerte disminución de la vegetación herbácea. Las medidas anteriores corresponden sólo a las partes aéreas. En Bariloche no nos pusimos a evaluar las partes subterráneas (raíces, rizomas, bulbos, tubérculos) dejándolo para cuando dispusiéramos de algún subsidio... que nunca logramos.

Fue sorprendente -por lo menos para mí- el rechazo general a todos y cada uno de los proyectos que presenté a distintas instituciones. La propuesta ha sido divulgar los conocimientos que íbamos adquiriendo mediante manuales ilustrados, análisis bioquímicos o bromatológicos de las plantas silvestres comestibles, campañas de entrenamiento entre docentes y otros multiplicadores, averiguar e en qué países de Latinoamérica abundan las *malezas-buenezas*, etc. De muy buena manera y “con los mejores deseos de que nuestro interesante proyecto sea avalado por alguna otra institución”, esquivaron el bulto las Fundaciones Banco Boston, Fortabat de Lacroze, Biosfera, Kelllogg, James Bond, Compton, Adenauer, Coca Cola, Ford, Inter-American Conservation, *Food & Health*, Jennifer Altman, Levinson, Rockefeller y Tides, así como *GTZ*, *World Resources Institute*, AID, OEA, FAO, Resources for the Future, Oficina Panamericana de la Salud, Comisión Unión Europea, Greenpeace, Banco Mundial, *International Food Policy Research Institute*, UNICEF, CONICET, SECYT... en total, unas 130 instituciones.

Más adelante menciono un caso similar al nuestro, en Alemania, que induce a pensar que el tema puede aparentar sospechoso, por no decir vergonzoso, para algunos funcionarios. Si no fuera por la Universidad del Comahue, Fundación Antorchas y Funda-

ción Normatil, que creyeron en nosotros, que confiaron en que nuestra propuesta no era producto de un delirio imaginativo, nada hubiéramos podido avanzar en esa línea de trabajo. *National Geographic* nos apoyó para visitar comunidades mapuches y huilliches, de un lado y otro de la Cordillera, para recuperar algo del saber milenario de los indígenas. La Municipalidad de Bariloche dio su consentimiento para imprimir 2000 manuales (*Exóticas Comestibles I*) para su distribución, casa por casa, en barrios carenciados y en escuelas públicas. Desde donde se los mire, ediciones de 1000 a 4000 ejemplares no alcanzan para inducir un cambio en las costumbres inveteradas de la gente que cree que lo único bueno y sano es lo que ofrecen los supermercados. El Instituto Nacional de Tecnología Agropecuaria (INTA) editó otros mil ejemplares para difundir en otras provincias. En Julio de 2003 salió de imprenta el cuarto manual, tamaño de bolsillo, como para llevar de campamento o para caminatas. En estos cinco años alcanzamos a ilustrar y describir 65 especies nativas de la Patagonia y 51 exóticas. Podríamos haber abarcado el doble o triple. El primer manual salió gracias al desinteresado trabajo de Eduardo H. Sanz, quien realizó las ilustraciones en forma gratuita, pero tardé en conseguir que se le reconociera su labor para los siguientes manuales. Demasiado lento, demasiadas trabas, en buena parte porque no he sabido hacer *lobby* y por tener poco poder de convicción. Para mí era claro, clarísimo: hay comida a razón de una tonelada por hectárea en el noroeste patagónico; si alguien se queja de que está pasando hambre es porque es un impedido, un tonto, un haragán o un ignorante. En los dos primeros casos la solución es ayudarlo. Para la haraganería no hay solución, pero la ignorancia se contrarresta con la educación. Y a esto último, hemos intentado dedicarnos.

En Europa aún persiste la tradición de salir a recolectar plantas silvestres comestibles, ya sea por necesidad, durante las guerras o en épocas de crisis, o por el mero placer de

hacerlo en épocas normales, de modo que hay gente conocedora de hongos y plantas, y saben cómo aprovecharlas. En Asia, Australia y algunos países del Nuevo Mundo, en especial en México, la tradición no se ha perdido. Menos aún, en África donde esas plantas constituyen una parte muy importante de la dieta familiar, pero en el cono sur de Sudamérica el hábito de recolección, prácticamente, se perdió, si es que alguna vez lo tuvieron los conquistadores, colonizadores y criollos. Los indígenas lo practicaban hasta, quizás, la proliferación del ganado doméstico y cimarrón desde el siglo XVII. En buena parte de la región se hicieron más carnívoros que vegetarianos. De por sí, es muy significativo que las culturas indígenas del sur de Sudamérica parecen ser poco propensas a utilizar las verduras silvestres de hojas en sus dietas, a diferencia de las culturas africanas. Mientras que en África hay más de setenta especies de árboles con hojas comestibles, hay menos de un puñado en Sudamérica. ¿Será porque en sus relaciones con la naturaleza el hombre ha tenido cientos de miles de años para probar fuentes alimentarias en África, mientras que en Sudamérica dispuso "sólo" de unos pocos milenios? En otras palabras, los africanos serían más sabios, mejores conocedores de la naturaleza que los americanos, salvo honrosas excepciones como, por ejemplo, los tzeltales de México, por lo menos en cuanto a plantas silvestres de hojas comestibles.

La carnivoría pura, o casi pura, es entendible en los casos de pueblos del norte eurasiático y norteamericano, así como en el sur de Sudamérica donde el riguroso clima aconseja la ingestión de mayores cantidades de proteínas y grasas. Pero no deja de ser sorprendente que en el trópico de Sudamérica —a diferencia de lo que ocurre en Centroamérica y otras regiones cálidas del mundo— la gente consuma escasas verduras de hoja.

En un artículo muy revelador sobre la situación actual en El Salvador publicado en el año 1995 en *National Geographic* se hace

referencia al descubrimiento de una aldea sepultada por una erupción volcánica ocurrida hace 1400 años. “Partieron a las corridas con la erupción. Cenizas calientes cubrieron lo que abandonaron, incluyendo alimentos, semillas y platos con comidas preparadas. La variedad de alimentos es sorprendente. No nos imaginábamos la buena vida que tenía la gente común.”

En la página siguiente, por contraste, aparece la foto de un niño de 13 años, en el mismo país, cargando a su hermanita de un año, dentro de un basurero, comiendo una naranja podrida entre medio de toneladas de plásticos y todo tipo de desechos.

¿CUÁNTAS ESPECIES DE PLANTAS COMEMOS Y CUÁNTAS EXISTEN?

Esas preguntas me rondaron por la cabeza durante varios años. Mis únicas fuentes de información eran L.R. Parodi & M.J. Dimitri (1972) *Enciclopedia Argentina de Agricultura y Jardinería*, donde Bárbara contabilizó unas 350 especies, y *The Oxford Book of Food Plants* (B.E. Nicholson y colaboradores, 1969) que compré en Foyle’s, una librería espectacular de Londres que causó mi asombro e infinita desesperación por no tener el dinero que hubiera necesitado. En este último libro conté 389 especies, las más comunes y en su mayor parte cultivadas. Tiempo después, y por casualidad, echando una mirada sobre la mesa de novedades recibidas en la biblioteca del Instituto de Botánica Darwinion en San Isidro, Buenos Aires, descubrí la obra más atractiva que jamás hubiera podido imaginar: *Plants for Human Consumption* de G. Kunkel publicada en 1984. En esta “biblia” de plantas comestibles se encuentran catalogadas nada menos que 12.560 especies. Allí se incluyen también las poco comestibles y las que se usan sólo en casos de fuerza mayor, durante momentos de crisis, como épocas de sequía, de intensos fríos, de hambrunas o durante conflagraciones.

Es curioso que en su prefacio Kunkel se queja de que “*El presente trabajo podría haber sido más completo*”... “*aunque el tema fue considerado muy impresionante por la UNESCO, FAO, el Banco Mundial, la Deutsche Forschungsgemeinschaft y otras instituciones, nunca se me concedió subsidio alguno para viajar y poder revisar otras bibliotecas*”. Es sugestivo que en numerosos casos de géneros prolíficos en especies, Kunkel anota “*En el presente género existen varios centenares de especies, entre las cuales, probablemente, existen otras comestibles que habrá que explorar.*”

Con menos esfuerzo que el realizado por Kunkel, comenzamos con Bárbara a fichar especies comestibles que nos llegaban en la bibliografía que recibíamos en forma esporádica. Incrementamos la lista de Kunkel en unas 3.000 especies adicionales. O sea que con Kunkel y “Extra-Kunkel”, ya hemos pasado de las 16.000 especies alimentarias, y la lista no deja de crecer. ¿Cuántas nos quedarán por conocer?

En una primera estimativa, basada en datos bibliográficos, llegué a la conclusión que alrededor del 10 % de la flora, en cualquier lugar del mundo, consistiría en especies comestibles. Si uno viaja por un desierto, donde hay pocas especies de plantas, el 10 % de ellas podría comerse, y entonces el número sería limitado. Pero si el viaje se realiza por una selva tropical, ese mismo porcentaje equivaldría a un elevado número de especies comestibles. Existen unas 270.000 especies de plantas registradas a nivel mundial, vale decir, que deben existir alrededor de 27.000 – el diez por ciento – que son alimentarias. La cifra coincidía con las estimaciones de otros autores, entre ellos, E.O. Wilson de la Universidad de Harvard, conocido por su libro sobre biodiversidad. El problema era que en ninguno de los casos que conocía había indicación acerca de cómo habían hecho los cálculos, sobre la base de qué información o hipótesis.

Con Bárbara teníamos una base de datos impresionante, así que nos decidimos a verificar qué ocurre en el caso de una flora

bien estudiada, como la de Gran Bretaña. Especie por especie, fuimos cotejando la lista de Kunkel & Extra-Kunkel con la flora nativa británica: de un total de 1503 especies consideradas (descartamos las subespecies e híbridos), el 23 % resultó comestible.

Repetimos el procedimiento con la flora de un pueblo de recolectores-agricultores de Papúa Nueva Guinea. La cultura simbu fue estudiada durante 20 años por el un etnobotánico Sterly y, en tres volúmenes, reportó un prolijo y detallado informe sobre los usos que dan a 1082 especies de plantas vasculares. Un hecho desconcertante fue que los nativos se alimentan de 198 especies nativas, pero no consumen otras 80 que –según nuestros registros– son utilizadas por otros pueblos en la India y sudeste asiático. En algunos casos, se trata de plantas ligadas a algún tabú, pero en otros casos, en apariencia, se trata de simple y pura ignorancia: un pueblo de sabios, conocedores de la naturaleza resultó ser 29 % ignorante de los usos de sus plantas indígenas. De las foráneas, cultivadas o silvestres, ignoraban el 43 % de sus usos alimentarios. El girasol, por ejemplo, no lo usaban por sus semillas oleaginosas sino como ornamental en sus jardines. Así las cosas, en el área estudiada de Nueva Guinea, el 26 % de la flora nativa es comestible para el ser humano.

La tercera constatación de que parece existir una cierta constancia en la proporción de comestibles nos vino de dos investigadores de la Universidad de Georgia (EE.UU.), Eileen O'Brien y Charles Peters, que estudiaron la flora arbórea y arbustiva del cono sur de África. Sobre la base de una grilla de 130 celdas cubriendo los territorios de Namibia, Botswana, sur de Mozambique, Zimbabwe y Sud África, estudiaron la distribución de 1372 especies. De éstas, 383 eran comestibles para el ser humano (algunas compartidas con otros mamíferos), de las cuales 301 correspondían a frutas y 82 a no frutas, o sea hojas, raíces, etc. En síntesis, el 28 % de la

flora leñosa de África del Sur es comestible.

Tres estimativas, en tres climas y regiones biogeográficas distintas, dieron resultados parecidos: la cuarta parte de las respectivas floras son comestibles. Si esa proporción fuera válida a nivel mundial, eso significaría que disponemos de unas 67.000 especies comestibles. Cultivamos, comemos y comerciamos unas cien, o sea menos del 0,2 % de ese vastísimo recurso genético.

Pero ahí no termina el asunto. Es probable que ese 25 % se reduzca en el recuento final, ya que existe un número de especies cosmopolitas o semic cosmopolitas compartidas entre dos o más regiones. Eso reducirá la contabilidad. Pero, por otro lado, el mismo Edward Wilson, en un artículo de *Nature* del 28 de julio 1994, reconoce que en los últimos 250 años debemos haber descubierto y descrito sólo el 10 % de las especies de micro y macroorganismos. O sea que las comestibles deberían ser muchas más de las que habíamos imaginado, ya que aún seguimos descubriendo nuevas especies. Habida cuenta de ello, debemos reconocer que lo que nos queda por descubrir e inventar en materia gastronómica es fenomenal, comparado con lo que hemos degustado y acumulado en infinitud de recetas culinarias haciendo uso de nuestras paupérrimas cien especies.

De esas sesenta y tantas mil especies mundiales, es probable que en una importante proporción no sean mayormente rendidoras y, menos aún, interesantes como para incluir en nuestros libros de cocina. Algunas se han utilizado como último recurso, en época de hambruna. Otras requieren una difícil recolección o engorrosa preparación. Algunas tienen exigencias climáticas acotadas y extremas, otras viven en lugares remotos e inaccesibles. De todas maneras, nos queda mucho por explorar, mucho por aprender. Estamos en la infancia de nuestros descubrimientos sobre las posibilidades casi infinitas que nos ofrece la naturaleza.

REFERENCIAS

- Casas, A., Vázquez, M., Viveros, J.L. & Caballero, J. 1966. Plant management among the Nahua and the Mixtec in the Balsas River Basin, Mexico: an ethnobotanical approach to the study of plant domestication. *Human Ecology* 24 (4): 155-178.
- Holm, L.G., Plucknett, D.L., Pancho, J.V. & Herberger, J.P. 1977. *The World's Worst Weeds* University of Hawaii, Honolulu, 609 pp.
- Rapoport, E.H. 1975. *Areografía: Estrategias geográficas de las especies*. Fondo de Cultura Económica, México, D.F. 214 p.
- Rapoport, E.H. y B. Drausal. 1979. Tácticas y estrategias r, K y "S.O.S.", pp. 111-128. En: Rabinovich, J.E. y G. Halffter (eds.), *Tópicos Selectos de Ecología Contemporánea*, Fondo de Cultura Económica, México.
- Sterly, J. 1997. *Simbu Plant Lore*, Dietrich Reimer Verlag Berlin, 3 vols.

GLOSARIO

Entre paréntesis se indica el número de capítulo en que se emplean los términos de este glosario.

Abanico aluvial (2): forma del terreno típicamente cónica que se produce cuando una corriente de agua que fluye rápidamente entra en una zona más plana y su velocidad disminuye, extendiéndose su cauce en abanico. En general se encuentran a la salida de un cañón hacia una llanura.

Adaptaciones (2, 3, 4): rasgo morfológico, fisiológico, de desarrollo o comportamental que posee base genética y que ha sido ajustado a lo largo de generaciones a través del mecanismo de selección natural y que maximiza la supervivencia y aptitud de un organismo en un determinado ambiente.

Anillos de crecimiento (2): estructuras radiales concéntricas de tallos y ramas de especies vegetales leñosas formadas por vasos de diferente densidad y tamaño que se van agregando bajo la corteza a medida que el organismo crece. Durante la estación favorable (cálida y/o húmeda) se forma el leño temprano los vasos poco densos y durante la estación desfavorable (fría/seca) se forma el leño tardío de vasos densos y paredes gruesas que se percibe como una línea o anillo. Los anillos de zonas templadas normalmente son anuales lo que permite reconstruir climas pasados y disturbios que sufrieron las plantas.

Antera (5): parte terminal de estambre de una flor encargada de la producción y el almacenamiento del polen.

Banco de semillas (2): conjunto de semillas viables presentes en el suelo.

Clausura (4): área cercada que impiden el acceso de animales, por ejemplo ganado vacuno.

Coevolución (5): cambio evolutivo que se observa en pares de especies interactuantes y que es consecuencia de la presión de selección (ver **presión de selección**) que ejerce una especie sobre la otra.

Compensación (4): grado de recuperación de las plantas ante los daños ocasionados por la herbivoría. Se habla de *sobrecompensación* cuando las plantas aumentan su desempeño luego de los daños, *subcompensación* cuando lo disminuyen y *compensación exacta* cuando su desempeño no varía con el daño.

Corriente Circumpolar Antártica (1): corriente marina fría que fluye de oeste a este alrededor de la Antártida característica dominante de la circulación del océano Antártico. Esta corriente se formó cuando la Antártida y Sudamérica se separaron para formar el Paso de Drake hace unos 34-30 Ma. En este momento la Antártida quedó aislada de las aguas más cálidas y se produjo un enfriamiento general del Hemisferio Sur, en particular del Cono Sur y la Antártida.

Defensas físicas (4, 10): estructuras de las plantas, como espinas o pelos, que previenen o disminuyen la herbivoría.

Defensas químicas (4): sustancias químicas presentes en los tejidos vegetales, como taninos y alcaloides, que resultan tóxicas o de sabor desagradable para los consumidores. También se los llama *compuestos secundarios* ya que, a diferencia de los compuestos primarios, no se asocian directamente con el crecimiento, desarrollo y reproducción de las plantas.

Deglaciación (2): proceso o época de derretimiento de glaciares en respuesta a condiciones de calentamiento.

Disturbio (2, 5, 6, 7, 8): evento que al producir la muerte de individuos, o el consumo de biomasa de partes de individuos, libera recursos (por ejemplo luz, nutrientes o espacio) que pueden ser redistribuidos y acaparados por otros individuos y/o especies de la comunidad.

Diversidad bio-cultural (9): variabilidad de todos los organismos vivos, incluyendo al ser humano y sus diferentes expresiones culturales.

Dosel (2): estrato de las copas de los árboles donde hay máxima densidad de hojas.

Ecorregiones (8): territorio geográficamente definido en el que dominan determinadas condiciones geomorfológicas y climáticas relativamente uniformes o recurrentes, caracterizado por una fisonomía vegetal de comunidades naturales y semi-naturales que comparten un grupo considerable de especies dominantes, una dinámica y condiciones ecológicas generales y cuyas interacciones son indispensables para su persistencia a largo plazo.

Ecotono (1, 2, 4, 6, 7, 8): es la zona de transición entre dos o más comunidades ecológicas distintas. Generalmente, en el ecotono viven especies propias de ambas comunidades, pero también pueden encontrarse organismos particulares.

El Niño Oscilación Sur (ENOS) (2): fenómeno de interacción oceánico-atmosférico erráticamente cíclico que se da en el océano Pacífico tropical. El mismo consiste de un patrón de extremos opuestos y fluctuantes a escala supra-anual (ciclos de 3-5 años) de temperatura de mar y presiones atmosféricas entre el Pacífico oriental (costa sudamericana) y el Pacífico occidental (SE asiático) produciendo marcadas anomalías climáticas e impactos en los ecosistemas a escala global.

Endémica (5, 8): que es propia y exclusiva de determinadas localidades y regiones.

Endogamia (2, 7): reproducción de organismos emparentados.

ENOS (2): ver **El Niño Oscilación Sur**

Era Cenozoica (1): era geológica que se inició hace unos 65 millones de años y que se extiende hasta la actualidad. Su nombre procede del idioma griego y significa "vida nueva"; también se le llama la era de los mamíferos, ya que después de la extinción de los dinosaurios a finales del Mesozoico, los mamíferos sufrieron una extraordinaria radiación evolutiva y pasaron a ser la fauna característica.

Estigma (5): órgano floral que recibe el polen durante la polinización.

Evolución convergente (1): evolución independiente de un mismo atributo físico en organismos no emparentados a partir de estruc-

turas ancestrales distintas, puede ser el resultado de la adaptación a ambientes similares. Así, las alas se desarrollaron independientemente en murciélagos, aves, insectos y pterosaurios.

Éxito reproductivo (5): es el número de descendientes fértiles producidos por un individuo.

Exótico (2, 5, 7, 8): ver **no nativo**.

Falla geológica (2): discontinuidad de la corteza terrestre a lo largo de la cual ha habido movimiento de uno de los lados respecto del otro. Las fallas se forman por fuerzas tectónicas actuantes en la corteza, son procesos geológicos fundamentales en la formación de montañas y se encuentran asociadas o forman límites entre placas tectónicas.

Generalista (6): organismo que puede vivir en muchos sitios distintos, ingerir gran variedad de alimentos o tolerar una amplia banda de condiciones climáticas.

Gremio (2, 4, 6): grupo de especies que utiliza un recurso de forma similar.

Hemiparásita (6): planta parásita que tiene clorofila, por lo que lleva a cabo la fotosíntesis, pero que obtiene algunos nutrientes de su hospedador.

Introducida (7, 8): ver **no nativo**.

Invasora (5, 7, 8): especie que se reproduce en abundancia, por lo que tienen el potencial de dispersarse a tasas altas.

Marcadores genéticos (1): regiones del ADN que pueden utilizarse para analizar diferencias genéticas entre poblaciones, especies o mayores niveles taxonómicos.

Meristema (2): tejido de multiplicación celular en vegetales.

Neotropical (1): región biogeográfica que abarca el continente americano al sur del trópico de Cáncer.

Nicho (1, 2): estrategia de supervivencia utilizada por una especie que incluye la forma de alimentarse, de competir con otras, de cazar y de evitar ser comida. En otras palabras, es la función, "profesión" u "oficio" que cumple una especie animal o vegetal dentro del ecosistema.

No nativa (7): especie cuya presencia en un lugar se debe a su introducción intencional o accidental como resultado de la acción del hombre.

Palatable (4, 5, 7): que es consumida por herbívoros.

Parasitoide (6): organismo que, como parte de su ciclo de vida, deposita un huevo en, o cerca, de su hospedador donde luego las larvas viven como parásitos. En general ambos organismos son insectos. Se diferencia de un parásito en que al final de su ciclo larval el hospedador muere, y en que en su estadio adulto es un animal de vida libre. Los parasitoides se utilizan como agentes de control biológico de insectos plaga.

Pastoreo (4): consumo de pastos y hierbas, generalmente asociado a mamíferos.

Presión de selección (5) cualquier factor ambiental o biológico que determine que individuos de una población con ciertas características dejen un mayor número de descendientes. La *selección natural* ocurre cuando estas características son heredables y, en consecuencia, son más frecuentes en la nueva generación que es considerada más adaptada que la generación que le dio origen.

Reclutamiento (6): adición de nuevos individuos a una población mediante la reproducción.

Régimen de disturbio (2, 8): recurrencia en espacio y tiempo de alteraciones que influirán en la composición y configuración de un determinado paisaje de acuerdo a la frecuencia con que se presenten (número de eventos por unidad de tiempo).

Rehabilitación (8): proceso que enfatiza la reparación de los procesos, la productividad y los servicios de un ecosistema, no intenta (como sí lo hace la restauración) el restablecimiento de la integridad biótica preexistente en términos de composición de especies y estructura de la comunidad.

Resiliencia (2, 8): capacidad de un ecosistema de absorber perturbaciones sin alterar sus características estructurales o funcionales y retornar a las condiciones previas al disturbio.

Restauración ecológica (7, 8): actividad deliberada que inicia o acelera la recuperación de un ecosistema que se ha degradado, dañado, transformado o quedado totalmente destruido como resultado directo o indirecto de las actividades del hombre.

Rodal (7): conjunto de árboles que ocupan un espacio común y se hallan sujetos a similares condiciones bióticas y abióticas. Es un término ampliamente utilizado en los estudios de bosques.

Renoval (6, 7): árbol joven. Es un término empleado en silvicultura y ecología forestal.

Último máximo glacial (UMG) (1): periodo de la historia climática de la Tierra, entre los 26.500 y los 19.000-20.000 años, en el que las capas de hielo estaban en su máxima extensión, indicando así el pico de la última glaciación. Durante esa época mantos de hielo continuo cubrían latitudes medias y altas de América del Norte, el norte de Europa y Asia y áreas cordilleranas en continentes del Hemisferio Sur.

UMG: ver **Último Máximo Glacial (1)**.

Variabilidad genética (1, 5): distintas variantes genéticas que puede presentar una población.

Vicarianza (1): proceso por el cual las poblaciones se diferencian unas de otras debido al efecto de barreras geográficas.

Xerófilo (2): rasgos adaptativos de organismos relacionados a las condiciones de falta de agua.

Xilófago (6): que come madera.

Zoonosis (6): es cualquier enfermedad que puede transmitirse de animales a seres humanos.

LISTA BIBLIOGRÁFICA DE RESPALDO

- Acosta MC & AC Premoli. 2010. Evidence of chloroplast capture in South American *Nothofagus* (subgenus *Nothofagus*, Nothofagaceae). *Molecular Phylogenetics and Evolution* 54: 235-242.
- Aizen MA & AE Rovere. 2010. Reproductive interactions mediated by flowering overlap in a temperate hummingbird-plant assemblage. *Oikos* 119: 696-706.
- Aizen MA & C Ezcurra. 1998. High incidence of plant-animal mutualisms in the temperate forest of southern South America, biogeographical origin and present ecological significance. *Ecología Austral* 8: 217-236.
- Aizen MA & C Ezcurra. 2008. Do leaf margins of the flora of the temperate forest of southern South America reflect a warmer past? *Global Ecology and Biogeography* 17: 164-174.
- Aizen MA & DP Vázquez. 2006. Flowering phenologies of hummingbird plants from the temperate forest of southern South America: Is there evidence of competitive displacement? *Ecography* 29: 357-366.
- Aizen MA, CL Morales & JM Morales. 2008. Invasive mutualists erode native pollination webs. *PLoS Biology* 6(2): 396-403.
- Aizen MA, DP Vázquez & C Smith-Ramírez. 2002. Historia natural y conservación de los mutualismos planta-animal del bosque templado de Sudamérica austral. *Revista Chilena de Historia Natural* 75(1): 79-97.
- Allen CD, AK Macalady, H Chenchouni, D Bachelet, N McDowell, M Vennetier, T Kitzberger, A Rigling, DD Breshears, EH Hogg, P Gonzalez, R Fensham, Z Zhang, J Castro, N Demidova, J Lim, G Allard, SW Running, A Semerci & N Cobb. 2010. A global overview of drought and heat-induced tree mortality reveals emerging climate change risks for forests. *Forest Ecology and Management* 259: 660-684.
- Amico GC & MA Aizen. 2000. Mistletoe seed dispersal by a marsupial. *Nature* 408: 929-930.
- Barrios-García MN, MA Relva & T Kitzberger. 2012. Patterns of use and damage by exotic deer on native plant communities in northwestern Patagonia. *European Journal of Wildlife Research* 58(1): 137-146.
- Basil G, MJ Mazzarino, L Roselli & F Letourneau. 2009. Efecto del compost de biosólidos en la producción de plantines de *Austrocedrus chilensis* (Ciprés de la cordillera). *Ciencia del Suelo (Argentina)* 27(1): 49-55.
- Beaudoin F & V Ojeda. 2011. Nesting of Rufous-legged owls in evergreen *Nothofagus* forests. *Journal of Raptor Research* 45: 272-274.
- Blackhall M, E Raffaele & TT Veblen. 2008. Cattle affect early post-fire regeneration in a *Nothofagus dombeyi* - *Austrocedrus chilensis* mixed forest in northern Patagonia, Argentina. *Biological Conservation* 141: 2251-2261.
- Caccia FD, EJ Chaneton & T Kitzberger. 2006. Trophic and non-trophic pathways mediate apparent competition through post-dispersal seed predation in a Patagonian mixed forest. *Oikos* 113: 469-480.
- Cardoso MB & AH Ladio. 2012. Forestación peridoméstica en Patagonia y conocimiento ecológico tradicional: un estudio de caso. *Sitientibus Série Ciências Biológicas* 11(2): 321-327.
- Cavallero L, E Raffaele & MA Aizen. 2013. Birds as mediators of passive restoration during early post-fire recovery. *Biological Conservation* 158: 342-350.
- Cerda NV. 2011. Efectos de la presión ganadera sobre la germinación de especies nativas del Monte. Implementación del basurero de hormigas como fertilizante natural. Tesis de Licenciatura, Universidad Nacional del Comahue, Argentina.
- Cerda NV, M Tadey, AG Farji-Brener & MC Navarro. 2012. Effects of leaf-cutting ant refuse on native plant performance under two levels of grazing intensity in the Monte Desert of Argentina. *Applied Vegetation Science* 15: 479-487.
- Chalcoff VR, MA Aizen & C Ezcurra. 2011. Erosion of a pollination mutualism along an environmental gradient in a south Andean treelet, *Embothrium coccineum* (Proteaceae). *Oikos* 121(3): 471-480.
- Chalcoff VR, MA Aizen & L Galetto. 2006. Nectar concentration and composition of 26 species from de temperate forest of South America. *Annals of Botany* 97(3): 413-421.
- Chalcoff VR, MA Aizen & L Galetto. 2008. Sugar preferences in the Green-Backed Firecrown Hummingbird, *Sephanoides sephanioides* (Trochilidae): a field experiment. *The Auk* 125: 60-66.
- Chazarreta ML, V Ojeda & A Trejo. 2011. Division of labour in parental care in the Magellanic Woodpecker *Campophilus magellanicus*. *Journal of Ornithology* 152: 231-242.
- Corley J & P Sackmann. 2005. *Vespula germanica* - La avispa chaqueta amarilla. En Salomón O (Ed.): *Artrópodos de interés médico en Argentina*. Pp: 101-106. Fundación Mundo Sano, Buenos Aires, Argentina.

- Corley J, P Sackmann, V Rusch, J Bettinelli & J Paritsis. 2006. Effects of pine silviculture on the ant assemblages (Hymenoptera: Formicidae) of the Patagonian steppe. *Forest Ecology and Management* 222: 162-166.
- Cornelius CK, N Cockle, I Politi, L Berkunsky, L Sandoval, V Ojeda, L Rivera, M Hunter Jr. & K Martin. 2008. Cavity-nesting birds in Neotropical forests: cavities as a potentially limiting resource. *Ornitología Neotropical* 10(Suppl.): 253-268.
- D'Adamo P & M Lozada. 2009. Flexible foraging behavior in the invasive social wasp *Vespula germanica* (Hymenoptera: Vespidae). *Annals of the Entomological Society of America* 102(6): 1109-1115.
- Damascos M & L Ghermandi. 2007. Morfología de los rebrotes del arbusto nativo *Mulinum spinosum* en sectores quemados y testigo de pastizales del NO de la Patagonia. *Ecología Austral* 17(1): 143-150.
- Damascos M, L Ghermandi & AH Ladio. 1999. About the persistence of the native species of a patagonian *Austrocedrus chilensis* forest in Bariloche, Argentine. *International Journal of Ecology and Environmental Sciences* 25(1): 21-35.
- Damascos MA & G Gallopin. 1992. Ecología de un arbusto introducido (*Rosa eglanteria* L. = *Rosa rubiginosa* L.). Riesgo de invasión y efectos en las comunidades vegetales de la región andino-patagónica de Argentina. *Revista Chilena de Historia Natural* 65: 395-407.
- de Torres Curth MI, C Biscayart, L Ghermandi & G Pfister (2012) Wildland–urban interface fires and socioeconomic conditions: a case study of a Northwestern Patagonia city. *Environmental Management* 49(4): 876-891.
- de Torres Curth MI, L Ghermandi & G Pfister. 2008. Los incendios en la Patagonia noroccidental. *Ecología Austral* 18: 153-167.
- de Torres Curth MI, L Ghermandi & C Biscayart. 2012. Are *Fabiana imbricata* shrublands advancing over northwestern patagonian grasslands? A population dynamics study involving fire and precipitation. *Journal of Arid Environments* 83: 78-85.
- Díaz S & S Peris. 2011. Consumption of larvae by the austral parakeet (*Enicognathus ferrugineus*). *Wilson Journal of Ornithology* 123: 168-171.
- Díaz S & T Kitzberger. 2006. High *Nothofagus* flower consumption and pollen digestion in the southern South American austral parakeet (*Enicognathus ferrugineus*). *Austral Ecology* 31: 759-766.
- Díaz S & V Ojeda. 2008. Cachañas, the Austral Conure of Patagonia. *PsittaScene (World Parrot Trust)* 20: 11-13.
- Dondo M, MI de Torres Curth & LA Garibaldi. 2013. Socioeconomic influence on wildland - urban interface fires in Patagonia. *Urban Planning* 110: 64– 73.
- Donoso C, A Lara, A Premoli & CP Souto. 2006. *Fitzroya cupressoides*. En Donoso C & R Ipinza (Eds.): *Autoecología de las especies arbóreas de los bosques templados de Chile y Argentina*. Pp.: 68-101. Editorial Universitaria, Santiago de Chile.
- Eyssartier C, AH Ladio & M Lozada. 2008. Cultural transmission of traditional knowledge in two populations of North-western Patagonia. *Journal of Ethnobiology and Ethnomedicine* 4(25): 1-8.
- Ezcurra C & C Brion. 2005. *Plantas del Nahuel Huapi. Catálogo de la Flora Vasculare del Parque Nacional Nahuel Huapi, Argentina*. Universidad Nacional del Comahue, Red Latinoamericana de Botánica. 70 pp.
- Ezcurra C & R Vidal-Russell. 2007. North and south dispersals and climatic change in the biogeographic history of Chuquiraga (*Asteraceae, Barnadesioideae*) in the Andes. (Resumen VII Reunión Argentina de Cladística y Biogeografía, San Isidro). *Darwiniana* 45 (supl.): 80-82.
- Ezcurra C, A Ruggiero & JV Crisci. 1997. Phylogeny of *Chuquiraga* sect. *Acanthophyllae* (*Asteraceae*) and the evolution of its leaf morphology in relation to climate. *Systematical Botany* 22(1): 1-13.
- Ezcurra C, N Bacalá & P Wardle. 2008. Floristic relationships among plant communities of the southern Andes and New Zealand: similarities and biogeographic implications. *Annals of Botany* 101(9): 1401-1412.
- Ezcurra C. 2002. Phylogeny, morphology and biogeography of *Chuquiraga*, an Andean-Patagonian genus of *Asteraceae-Barnadesioideae*. En Young KR, C Ulloa Ulloa, JL Luteyn & S Knapp (Eds.): *Plant evolution and endemism in Andean South America*. *Botanical Review* 68(1): 153-170.
- Farji-Brener AG & M Tadey. 2009. Contributions of leaf-cutting ants to soil fertility: causes and consequences. En Lucero DP and JE Boggs (Eds.): *Soil Fertility*. Pp.: 81-91. Nova Science Publishers, EEUU.
- Farji-Brener AG & L Ghermandi. 2008. Leaf-cutting ant nests near roads increase fitness of exotic plant species in natural protected areas. *Proceedings of the Royal Society - Series B* 275: 1431-1440.
- Farji-Brener AG, E Gianoli & MA Molina-Montenegro. 2009. Small-scale disturbances spread along trophic chains: Leaf-cutting ant nests, plants, aphids, and tending ants. *Ecological Research* 24: 139-145.
- Franzese J & L Ghermandi. 2011. Seed longevity and fire: germination responses of an exotic perennial herb in NW Patagonia grasslands (Argentina). *Plant Biology* 13: 865-871.

- Franzese J, L Ghermandi & D Bran. 2009. Postfire shrub recruitment in a semi-arid grassland: the role of microsites. *Journal of Vegetation Science* 20: 251-259.
- Garibaldi LA, T Kitzberger & A Ruggiero. 2011. Latitudinal decrease in folivory within *Nothofagus pumilio* forests: dual effect of climate on insect density and leaf traits? *Global Ecology & Biogeography* 20: 609-619.
- Garibaldi LA, T Kitzberger & EJ Chaneton. 2011. Environmental and genetic control of insect abundance and herbivory along a forest elevational gradient. *Oecologia* 167: 117-129.
- Garibaldi LA, T Kitzberger, CN Mazía & EJ Chaneton. 2010. Nutrient supply and bird predation additively control insect herbivory and tree growth in two contrasting forest habitats. *Oikos* 119: 337-349.
- Ghermandi L & S Gonzalez. 2009. Diversity and functional groups dynamics affected by drought and fire in Patagonia grasslands. *Ecoscience* 16: 408-417.
- Ghermandi L, MI de Torres Curth, J Franzese & L Telesca. 2008. Analysis of time regimes in fire sequences occurred in Patagonia, Argentina. *Fluctuation and noise letters* 8(2): 175-181.
- Ghermandi L, MI de Torres Curth, J Franzese & S Gonzalez. 2010. Non-linear ecological processes, fires, environmental heterogeneity and shrub invasion in NW Patagonia. *Ecological Modeling* 221: 113-121.
- Ghermandi L, N Guthmann & D Bran. 2004. Early post-fire succession in northwestern Patagonia grasslands. *Journal of Vegetation Science* 15: 67-76.
- Ghermandi L, R Lasaponara & L Telesca. 2010. Intra-annual time dynamical patterns of fire sequences observed in Patagonia (Argentina). *Ecological Modeling* 221: 94-97.
- Ghermandi L. 1992. Caracterización del banco de semillas de una estepa del noroeste de Patagonia. *Ecología Austral* 2(1): 39-46.
- Ghermandi L. 1995. The effect of the awn on the burial and germination of *Stipa speciosa* (Poaceae). *Acta Oecologica* 16(6): 719-728.
- Ghermandi L. 1997. Seasonal patterns in the seed bank of a grassland in north-western Patagonia. *Journal of Arid Environments* 35: 215-224.
- Girscht AM, AE Rovere & S Molares. 2010. El conocimiento etnobotánico en la generación de propuestas de restauración y uso sustentable en un área de reserva nacional de la Patagonia Argentina. En Pochettino ML, AH Ladio & P Arenas (Eds.): *Tradiciones y transformaciones en Etnobotánica*. Pp.: 502-508 CYTED. La Plata.
- Gittins C, CA Busso, G Becker, L Ghermandi & G Siffredi. 2010. Aboveground biomass production, total non-structural carbohydrates, and root dynamics in *Poa ligularis*: Effects of defoliation frequency. *PHYTON, International Journal of Experimental Botany* 79: 55-69.
- Gittins C, L Ghermandi & D Bran. 2011. Post-fire performance of two co-dominant tussock grasses in semi-arid grasslands of north-western Patagonia. *Journal of Arid Environments* 75: 986-990.
- Gobbi ME & V Labud. 2005. Respuesta de plantines de ciprés (*Austrocedrus chilensis*) y coihue (*Nothofagus dombeyi*) a la aplicación de composts. *Anales de la I Reunión sobre ecología, conservación y uso de los bosques de ciprés de la cordillera*. (En CD Rom). 5 pp.
- Gonzalez S & L Ghermandi. 2008. Post-fire seed bank dynamics in semi-arid grasslands. *Plant Ecology* 199: 175-185.
- Gonzalez S & L Ghermandi. 2012. Fire cue effects on seed germination of six species of northwestern Patagonian grasslands. *Natural Hazards and Environmental Earth System Sciences* 12: 2753-2758.
- Gonzalez S, J Franzese & L Ghermandi. 2010. Role of fire on Patagonian grasslands: changes in aboveground vegetation and soil seed bank. En Haider M & T Müller (Eds.): *Advances in Environmental Research*, Volume 2. Pp.: 243-264. Nova Science Publishers, USA.
- Gonzalez S, L Ghermandi & G Becker. 2003 Grasses post-fire seed bank in grassland of northwestern Patagonia. *African Journal of Range and Forage Science* 20(2): 339-341.
- Gowda JH & E Raffaele. 2004. Spine production is induced by fire: a natural experiment with three *Berberis* species. *Acta Oecologica* 26: 239-245.
- Gowda JH, T Kitzberger & AC Premoli. 2012. Landscape responses to a century of land use along the northern Patagonian forest-steppe transition. *Plant Ecology* 213: 259-272.
- Gowda JH. 1993. Herbivory, a continuum from antagonistic to mutualistic relationships. Introductory Research Essay N°1, Animal Ecology, Swedish University of Agricultural Sciences, Umeå.
- Gowda JH. 1996. Plant defenses, their influence on plant-animal interactions in Eastern Africa. FoD. Dissertation. *Silvestria* 7, *Acta Universitatis Agriculturae Sueciae* SLU, Umeå.
- Grigera D & A Trejo. 2009. Aves continentales de las Provincias de Neuquén, Río Negro y Chubut. Distribución y estado de conservación. *Cuadernos Universitarios, Universidad Nacional del Comahue, CRUB*, No 53.

- Heinemann K & T Kitzberger. 2006. Effects of position, understory and coarse woody debris on tree regeneration in two environmentally contrasting forests of northwestern Patagonia: a manipulative approach. *Journal of Biogeography* 33: 1357-1367.
- Heinemann K, T Kitzberger & TT Veblen. 2000. Influences of gap microheterogeneity on the regeneration of *Nothofagus pumilio* in a xeric old-growth forest of northwestern Patagonia, Argentina. *Canadian Journal of Forest Research* 30: 25-31.
- Kitzberger T & TT Veblen. 1997. Influences of humans and ENSO on fire history of *Austrocedrus chilensis* woodlands in northern Patagonia, Argentina. *Ecoscience* 4: 508-520.
- Kitzberger T & TT Veblen. 1999. Fire-induced changes in northern Patagonian landscapes. *Landscape Ecology* 14: 1-15.
- Kitzberger T, DF Steinaker & TT Veblen. 2000. Effects of climatic variability on facilitation of tree establishment in northern Patagonia. *Ecology* 81: 1914-1924.
- Kitzberger T, E Raffaele, K Heinemann & MJ Mazzarino. 2005. Effects of fire severity in a north Patagonian subalpine forest. *Journal of Vegetation Science* 16: 5-12.
- Kitzberger T, EJ Chaneton & FD Caccia. 2007. Indirect effects of prey swamping: differential seed predation during a bamboo masting event. *Ecology* 88: 2541-2554.
- Kitzberger T, TT Veblen & R Villalba. 1997. Climatic influences on fire regimes along a rainforest-to-xeric woodland gradient in northern Patagonia, Argentina. *Journal of Biogeography* 23: 35-47.
- Kitzberger T, TT Veblen & R Villalba. 1995. Tectonic influences on tree-ring and stand response in northern Patagonia (Argentina). *Canadian Journal of Forest Research* 25: 1684-1696.
- Kitzberger T, TW Swetnam & TT Veblen. 2001. Inter-hemispheric synchrony of forest fires and the El Niño-Southern Oscillation. *Global Ecology and Biogeography* 10: 315-326.
- Kitzberger T. 2002. ENSO as a forewarning tool of regional fire occurrence in northern Patagonia, Argentina. *International Journal of Wildland Fire* 11: 33-39.
- Kowaljow E & MJ Mazzarino. 2007. Soil restoration in semiarid Patagonia: Chemical and biological response to different compost quality. *Soil Biology & Biochemistry* 39: 1580-1588.
- Kowaljow E, MJ Mazzarino, P Satti & CJ Jiménez-Rodríguez. 2010. Organic and inorganic fertilizer effects on a degraded Patagonian rangeland. *Plant Soil* 332: 135-145.
- Ladio AH & MA Damascos. 2000. La invasión de especies exóticas y conservación de plantas nativas en baldíos suburbanos. *Medio Ambiente* 13(2): 27-34.
- Lambertucci SA, A Trejo, S Di Martino, JA Sánchez-Zapata, JA Donázar & F Hiraldo. 2009. Spatial and temporal patterns in the diet of the Andean Condor: ecological replacement of native fauna by exotic species. *Animal Conservation* 12(4): 338-345.
- Lambertucci SA, KL Speziale, TE Roggers & JM Morales. 2009. How do roads affect the habitat use of an assemblage of scavenging raptors? *Biodiversity and Conservation* 18: 2063-2074.
- Lambertucci SA. 2007. Biología y Conservación del Cóndor Andino (*Vultur gryphus*) en Argentina. *Hornero* 22: 149-158.
- Laos F, P Satti, I Walter, MJ Mazzarino & S Moyano. 2000. Nutrient availability of composted and non-composted residues in a Patagonian Xeric Mollisol. *Biology and Fertility of Soils* 31 (6): 462-469.
- Lozada M & P D'Adamo. 2009. How does an invasive social wasp deal with changing contextual cues while foraging? *Environmental Entomology* 38(3): 803-808.
- Lozada M, AH Ladio & M Weigandt. 2006. Cultural transmission of ethnobotanical knowledge in a rural community of NW Patagonia. *Economic Botany* 60(4): 374-386.
- Lozada M, P D'Adamo & MA Fuentes. 2011. Beneficial effects of human altruism. *Journal of Theoretical Biology* 289: 12-16.
- Macchi PJ, PH Vigliano, M Pascual, MF Alonso, MA Denegri, D Milano, M Garcia Asorey & GE Lippolt. 2008. Historical policy goals for fish management in Northern continental Patagonia, Argentina: a structuring force of actual fish assemblages? En Nielsen JL, JJ Dodson, K Friedland, TR Hamon, J Musick, & E Verspoor (Eds.): *Reconciling fisheries with conservation: proceedings of the Fourth World Fisheries Congress*. Pp.: 331-348. American Fisheries Society, Symposium 49, Bethesda, Maryland.
- Madjidian J, CL Morales & H Smith. 2008. Displacement of a native by an alien bumblebee: lower pollination efficiency overcome by overwhelmingly higher visitation frequency. *Oecologia* 4: 835-845.
- Margutti L, L Ghermandi & E Rapoport. 1996. Seed Bank and Vegetation in a Patagonian Roadside. *International Journal of Ecology and Environmental Sciences* 22: 159-175.
- Mathiasen P & AC Premoli. 2010. Out in the cold: genetic variation of *Nothofagus pumilio* (Nothofagaceae) provides evidence for latitudinally distinct evolutionary histories in austral South America. *Molecular Ecology* 19: 371-385.

- Mathiasen P, AE Rovere & AC Premoli. 2007. Genetic structure and early acting effects of inbreeding in fragmented temperate forests of a self-incompatible tree, *Embothrium coccineum*. *Conservation Biology* 21: 232-240.
- Mazía CN, EJ Chaneton, T Kitzberger & LA Garibaldi. 2009. Variable strength of top-down effects in *Nothofagus* forests: bird predation and insect herbivory during an ENSO event. *Austral Ecology* 34: 359-367.
- Mazía CN, T Kitzberger & EJ Chaneton. 2004. Interannual changes in folivory and bird insectivory along a natural productivity gradient in northern Patagonian forests. *Ecography* 27: 29-40.
- Mermoz M, T Kitzberger & TT Veblen. 2005. Landscape influences on occurrence and spread of wildfires in Patagonian forests and shrublands. *Ecology* 86: 2705-2715.
- Molares S & AH Ladio. 2009. Chemosensory perception and medicinal plants for digestive ailments in a Mapuche community in NW Patagonia, Argentina. *Journal of Ethnopharmacology* 123: 397-406.
- Molares S & AH Ladio. 2009. Ethnobotanical review of the medicinal Mapuche flora: use patterns on a regional scale. *Journal of Ethnopharmacology* 122: 251-260.
- Molares S & AH Ladio. 2012. Mapuche perceptions and conservation of Andean *Nothofagus* forests and their medicinal plants: A case study from a rural community in Patagonia, Argentina. *Biodiversity and Conservation* 21(4): 1079-1093.
- Monjeau JA, EC Birney, L Ghermandi, RS Sikes, L Margutti & CJ Phillips. 1998. Plants, small mammals, and the hierarchical landscape classifications of Patagonia. *Landscape Ecology* 13: 285-306.
- Morales CL & A Traveset. 2009. A meta-analysis of impacts of alien vs. native plants on pollinator visitation and reproductive success of co-flowering native plants. *Ecology Letters* 12: 716-728.
- Morales CL & MA Aizen. 2002. Does invasion of exotic plants promote invasion of exotic flower visitors? A case of study from the temperate forests of the southern Andes. *Biological Invasions* 4: 87-100.
- Morales CL & MA Aizen. 2006. Invasive mutualisms and the structure of plant-pollinator interactions in the temperate forests of north-west Patagonia, Argentina. *Journal of Ecology* 94: 171-180.
- Morales CL. 2007. Introducción de abejorros (*Bombus*) no nativos: causas, consecuencias ecológicas y perspectivas. *Ecología Austral* 17: 51-65.
- Nittmann JJ, D Pérez, AE Rovere & F Farinaccio. 2009. Ensayos de rehabilitación de canteras degradadas a partir de trasplante directo en Neuquén (Argentina). Proceedings Congreso Iberoamericano y del Caribe sobre restauración Ecológica. Curitiba, Brasil.
- Núñez CI, E Raffaele, MA Núñez & F Cuassolo. 2009. When do nurse plants stop nursing? Temporal changes in water stress levels in *Austrocedrus chilensis* growing within and outside shrubs. *Journal of Vegetation Science* 20: 1064-1071.
- Núñez CI, MA Aizen & C Ezcurra. 1999. Species associations and nurse plant effects in patches of high-Andean vegetation. *Journal of Vegetation Science* 10: 357-364.
- Núñez MA & E Raffaele. 2007. Afforestation causes changes in post-fire regeneration in native shrubland communities of northwestern Patagonia, Argentina. *Journal of Vegetation Science* 18(6): 827-834.
- Oddi FJ, N Dudinszky & L Ghermandi. 2010. Spatial dynamics of *Fabiana imbricata* shrublands in northwestern Patagonia in relation to natural fires. *Natural Hazards Earth System Science* 10: 957-966.
- Ojeda VS & A Trejo. 2002. Primeros registros de nidificación en cavidades para tres especies del Bosque Andino Patagónico. *Hornero* 17: 85-89.
- Ojeda VS. 2004. Breeding biology and social behaviour of Magellanic Woodpeckers (*Campephilus magellanicus*) in Argentine Patagonia. *European Journal of Wildlife Research* 50: 18-24.
- Ojeda VS. 2009. Management strategies for keystone bird species: The Magellanic woodpecker in Nahuel Huapi National Park, Argentina. *Park Science* 26: 27-30.
- Ojeda VS, ML Suárez & T Kitzberger. 2007. Crown dieback events as key processes creating cavity habitat for magellanic woodpeckers. *Austral Ecology* 32: 436-445.
- Orellana IA & E Raffaele. 2010. The spread of the exotic conifer *Pseudotsuga menziesii* in *Austrocedrus chilensis* forests and shrublands in northwestern Patagonia, Argentina. *New Zealand Journal of Forestry Science* 40: 199-209.
- Palo RT, JH Gowda & J Hodar. 1997. Consumption of two birch species by captive mountain hares (*Lepus timidus*) in relation to resin and phenolic content. *Gibier Faune Sauvage, Game Wildlife* 14: 385-393.
- Paritsis J & MA Aizen. 2008. Effects of exotic conifer plantations on the biodiversity of understory plants, epigeal beetles and birds in *Nothofagus dombeyi* forests. *Forest Ecology and Management* 255: 1575-1583.
- Paritsis J & TT Veblen. 2010. Temperature and foliar quality affects performance of the outbreak insect defoliator *Ormiscodes amphimone* (Lepidoptera: Saturniidae) in northwestern Patagonia, Argentina. *Revista Chilena de Historia Natural* 83: 593-603.

- Paritsis J & TT Veblen. 2011. Dendroecological analysis of defoliator outbreaks on *Nothofagus pumilio* and their relation to climate variability in the Patagonian Andes. *Global Change Biology* 17: 239-253.
- Paritsis J. 2010. Insect defoliator outbreaks and environmental heterogeneity in *Nothofagus* forests in southern South America (Thesis Summary). *Australian Journal of Entomology* 49 (3): 286-287.
- Paritsis J, TT Veblen & T Kitzberger. 2009. Assessing dendroecological methods to reconstruct defoliator outbreaks on *Nothofagus pumilio* in northwestern Patagonia, Argentina. *Canadian Journal of Forest Research* 39: 1617-1629.
- Pascual MA, V Cussac, B Dyer, D Soto, PH Vigliano, S Ortubay & P Macchi. 2007. Freshwater fishes of Patagonia in the 21st Century after a hundred years of human settlement, species introductions, and environmental change. *Aquatic Ecosystem Health and Management* 10(2): 212-217.
- Pérez DR, AE Rovere & FM Farinaccio. 2010. Discusión y conclusiones de los ensayos con plantas nativas en Aguada Pichana. En Pérez DR, AE Rovere & FM Farinaccio (Eds.): *Rehabilitación en el desierto. Ensayos con plantas nativas en Aguada Pichana, Neuquén, Argentina*. Pág.: 66-71. Editorial Vázquez Mazzini.
- Pérez DR, FM Farinaccio, FM González, LJ Lagos, AE Rovere & M Díaz. 2009. Rehabilitation and restoration: a concrete possibility to combat desertification in arid and semi-arid ecosystems of Patagonia. Proceedings COP9: Convención de las Naciones Unidas sobre la lucha contra la Desertificación. Buenos Aires.
- Premoli AC & T Kitzberger. 2005. Regeneration mode affects spatial genetic structure of *Nothofagus dombeyi* forests. *Molecular Ecology* 14: 2319-2329.
- Premoli AC, CP Souto, A Lara & C Donoso. 2004. *Fitzroya cupressoides*. En Donoso C & R Ipinza (Eds.): *Variación en especies nativas de los bosques templados chileno-argentinos*. Pp.: 277-301. Editorial Universitaria, Santiago de Chile.
- Premoli AC, CP Souto, A Rovere & A Newton. 2001. Patterns of isozyme variation as indicators of biogeographic history in *Pilgerodendron uviferum*. *Diversity & Distributions* 8: 57-66.
- Premoli AC, CP Souto, T Allnut & A Newton. 2001. Effects of population disjunction on isozyme variation in the widespread *Pilgerodendron uviferum*. *Heredity* 87: 337-343.
- Premoli AC, R Vergara, CP Souto, A Lara & AC Newton. 2003. Lowland valleys shelter ancient *Fitzroya cupressoides* in the Central Depression of southern Chile. *Journal of the Royal Society of New Zealand* 33: 623-631.
- Premoli AC, RF Del Castillo, AC Newton, S Bekessy, M Caldiz, C Martínez-Araneda, P Mathiasen, M Núñez-Avila, P Quiroga, CP Souto & S Trujillo-Argueta. 2007. Patterns of genetic variation in tree species and their implications for conservation. En Newton AC (Ed.): *Biodiversity loss and conservation in fragmented forest landscapes: The Forests of Montane Mexico and Temperate South America*. Pp.: 121-157. CAB International.
- Quiroga MP & A Premoli. 2010. Genetic structure of *Podocarpus nubigena* (Podocarpaceae) provides evidence of Quaternary and ancient historical events. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 285: 186-193.
- Raffaele E, T Kitzberger & TT Veblen. 2007. Interactive effects of introduced herbivores and post-flowering die-off of bamboos in Patagonian *Nothofagus* forests. *Journal of Vegetation Science* 18: 371-378.
- Raffaele E, TT Veblen, M Blackhall & N Tercero-Bucardo. 2011. Synergistic influences of introduced herbivores and fire on vegetation change in northern Patagonia, Argentina. *Journal of Vegetation Science* 22: 59-71.
- Rapoport EH. 1975. *Areografía: Estrategias geográficas de las especies*. Fondo de Cultura Económica, México DF. 214 pp.
- Rapoport EH y B Drausal. 1979. Tácticas y estrategias r, K y "S.O.S.". En Rabinovich JE y G Halffter (Eds.): *Tópicos Selectos de Ecología Contemporánea*. Pp.: 111-128. Fondo de Cultura Económica, México.
- Relva MA & TT Veblen. 1998. Impacts of introduced large herbivores on *Austrocedrus chilensis* forests in northern Patagonia, Argentina. *Forest Ecology and Management* 108: 27-40.
- Relva MA, CL Westerholm & T Kitzberger. 2009. Effects of introduced ungulates on forest understory communities in northern Patagonia are modified by timing and severity of stand mortality. *Plant Ecology* 201: 11-22.
- Relva MA, M Nuñez, & D Simberloff. 2010. Introduced deer reduce native plant cover and facilitate non-native tree species in a temperate forest in Patagonia, Argentina. *Biological Invasions* 12: 303-311.
- Rovere AE. 2010. Conceptos de restauración ecológica y rehabilitación. En Pérez DR, AE Rovere & FM Farinaccio (Eds.): *Rehabilitación en el desierto. Ensayos con plantas nativas en Aguada Pichana*. Pp.: 21-23. Neuquén, Argentina. Editorial Vázquez Mazzini.
- Rovere AE & AC Premoli. 2005. Dispersión asimétrica de semillas de *Embothrium coccineum* (Proteaceae) en el bosque templado de Chiloé, Chile. *Ecología Austral* 15: 1-7.

- Rovere AE & ACA Masini. 2011. Enfoques de la restauración ecológica en las III Jornadas Argentinas de Ecología de Paisajes. *Revista de la Asociación Argentina de Ecología de Paisajes* 2(2): 95-99.
- Rovere AE & G Fritz. 2006. Restauración con ciprés de la cordillera en un matorral post-fuego, en las cercanías de Bariloche. *Patagonia Forestal* 2: 19-22.
- Rovere AE & V Chalcoff. 2010. *Embothrium coccineum* J. R. Forst. et G. Forst. *Kurtziana* 2: 23-33.
- Rovere AE, C Smith-Ramirez, J Armesto & A Premoli. 2006. Breeding system of *Embothrium coccineum* J.R. et G. Forster. (Proteaceae) in two populations on different slopes of the Andes. *Revista Chilena de Historia Natural* 79(2): 225-232.
- Rovere AE, G Namiot, M Ocampo & AM Girscht. 2009. Planificación y gestión para la restauración en el Parque Nacional Lago Puelo. *Eco-gestión* 124-130.
- Rovere AE. 2000. Condiciones ambientales de la regeneración del Ciprés de la Cordillera (*Austrocedrus chilensis*). *Revista Bosque* 21(1):57-64.
- Rovere AE. 2006. Cultivo de Plantas Nativas Patagónicas: árboles y arbustos. Editorial Caleuche. 54 pp.
- Rovere AE. 2008. Ensayo de restauración con *Austrocedrus chilensis* (Cupressaceae) en Patagonia, Argentina. En González-Espinosa M, JM Rey Benayas & N Ramírez-Marcial (Eds.): *Restauración de bosques en América Latina*. Pp. 6-21. Mundi-Prensa. Mexico.
- Rovere AE. 2009. La restauración ecológica un reto de la Biología de la Conservación. *Ecos del Parque, periódico del Parque Nacional Nahuel Huapi* IV(8): 10.
- Rovere AE & GM Calabrese. 2011. Diversidad de musgos en ambientes degradados sujetos a restauración en el Parque Nacional Lago Puelo (Chubut, Argentina). *Revista Chilena de Historia Natural* 84: 571-580.
- Ruggiero A & C Ezcurra. 2003. Regiones y transiciones biogeográficas. En Morrone JJ & J Llorente (Eds.): *Biogeografía en Latinoamérica* 2: 141-154. Facultad de Ciencias, UNAM, México.
- Sabatino M, N Maceira & MA Aizen. 2010. Direct effects of habitat area on interaction diversity in pollination webs. *Ecological Applications* 20: 1491-1497.
- Sackmann P, AG Farji-Brener & J Corley. 2008. The impact of an exotic wasp (*Vespa germanica*) on the native arthropod community of NW Patagonia: An experimental study. *Ecological Entomology* 33(2): 213-224.
- Sanguinetti J & T Kitzberger. 2008. Patterns and mechanisms of masting in the large-seeded southern hemisphere conifer *Araucaria araucana*. *Austral Ecology* 33: 78-87.
- Sanguinetti J & T Kitzberger. 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 & T Kitzberger. 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.
- Souto CP & AC Premoli. 2003. Genetic divergence between natural populations of *Alstroemeria aurea* D. Don (amancay). *Botanical Bulletin of Academia Sinica* 44: 329-336.
- Souto CP & AC Premoli. 2007. Genetic variation in the widespread *Embothrium coccineum* (Proteaceae) endemic to Patagonia: effects of phylogeny and historical events. *Australian Journal of Botany* 55: 809-817.
- Souto CP, K Heinemann, T Kitzberger, A Newton & AC Premoli. 2012. Genetic diversity and structure in *Austrocedrus chilensis* populations: Implications for dryland forest restoration. *Restoration Ecology* 20 (5): 568-575.
- Souto CP, M Aizen & AC Premoli. 2002. Prezygotic barriers and crossing distance effect in the reproductive success of *Alstroemeria aurea*. *American Journal of Botany* 89(3): 427-432.
- Souto CP, M Arbetman, R Vidal-Russell & AC Premoli. 2007. Historical events in Patagonia reflected in phylogeographic structure of the widespread *Embothrium coccineum* (Proteaceae). *Darwiniana* 45(1): 127-129.
- Speziale K & C Ezcurra. 2011. Patterns of alien plant invasions in northwestern Patagonia, Argentina. *Journal of Arid Environments* 75: 890-897.
- Speziale K, A Ruggiero & C Ezcurra. 2010. Plant species richness - environment relationships across the Subantarctic-Patagonian transition zone. *Journal of Biogeography* 37: 449-464.
- Speziale K, SA Lambertucci & O Olsson. 2008. Disturbance from roads negatively affects Andean Condor habitat use. *Biological Conservation* 141: 1765-1772.
- Stout J & CL Morales. 2009. Ecological impacts of invasive alien species on bees. *Apidologie* 40: 388-409.
- Suarez ML & T Kitzberger. 2008. Recruitment patterns following a severe drought: long-term compositional shifts in Patagonian forests. *Canadian Journal of Forest Research* 38: 3002-3010.

- Suárez ML & T Kitzberger. 2010. Differential effects of climate variability on forest dynamics along a precipitation gradient in northern Patagonia. *Journal of Ecology* 98: 1023-1034.
- Suárez ML, L Ghermandi & T Kitzberger. 2004. Factors predisposing episodic drought-induced tree mortality in *Nothofagus*: site, climatic sensitivity and growth trends. *Journal of Ecology* 92: 954-966.
- Svriz M, MA Damascos, I Hensen & H Zimmermann. 2010. Regeneración del bosque nativo en áreas alteradas. Un ensayo de restauración en matorrales de rosa mosqueta. *Patagonia Forestal* 16(1): 21-24.
- Tadey M & AG Farji-Brener. 2007. Indirect effects of exotic grazers: livestock decreases the nutrient content of refuse dumps of leaf-cutting ants through vegetation impoverishment. *Journal of Applied Ecology* 44: 1209-1218.
- Tadey M & AG Farji-Brener. 2007. Identifying direct and indirect effects of exotic grazers on native plant cover in the Monte desert of Argentina. *Journal of Arid Environments* 69: 526-536.
- Tadey M & MA Aizen. 2001. Why do flowers of *Tristerix corymbosus* (Loranthaceae) "face down"? *Functional Ecology* 15: 782-790.
- Tadey M. 2006. Grazing without grasses: Effects of introduced livestock on plant community composition in an arid environment in northern Patagonia. *Applied Vegetation Science* 9: 109-116.
- Tadey M. 2008. Efectos del ganado sobre los niveles de polinización en especies del monte patagónico. *Ecología Austral* 18: 89-100.
- Tercero-Bucardo N & AE Rovere. 2010. Patrones de dispersión de semillas y colonización de *Misodendrum punctulatum* (Misodendraceae) en un matorral postfuego de *Nothofagus antarctica* (Nothofagaceae) del noroeste de la Patagonia. *Revista Chilena de Historia Natural* 83(3): 375-386.
- Tercero-Bucardo N & T Kitzberger. 2004. Características del establecimiento e historia de vida de *Misodendrum punctulatum* (Misodendraceae, farolito chino o flor de ñire) un muérdago de Sudamérica austral. *Revista Chilena de Historia Natural* 77: 509-521.
- Tercero-Bucardo N, T Kitzberger, TT Veblen & E Raffaele. 2007. A field experiment on climatic and herbivore impacts on post-fire tree regeneration in north-western Patagonia. *Journal of Ecology* 95: 771-779.
- Trejo A & V Ojeda. 2001. Identificación de egagrópilas de aves rapaces en ambientes boscosos y ecotoniales del noroeste de la Patagonia, Argentina. *Ornitología Neotropical* 13: 313-317.
- Trejo A & V Ojeda. 2004. Diet of Barn Owls (*Tyto alba*) in forested habitats of northwestern Argentine Patagonia. *Ornitología Neotropical* 15: 307-311.
- Trejo A, MS Bó, MI Bellocoq & J López de Casenave. 2007. Ecología y conservación de aves rapaces en Argentina. *Hornero* 22: 81-83.
- Trejo A, V Ojeda, M Kun & S Seijas. 2006. Prey of White-throated Hawks (*Buteo albigula*) in the southern temperate forests of Argentina. *Journal of Field Ornithology* 77: 53-57.
- Urcelay C, CL Morales & VR Chalcoff. 2006. Relationships between corolla length and floral larceny in the South American hummingbird pollinated *Campsidium valdinium* (Bignoniaceae). *Annales. Botanicæ Fennici* 43:205-211.
- Varela SA, ME Gobbi & F Laos. 2006. Banco de semillas de un bosque quemado de *Nothofagus pumilio*: efecto de la aplicación de compost de biosólidos. *Ecología Austral* 16: 63-78.
- Veblen TT & T Kitzberger. 2002. Inter-hemispheric comparison of fire History: the Colorado Front Range, U.S.A. and the northern patagonian Andes, Argentina. *Plant Ecology* 163: 187-207.
- Veblen TT, A Holz, J Paritsis, E Raffaele, T Kitzberger & M Blackhall. 2011. Adapting to global environmental change: what role for disturbance ecology? *Austral Ecology* 36: 891-903.
- Veblen TT, M Mermoz, C Martin & T Kitzberger. 1992. Ecological impacts of introduced animals in Nahuel Huapi National Park, Argentina. *Conservation Biology* 6: 71-83.
- Veblen TT, T Kitzberger & A Lara. 1992. Disturbance and vegetation dynamics along a transect from rain forest to Patagonian shrublands. *Journal of Vegetation Science* 3: 507-520.
- Veblen TT, T Kitzberger, E Raffaele, M Mermoz, ME González, JS Sibold & A Holz. 2008. The historical range of variability of fires in the Andean-Patagonian *Nothofagus* forest region. *International Journal of Wildland Fire* 17: 724-741.
- Veblen TT, T Kitzberger, R Villalba & J Donnegan. 1999. Fire history in northern Patagonia: the roles of humans and climatic variation. *Ecological Monographs* 69: 47-67.
- Vigliano PH & MF Alonso. 2007. *Salmonid Introductions in Patagonia: a mixed blessing*. En: Bert TM (Ed.): *Ecological and Genetic Implications of Aquaculture Activities*. Ecological and Genetic Implications of Aquaculture Activities, Nordstadt, The Netherlands. Pp. 315-331.
- Wardle P, C Ezcurra, C Ramírez & S Wagstaff. 2001. Comparison of the flora and vegetation of the southern Andes and New Zealand. *New Zealand Journal of Botany* 39: 69-108.

AUTORES Y FILIACIONES

ACOSTA, CRISTINA. Laboratorio Ecotono, INIBIOMA (CONICET-Universidad Nacional del Comahue), Pasaje Gutiérrez 1125, 8400 Bariloche, Argentina. Filiación actual: Instituto Multidisciplinario de Biología Vegetal (IMBIV), CONICET-Universidad Nacional de Córdoba, Casilla de Correo 495, 5000 Córdoba, Argentina. E-mail: mcacosta@imbiv.unc.edu.ar

AIZEN, MARCELO. Laboratorio Ecotono, INIBIOMA (CONICET-Universidad Nacional del Comahue), Pasaje Gutiérrez 1125, 8400 Bariloche, Argentina. Email: marcelo.aizen@gmail.com

AMICO, GUILLERMO. Laboratorio Ecotono, INIBIOMA (CONICET-Universidad Nacional del Comahue), Pasaje Gutiérrez 1125, 8400 Bariloche, Argentina. Email: guillermo.amico@crub.uncoma.edu.ar

ARBETMAN, MARINA. Sede Andina, Universidad Nacional de Río Negro y Laboratorio Ecotono, INIBIOMA (CONICET-Universidad Nacional del Comahue), Pasaje Gutiérrez 1125, 8400 Bariloche, Argentina. Email: marbetman@gmail.com

BLACKHALL, MELISA. Laboratorio Ecotono, INIBIOMA (CONICET-Universidad Nacional del Comahue), Pasaje Gutiérrez 1125, 8400 Bariloche, Argentina. Email: meliblackhall@gmail.com

BRAN, DONALD. INTA EEA Bariloche, Paraje Villa Verde s/n, Bariloche, Argentina. Email: dbran@bariloche.inta.gov.ar

CACCIA, FERNANDO. Departamento de Producción Vegetal, Facultad de Agronomía, Universidad de Buenos Aires. Av. San Martín 4453, 1417 Ciudad Autónoma de Buenos Aires, Argentina. Email: fcaccia@agro.uba.ar

CARDOSO, BETINA. Laboratorio Ecotono, INIBIOMA (CONICET-Universidad Nacional del Comahue), Pasaje Gutiérrez 1125, 8400 Bariloche, Argentina. Email: betinacardoso@comahue-conicet.gob.ar

CAVALLERO, LAURA. Laboratorio Ecotono, INIBIOMA (CONICET-Universidad Nacional del Comahue), Pasaje Gutiérrez 1125, 8400 Bariloche, Argentina. Email: laucavallero@yahoo.com.ar

CERDA, NOELIA. Escuela Superior de Salud y Ambiente, Licenciatura en Saneamiento y Protección Ambiental, Universidad Nacional del Comahue, Buenos Aires 1400, Neuquén, Argentina. Email: noelia_ira@hotmail.com

CHANETON, ENRIQUE. IFEVA-CONICET, Facultad de Agronomía, Universidad de Buenos Aires, Av. San Martín 4453, 1417 Ciudad Autónoma de Buenos Aires, Argentina. Email: chaneton@agro.uba.ar

CHAZARRETA, LAURA. Laboratorio Ecotono, INIBIOMA (CONICET-Universidad Nacional del Comahue), Pasaje Gutiérrez 1125, 8400 Bariloche, Río Negro, Argentina. Filiación actual: Departamento de Conservación y Uso Sustentable de Recursos Naturales y Culturales, Reserva Natural Otamendi, Administración de Parques Nacionales. Rómulo Otamendi 1127, 2804 Otamendi, Campana, Buenos Aires. Email: laurachaza@yahoo.com.ar

D'ADAMO, PAOLA. Laboratorio Ecotono, INIBIOMA (CONICET-Universidad Nacional del Comahue), Pasaje Gutiérrez 1125, 8400 Bariloche, Argentina. Email: paodadamo@hotmail.com

DAMASCOS, MARÍA ANGÉLICA. Laboratorio de Ecofisiología Vegetal, Departamento de Botánica, CRUB-Universidad Nacional del Comahue, Quintral 1250, 8400 Bariloche, Argentina. Email: damascosma@gmail.com

DÁVILA, BEATRIZ. Dpto. Conservación y Educación Ambiental, Parque Nacional Nahuel Huapi. Administración de Parques Nacionales, Argentina. Email: bdavila@apn.gov.ar

DE PAZ, MANUEL. Laboratorio Ecotono, INIBIOMA (CONICET-Universidad Nacional del Comahue), Pasaje Gutiérrez 1125, 8400 Bariloche, Argentina. Email: manolodpz@yahoo.com.ar

DE TORRES CURTH, MÓNICA. Laboratorio Ecotono, INIBIOMA (CONICET-Universidad Nacional del Comahue) y Departamento de Matemática, CRUB-Universidad Nacional del Comahue, Pasaje Gutiérrez 1125, 8400 Bariloche, Argentina. Email: mdetorrescurth@gmail.com

DÍAZ, SOLEDAD. Department of Integrative Biology, University of Colorado, Denver, USA. Email: jsdiaz@gmail.com

ENERSTROM, JOHANNA. Department of Ecology, Lund University, Lund, Suecia. Email: johanna.enestrom@hotmail.com

EZCURRA, CECILIA. Laboratorio Ecotono, INIBIOMA (CONICET-Universidad Nacional del Comahue) y Departamento de Botánica, CRUB-Universidad Nacional del Comahue, Quintral 1250, 8400 Bariloche, Argentina. Email: ezcurracecilia@gmail.com

FARINACCIO, FERNANDO Laboratorio de Rehabilitación y Restauración de Ecosistemas Áridos y Semiáridos, Facultad de Ciencias del Ambiente y la Salud, Universidad Nacional del Comahu, Buenos Aires 1400. Neuquén. Argentina. Email: audazentempodepaz@gmail.com

FARJI BRENER, ALEJANDRO. Laboratorio Ecotono, INIBIOMA (CONICET-Universidad Nacional del Comahue), Pasaje Gutiérrez 1125, 8400 Bariloche, Argentina. Email: alejandro.farjibrener@crub.uncoma.edu.ar

FRANZESE, JORGELINA. Laboratorio Ecotono, INIBIOMA (CONICET-Universidad Nacional del Comahue), Pasaje Gutiérrez 1125, 8400 Bariloche, Argentina. Email: jorgelina_franz@yahoo.com

GALENDE, GLADYS. Departamento de Zoología, CRUB-Universidad Nacional del Comahue, Quintral 1250. 8400 Bariloche, Argentina. Email:gladysgalende1@gmail.com

GARIBLADI, LUCAS. Laboratorio Ecotono, INIBIOMA (CONICET-Universidad Nacional del Comahue), Pasaje Gutiérrez 1125, 8400 Bariloche, Argentina. Filiación actual: Sede Andina, Universidad Nacional de Río Negro - CONICET, Mitre 630, 8400 Bariloche, Argentina. Email: lgaribaldi@unrn.edu.ar

GHERMANDI, LUCIANA. Laboratorio Ecotono, INIBIOMA (CONICET-Universidad Nacional del Comahue), Pasaje Gutiérrez 1125, 8400 Bariloche, Argentina. Email: lghermandi@yahoo.it

GITTINS, CECILIA. INTA, EEA Alto Valle, Ruta Nacional 22, Km 1190, 8332 Allen, Argentina. Email: cgittins@correo.inta.gov.ar

GOBBI, MIRIAM. Departamento de Biología. CRUB-Universidad Nacional del Comahue. Quintral 1250. 8400 Bariloche, Argentina. Email: miriam.gobbi@crub.uncoma.edu.ar

GONZALEZ, SOFÍA. Laboratorio Ecotono, INIBIOMA (CONICET-Universidad Nacional del Comahue), Pasaje Gutiérrez 1125, 8400 Bariloche, Argentina. Email: sofia903@gmail.com

GOWDA, JUAN. Laboratorio Ecotono, INIBIOMA (CONICET-Universidad Nacional del Comahue), Pasaje Gutiérrez 1125, 8400 Bariloche, Argentina. Email: juan.gowda@gmail.com

GRIGERA, DORA. INIBIOMA (CONICET-Universidad Nacional del Comahue) y Departamento de Ecología, CRUB-Universidad Nacional del Comahue, Quintral 1250, 8400 Bariloche, Argentina. Email: dora.grigera@crub.uncoma.edu.ar

HEINEMANN, KARIN. Sociedad Naturalista Andino Patagónica, Pasaje Juramento 190, Piso 3, Dto.1, 8400 Bariloche, Argentina. Email: karinheinemann@gmail.com

HERBEL, MARGARITA († 2014). Instituto de Formación Docente Continua de Bariloche, Consejo Provincial de Educación de Río Negro. John O'Connor 1757. Bariloche. Río Negro. Argentina.

KITZBERGER, THOMAS. Laboratorio Ecotono, INIBIOMA (CONICET-Universidad Nacional del Comahue), Pasaje Gutiérrez 1125, 8400 Bariloche, Argentina. Email: kitzberger@gmail.com

KOWALJOW, ESTEBAN. Grupo de Suelos, INIBIOMA (CONICET-Universidad Nacional del Comahue) Quintral 1250, 8400 Bariloche, Argentina. Filiación actual: Instituto Multidisciplinario de Biología Vegetal (IMBIV), CONICET-Universidad Nacional de Córdoba, Casilla de Correo 495, 5000 Córdoba, Argentina. Email: ekowaljow@gmail.com

LADIO, ANA HAYDÉE. Laboratorio Ecotono, INIBIOMA (CONICET-Universidad Nacional del Comahue), Pasaje Gutiérrez 1125, 8400 Bariloche, Argentina. Email: ahladio@gmail.com

LALLEMENT, MAILEN. Departamento de Biología, CRUB -Universidad Nacional del Comahue. Quintral 1250, 8400 Bariloche, Argentina. Email: maylalletment@gmail.com

LAMBERTUCCI, SERGIO. Laboratorio Ecotono, INIBIOMA (CONICET-Universidad Nacional del Comahue), Pasaje Gutiérrez 1125, 8400 Bariloche, Argentina. Email: slambertucci@comahue-conicet.gov.ar

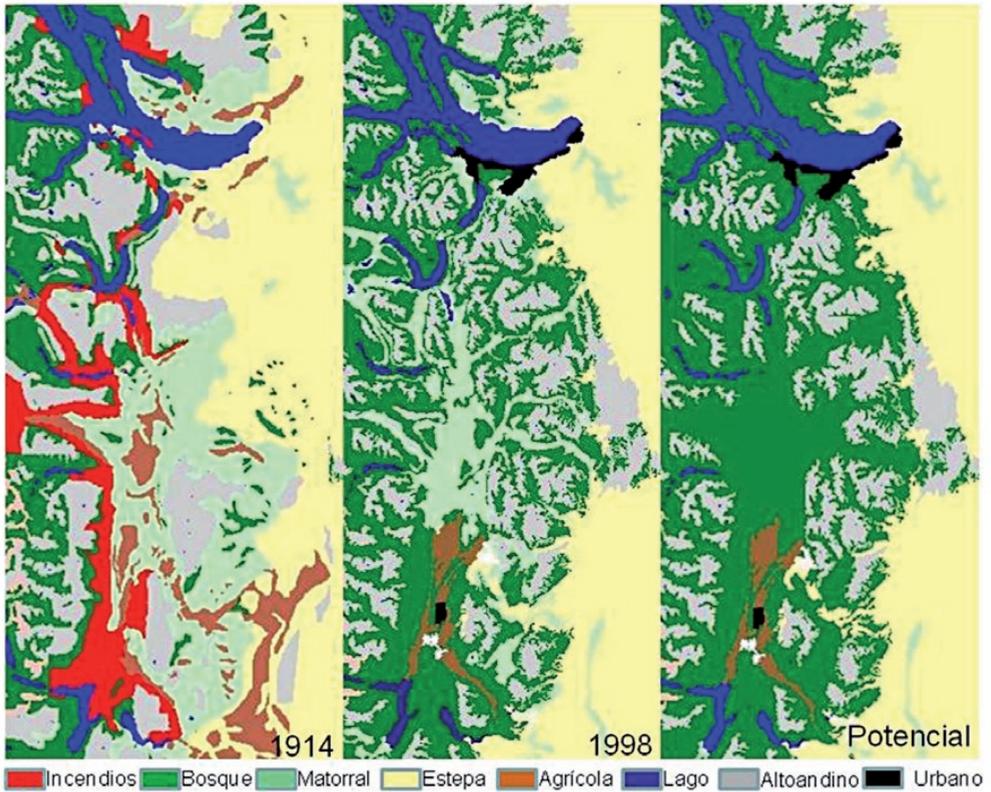
LEZCANO, NATALIA. Laboratorio Ecotono, INIBIOMA (CONICET-Universidad Nacional del Comahue), Pasaje Gutiérrez 1125, 8400 Bariloche, Argentina. Email: nataliales@gmail.com

LOZADA, MARIANA. Laboratorio Ecotono, INIBIOMA (CONICET-Universidad Nacional del Comahue), Pasaje Gutiérrez 1125, 8400 Bariloche, Argentina. Email: mariana.lozada@gmail.com

MACCHI, PATRICIO. Grupo de Evaluación y Manejo de Recursos Ícticos CRUB -Universidad Nacional del Comahue. Quintral 1250, 8400 Bariloche, Argentina. Email: patriciomacchi@yahoo.com.ar.

- MARGUTTI, LAURA. Departamento de Conservación y Educación Ambiental, Parque Nacional Nahuel Huapi. Administración de Parques Nacionales, Argentina. Email: lmarguti@apn.gov.ar
- MASINI, ANA CARLA. Laboratorio Ecotono, INIBIOMA (CONICET-Universidad Nacional del Comahue), Pasaje Gutiérrez 1125, 8400 Bariloche, Argentina. Email: carlitamasini@yahoo.com.ar
- MATHIASSEN, PAULA. Laboratorio Ecotono, INIBIOMA (CONICET-Universidad Nacional del Comahue), Pasaje Gutiérrez 1125, 8400 Bariloche, Argentina. Email: pmathiasen@gmail.com
- MAZÍA, CRISTINA NOEMÍ. Departamento de Producción Vegetal, Facultad de Agronomía, Universidad de Buenos Aires. Av. San Martín 4453, 1417 Ciudad Autónoma de Buenos Aires, Argentina. Email: cmazia@agro.uba.ar
- MAZZARINO, MARÍA JULIA. INIBIOMA (CONICET-Universidad Nacional del Comahue) y Grupo de Suelos CRUB-Universidad Nacional del Comahue. Quintral 1250, 8400 Bariloche, Argentina. Email: mariajulia.mazzarino@crub.uncoma.edu.ar
- MERMOZ, MONICA. Delegación Regional Patagonia. Administración de Parques Nacionales. Vice Alte. O'Connor 1188, 8400 Bariloche. Río Negro. Argentina, Email: mmermoz@apn.gov.ar
- MORALES, CAROLINA. Laboratorio Ecotono, INIBIOMA (CONICET-Universidad Nacional del Comahue), Pasaje Gutiérrez 1125, 8400 Bariloche, Argentina. Email: moralesc@comahue-conicet.gob.ar
- MOLARES, SOLEDAD. Laboratorio Ecotono, INIBIOMA (CONICET-Universidad Nacional del Comahue), Pasaje Gutiérrez 1125, 8400 Bariloche, Argentina. Filiación actual: Facultad de Ciencias Naturales, Universidad Nacional de la Patagonia San Juan Bosco-CONICET. Ruta 259 Km. 4. 9200 Esquel, Chubut, Argentina. Email: smolares@gmail.com
- NAMIOT, GRACIELA. Colegio Agrotécnico 717 Cerro Radal, Cushamen, Chubut. Argentina. Email: gnchilco@gmail.com
- NOVARO, ANDRÉS. INIBIOMA (CONICET-Universidad Nacional del Comahue), Centro de Ecología Aplicada del Neuquén y WCS Argentina, Programa de la Estepa Patagónica Andina. Curruhue 395, Junín de los Andes, Neuquén. Argentina. Email: anovaro@wcs.org
- NUÑEZ, CECILIA. Laboratorio Ecotono, INIBIOMA (CONICET-Universidad Nacional del Comahue), Pasaje Gutiérrez 1125, 8400 Bariloche, Argentina. Filiación Actual: Delegación Regional Patagonia, Administración de Parques Nacionales, Vice Alte. O'Connor 1188. 8400 Bariloche, Argentina. Email: cnunez@apn.gov.ar
- NUÑEZ, MARTÍN. Laboratorio Ecotono, INIBIOMA (CONICET-Universidad Nacional del Comahue), Pasaje Gutiérrez 1125, 8400 Bariloche, Argentina. Email: nunezm@gmail.com
- OJEDA, VALERIA. Departamento de Ecología, CRUB-Universidad Nacional del Comahue, CONICET (CCT Patagonia Norte), Quintral 1250, 8400 Bariloche, Argentina. Email: leriaojeda@gmail.com
- ORELLANA, IVONNE. Facultad de Ciencias Naturales Universidad Nacional de la Patagonia San Juan Bosco, Área de Ecología, CIEFAP, Ruta 259, Km 4, 9200 Esquel, Chubut, Argentina. Email: iorellana@ciefap.org.ar
- PARITSIS, JUAN. Laboratorio Ecotono, INIBIOMA (CONICET-Universidad Nacional del Comahue), Pasaje Gutiérrez 1125, 8400 Bariloche, Argentina. Email: j.paritsis@gmail.com
- PÉREZ, DANIEL. Laboratorio de Rehabilitación y Restauración de Ecosistemas Áridos y Semiáridos, Facultad de Ciencias del Ambiente y la Salud, Universidad Nacional del Comahue. Buenos Aires 1400. 8300 Neuquén. Argentina. Email: ddeneuquen@yahoo.com
- PIRK, GABRIELA. Laboratorio Ecotono, INIBIOMA (CONICET-Universidad Nacional del Comahue), Pasaje Gutiérrez 1125, 8400 Bariloche, Argentina. Email: gabipirk@yahoo.com
- POZZI, CARLA. División Conservación, CENAC (Programa de Estudios Aplicados a la Conservación del Parque Nacional Nahuel Huapi). Parque Nacional Nahuel Huapi, Administración de Parques Nacionales, Argentina. Email: cpozzi@apn.gov.ar
- PREMOLI, ANDREA. Laboratorio Ecotono, INIBIOMA (CONICET-Universidad Nacional del Comahue), Pasaje Gutiérrez 1125, 8400 Bariloche, Argentina. Email: andrea.premoli@gmail.com
- QUINTERO, CAROLINA. Laboratorio Ecotono, INIBIOMA (CONICET-Universidad Nacional del Comahue), Pasaje Gutiérrez 1125, 8400 Bariloche, Argentina. Email: quintero.carolina@gmail.com
- QUIROGA, PAULA. Laboratorio Ecotono, INIBIOMA (CONICET-Universidad Nacional del Comahue), Pasaje Gutiérrez 1125, 8400 Bariloche, Argentina. Email: emepequ@gmail.com
- RADOVANI, NATALIA. INIBIOMA (CONICET-Universidad Nacional del Comahue) y Patagonian and Andean Steppe Program-Wildlife Conservation Society, Curruhue 395, 8371 Junín de los Andes, Neuquén, Argentina. Email: nradovani@wcs.org

- RAFFAELE, ESTELA. Laboratorio Ecotono, INIBIOMA (CONICET-Universidad Nacional del Comahue), Pasaje Gutiérrez 1125, 8400 Bariloche, Argentina. Email: estelaraffaele@gmail.com
- RAPOPORT, EDUARDO. Laboratorio Ecotono, INIBIOMA (CONICET-Universidad Nacional del Comahue), Pasaje Gutiérrez 1125, 8400 Bariloche, Argentina. Email: rapoporteduardo@gmail.com
- RELVA, MARÍA ANDREA. Laboratorio Ecotono, INIBIOMA (CONICET-Universidad Nacional del Comahue), Pasaje Gutiérrez 1125, 8400 Bariloche, Argentina. Email: andrearelva@gmail.com
- ROVERE, ADRIANA EDITH. Laboratorio Ecotono, INIBIOMA (CONICET-Universidad Nacional del Comahue), Pasaje Gutiérrez 1125, 8400 Bariloche, Argentina. Email: adrirovere@gmail.com
- RUGGIERO, ADRIANA. Laboratorio Ecotono, INIBIOMA (CONICET-Universidad Nacional del Comahue), Pasaje Gutiérrez 1125, 8400 Bariloche, Argentina. Email: aruggier@gmail.com
- SABATINO, MALENA. Laboratorio Ecotono, INIBIOMA (CONICET-Universidad Nacional del Comahue), Pasaje Gutiérrez 1125, 8400 Bariloche, Argentina. Email: malenasabat@hotmail.com
- SACKMANN, PAULA. Laboratorio Ecotono, INIBIOMA (CONICET-Universidad Nacional del Comahue), Pasaje Gutiérrez 1125, 8400 Bariloche, Argentina. Email: paulasackmann@gmail.com
- SANGUINETTI, JAVIER. Parque Nacional Lanín. Administración de Parques Nacionales. Email: sanguinetti.javier@gmail.com
- SASAL, YAMILA. Laboratorio Ecotono, INIBIOMA (CONICET-Universidad Nacional del Comahue), Pasaje Gutiérrez 1125, 8400 Bariloche, Argentina. Email: sasal.yamila@gmail.com
- SATTI, PATRICIA. INIBIOMA (CONICET-Universidad Nacional del Comahue) y Grupo de Suelos, CRUB-Universidad Nacional del Comahue, Quintral 1250, 8400 Bariloche, Argentina. Email: patricia.satti@crub.uncoma.edu.ar
- SOUTO, CINTIA. Laboratorio Ecotono, INIBIOMA (CONICET-Universidad Nacional del Comahue), Pasaje Gutiérrez 1125, 8400 Bariloche, Argentina. Email: cintiap.souto@gmail.com
- SPEZIALE, KARINA. Laboratorio Ecotono, INIBIOMA (CONICET-Universidad Nacional del Comahue), Pasaje Gutiérrez 1125, 8400 Bariloche, Argentina. Email: karinaspeziale@gmail.com
- SUAREZ, MARÍA LAURA. Laboratorio Ecotono, INIBIOMA (CONICET-Universidad Nacional del Comahue), Pasaje Gutiérrez 1125, 8400 Bariloche, Argentina. Email: marialau.suarez@gmail.com
- SVRIZ, MAYA. CONICET y Laboratorio de Ecofisiología Vegetal, Departamento de Botánica, CRUB, Universidad Nacional del Comahue. Quintral 1250, 8400 Bariloche, Argentina. Email: mayasvriz@gmail.com
- TADEY, MARIANA. Laboratorio Ecotono, INIBIOMA (CONICET-Universidad Nacional del Comahue), Pasaje Gutiérrez 1125, 8400 Bariloche, Argentina. Email: marianatadey@yahoo.com.ar
- TERCERO-BUCARDO, NORLAN. Laboratorio Ecotono, Universidad Nacional del Comahue, Pasaje Gutiérrez 1125, 8400 Bariloche, Argentina. Email: ntbucardo@gmail.com
- TOGNETTI, CELIA. CRUB-Universidad Nacional del Comahue, Quintral 1250, 8400 Bariloche, Argentina. Email: celia.tognetti@gmail.com
- TREJO, ANA. Departamento de Zoología, CRUB-Universidad Nacional del Comahue, Quintral 1250, 8400, Bariloche, Argentina. Email: ana.r.trejo@gmail.com
- VARELA, SANTIAGO. INTA EEA Bariloche. Paraje Villa Verde s/n, Bariloche, Río Negro. Argentina. Email: varela.santiago@inta.gob.ar
- VEBLEN, THOMAS. Department of Geography. Campus Box 260, University of Colorado, Boulder, CO 80309-0260, USA. Email: veblen@colorado.edu
- VIDAL-RUSSELL, ROMINA. Laboratorio Ecotono, INIBIOMA (CONICET-Universidad Nacional del Comahue), Pasaje Gutiérrez 1125, 8400 Bariloche, Argentina. Email: vidalrussell@comahue-conicet.gob.ar
- VIGLIANO, PABLO. INIBIOMA (CONICET-Universidad Nacional del Comahue) y Grupo de Evaluación y Manejo de Recursos Ícticos, CRUB- Universidad Nacional del Comahue, Quintral 1250, 8400 Bariloche, Argentina. Email: pablo.vigliano@gmail.com
- WALKER, SUSAN. WCS Argentina, Programa de la Estepa Patagónica Andina. Curruhue 395, 8371 Junín de los Andes, Neuquén. Email: swalker@wcs.org



Cambios en la cobertura del suelo desde 1914 (panel izquierdo) a 1998 (panel central) y distribución potencial de los bosques (panel derecho) en la región ubicada entre el lago Nahuel Huapi (al norte) y el lago Puelo (al sur). Rojo: incendios recientes. Verde: Bosque Andino, Celeste: matorral, Marrón: agrícola, Negro: Urbano, Amarillo: Estepa, Gris: Altoandino, Azul: lagos.



La Fundación Azara, creada el 13 de noviembre del año 2000, es una institución no gubernamental y sin fines de lucro dedicada a las ciencias naturales y antropológicas. Tiene por misión contribuir al estudio y la conservación del patrimonio natural y cultural del país, y también desarrolla actividades en otros países como Paraguay, Bolivia, Chile, Brasil, Colombia, Cuba y España.

Desde el ámbito de la Fundación Azara un grupo de investigadores y naturalistas sigue aún hoy en el siglo XXI descubriendo especies -tanto fósiles como vivientes- nuevas para la ciencia, y en otros casos especies cuya existencia se desconocía para nuestro país.

Desde su creación la Fundación Azara contribuyó con más de cincuenta proyectos de investigación y conservación; participó como editora o auspiciante en más de doscientos libros sobre ciencia y naturaleza; produjo ciclos documentales; promovió la creación de reservas naturales y la implementación de otras; trabajó en el rescate y manejo de la vida silvestre; promovió la investigación y la divulgación de la ciencia en el marco de las universidades argentinas de gestión privada; asesoró en la confección de distintas normativas ambientales; organizó congresos, cursos y casi un centenar de conferencias.

En el año 2004 creó los Congresos Nacionales de Conservación de la Biodiversidad, que desde entonces se realizan cada dos años. Desde el año 2005 comaneja el Centro de Rescate, Rehabilitación y Recría de Fauna Silvestre "Güirá Oga", vecino al Parque Nacional Iguazú, en la provincia de Misiones. En sus colecciones científicas -abiertas a la consulta de investigadores nacionales y extranjeros que lo deseen- se atesoran más de 50.000 piezas. Actualmente tiene actividad en varias provincias argentinas: Misiones, Corrientes, Entre Ríos, Chaco, Catamarca, San Juan, La Pampa, Buenos Aires, Río Negro, Neuquén y Santa Cruz. La importante producción científica de la institución es el reflejo del trabajo de más de setenta científicos y naturalistas de campo nucleados en ella, algunos de los cuales son referentes de su especialidad.

La Fundación recibió apoyo y distinciones de instituciones tales como: Field Museum de Chicago, National Geographic Society, Consejo Superior de Investigaciones Científicas de España, Fundación Atapuerca, Museo de la Evolución de Burgos, The Rufford Foundation, entre muchas otras.

www.fundacionazara.org.ar
www.facebook.com/fundacionazara

Visto desde el espacio, el extremo suroeste del continente americano muestra una alargada isla verde: son los bosques y selvas templados australes que se recuestan sobre ambas vertientes de los Andes Patagónicos. Este bioma, único por su historia biogeográfica, biodiversidad e interacciones ecológicas ha capturado la atención desde tiempos de los naturalistas y exploradores hasta nuestros días. A pesar del gran interés y admiración que despierta por su belleza exótica y pristinidad, es escasa aún la información disponible a una audiencia amplia sobre la historia natural y el funcionamiento de los ecosistemas de la Patagonia andina.

Este libro intenta revertir esta situación ofreciendo, en un lenguaje llano y accesible, una síntesis avalada por más de 200 publicaciones científicas de 25 años de investigaciones, realizadas por 87 autores, entre integrantes y colaboradores del **Laboratorio Ecotono** de la **Universidad Nacional del Comahue** y el **CONICET**. Este grupo, hoy referente nacional e internacional en investigación en el campo de la ecología, fue fundado en Bariloche en 1989 por el prestigioso ecólogo y biogeógrafo Eduardo (Eddy) Rapoport, a quien homenajea esta obra.

A lo largo del libro, el lector se sumerge en un caleidoscopio de escalas y temáticas entrelazadas que van desde el origen y evolución de los taxones, la historia climática y de perturbaciones que han sufrido estos ecosistemas, las estrechas interrelaciones entre especies que mantienen la biodiversidad y las funciones ecológicas, hasta las relaciones hombre-naturaleza, no sólo desde los impactos antrópicos producidos, sino desde la novedosa óptica de entender a los ecosistemas como entes proveedores de bienes y servicios ambientales, sin los cuales nuestra existencia se tornaría imposible.

