

Tesis Doctoral

Invasión de *Hieracium pilosella* L. en pastizales de Tierra del Fuego

Rauber, Ruth Bibiana

2011

Este documento forma parte de la colección de tesis doctorales y de maestría de la Biblioteca Central Dr. Luis Federico Leloir, disponible en digital.bl.fcen.uba.ar. Su utilización debe ser acompañada por la cita bibliográfica con reconocimiento de la fuente.

This document is part of the doctoral theses collection of the Central Library Dr. Luis Federico Leloir, available in digital.bl.fcen.uba.ar. It should be used accompanied by the corresponding citation acknowledging the source.

Cita tipo APA:

Rauber, Ruth Bibiana. (2011). Invasión de *Hieracium pilosella* L. en pastizales de Tierra del Fuego. Facultad de Ciencias Exactas y Naturales. Universidad de Buenos Aires.

Cita tipo Chicago:

Rauber, Ruth Bibiana. "Invasión de *Hieracium pilosella* L. en pastizales de Tierra del Fuego". Facultad de Ciencias Exactas y Naturales. Universidad de Buenos Aires. 2011.

EXACTAS UBA

Facultad de Ciencias Exactas y Naturales



UBA

Universidad de Buenos Aires



Universidad de Buenos Aires
Facultad de Ciencias Exactas y Naturales

Invasión de *Hieracium pilosella* L. en pastizales de Tierra del Fuego.

Tesis presentada para optar al título de Doctor de la Universidad de Buenos Aires
en el área Ciencias Biológicas

Ruth Bibiana Rauber

Directora de tesis: Ing. Agr. M. Sc. Marta B. Collantes

Director asistente: Ing. Agr. Dr. Pablo A. Cipriotti

Consejera de estudios: Ing. Agr. M. Sc. Marta B. Collantes

Lugar de trabajo: Museo Argentino de Ciencias Naturales “Bernardino Rivadavia”

Buenos Aires, 2011

CONTENIDO

I.	RESUMEN	3
II.	ABSTRACT	4
III.	AGRADECIMIENTOS	5
IV.	CAPITULO 1: Introducción General	6
	<i>Causas y consecuencias generales de las invasiones biológicas</i>	6
	<i>Dinámica de las invasiones</i>	7
	<i>Atributos comunes de especies invasoras y de ambientes invadidos</i>	8
	<i>Características bióticas de los sitios e invasión</i>	9
	<i>Disturbios, pastoreo e invasión</i>	10
	<i>Patrones y procesos de invasión</i>	12
	<i>Hieracium pilosella L.</i>	12
	Objetivos	16
	Hipótesis	17
	Predicciones	18
V.	CAPITULO 2: Estructura espacial, distribución y abundancia de Hieracium pilosella a escala regional	19
	Introducción	19
	Metodología	20
	<i>Area de estudio</i>	20
	<i>Relevamiento</i>	21
	<i>Selección de sitios</i>	21
	<i>Toma de datos</i>	22
	<i>Análisis de datos</i>	22
	<i>Extensión y grado de invasión</i>	23
	<i>Mapa de distribución y abundancia</i>	23
	Resultados	25
	<i>Extensión y grado de invasión</i>	25
	<i>Semivariogramas</i>	27
	<i>Mapa de distribución y abundancia</i>	29
	Discusión	31
VI.	CAPITULO 3: Invasión de Hieracium pilosella en relación a la riqueza y la diversidad, a distintas escalas de análisis	33
	Introducción	33
	Metodología	34
	<i>Area de estudio</i>	34
	<i>Selección de sitios</i>	35
	<i>Relevamiento</i>	36
	<i>Estimación de intensidad de pastoreo</i>	37
	<i>Análisis de datos</i>	37
	a) <i>Clasificación de tipos de comunidad vegetal</i>	37
	b) <i>Intensidad de pastoreo</i>	38
	c) <i>Riqueza, diversidad y formas de vida</i>	38
	Resultados	39
	<i>Clasificación de tipos de comunidades vegetales</i>	39
	<i>H. pilosella en relación al tipo de comunidad vegetal</i>	43
	<i>H. pilosella en relación a la riqueza y la diversidad de especies</i>	46
	<i>Intensidad de pastoreo</i>	47

	<i>Formas de vida</i>	48
	Discusión	49
VII.	CAPITULO 4: Influencia de la remoción de la vegetación y el laboreo del suelo en el establecimiento de <i>Hieracium pilosella</i>	53
	Introducción	53
	Metodología	57
	<i>El sitio</i>	57
	<i>Establecimiento del ensayo</i>	57
	<i>Toma de datos</i>	59
	<i>Análisis de datos</i>	59
	Resultados	60
	Discusión	63
VII.	CAPITULO 5: Mapa de riesgo de invasión de <i>Hieracium pilosella</i>	66
	Introducción	66
	Metodología	68
	<i>Variables predictoras</i>	68
	<i>Construcción de las capas de información</i>	70
	<i>Modelo</i>	71
	<i>Mapa de riesgo</i>	72
	Resultados	73
	<i>Variables predictoras y modelo</i>	73
	<i>Mapa de riesgo</i>	74
	Discusión	76
VIII.	CAPITULO 6: Discusión general	78
IX.	REFERENCIAS	83

Invasión de *Hieracium pilosella* L. en pastizales de Tierra del Fuego

Resumen

El principal objetivo de este trabajo es estudiar los patrones a distintas escalas de la invasión reciente de la especie vegetal *Hieracium pilosella*, una maleza exótica común en pastizales templado-fríos. A partir de un relevamiento de 172 sitios distribuidos en toda la región de estepa de la provincia de Tierra del Fuego, Argentina, se estimó la distribución y abundancia de la especie en el área con técnicas geoestadísticas y se evaluó la relación de la cobertura de *H. pilosella* con la composición florística, la abundancia de formas de vida, la riqueza y la diversidad de cada sitio relevado. *Hieracium pilosella* se encuentra diseminada en toda la región con baja abundancia media, asociada principalmente a matorrales de *Chilotrimum diffusum*, correlacionada positivamente con la riqueza y diversidad de los sitios invadidos a escala regional y presenta focos de invasión asociados a sitios disturbados. En matorrales está correlacionada positivamente con las demás dicotiledóneas herbáceas. A escala de pocos metros, mediante un experimento de campo se observó una gran colonización y un importante aumento de cobertura, independientemente del tratamiento de disturbio y del pastoreo. Por último, utilizando modelos lineales generalizados y herramientas de Sistemas de Información Geográfica se encontró que los disturbios y el tipo de comunidad vegetal están significativamente asociados al éxito de *H. pilosella* a escala regional y se utilizaron, junto con datos de abundancia de la especie, para proponer un mapa de riesgo regional a la invasión.

Palabras claves: invasiones biológicas, *Hieracium pilosella*, comunidad vegetal, riqueza, diversidad, disturbios, patrones espaciales, evaluación de riesgo.

***Hieracium pilosella* invasion in Tierra del Fuego grasslands**

Abstract

The aim of this research is to study pattern at different scales of the recent invasion of the plant *Hieracium pilosella*, a common weed of temperate-cold grasslands. Data were taken in 172 sites distributed in whole steppe region of the Tierra del Fuego province, Argentina. With this data, the distribution and abundance of the species in this area were estimated with geostatistics. Also, the relationships among *Hieracium pilosella* cover and floristic composition, growth forms abundance, richness, and diversity of visited sites were evaluated. *Hieracium pilosella* is spread in whole region with low mean abundance, mainly associated to *Chilotrimum diffusum* scrubs. It is positively correlated to richness, and to diversity of invaded sites at regional scale and it displays invasion focus associated to disturbed sites. In scrubs it is positively correlated to other forbs. A few meters scale, great colonization and cover increase were observed in a field experiment, independently of disturbance and grazing treatment. In last time, disturbance and vegetal community type were found to be related to success *H. pilosella* at regional scales and, with species abundance data, a risk invasion map was proposed using generalized linear models and Geographic Information Systems.

Keywords: biological invasions, *Hieracium pilosella*, vegetal community, richness, diversity, disturbances, spatial patterns, risk assessment.

Agradecimientos

Quiero agradecer a todo el grupo de trabajo, por abrirme las puertas, por integrarme generosamente y por confiar en mí. Especialmente a Marta, Pablo y Celina, por su colaboración en el trabajo de campo y por su aporte generoso de datos adicionales, sin su buena voluntad y ayuda esta tesis, tal como está, no hubiera sido posible. Además, a Marta, por su apoyo permanente, su paciencia y su constante ayuda a mi formación, desde el principio. A Pablo, por su entusiasmo, su siempre buena disposición para atender prontamente mis consultas y sus aportes siempre constructivos. A Juan, por la lectura crítica del manuscrito y sus valiosos comentarios.

A José Bonilla, por su colaboración en el campo y a los administradores de las estancias, por permitirnos ingresar a los campos a tomar los datos, especialmente a Errol O'Byrne, por alojarnos generosamente y permitirnos realizar los experimentos en su estancia.

También quiero agradecer a Carlos Hernández, que me ayudó con excelente disposición en cuestiones técnicas y domésticas, aunque los experimentos que se llevaron a cabo con su ayuda no se expongan finalmente en esta tesis.

Al jurado, por sus comentarios que indudablemente ayudaron a mejorar el manuscrito.

A Aída Tricio, que me invitó, hace muchos años, a acompañarla a sus salidas de campo y me transmitió, con actitud y pasión, los que fueron mis primeros conceptos de ecología y despertó así en mí el interés en la biología, que tanto placer me ha dado después.

A mis hermanos y a mis padres, por el apoyo emocional.

A mi compañero Alejandro y a mis hijos Irina e Ivan, por todo.

Este trabajo se financió con fondos del gobierno de la provincia de Tierra del Fuego, a través del Consejo Federal de Inversiones (Exp. N° 72010001 y Exp. N° 8600-0001) y por el Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas.

Capítulo 1

Introducción general

Causas y consecuencias generales de las invasiones biológicas

Las invasiones biológicas constituyen una amenaza mundial para los ecosistemas (Kolar y Lodge 2001, Mack et al 2000). Desde hace 500 años, con el progresivo incremento del intercambio comercial entre distintas regiones geográficas e incluso entre continentes, se ha incrementado exponencialmente el número de especies que llegan y se establecen en sitios donde no han estado previamente (Everett 2000, Mack et al 2000, Pyšek y Hulme 2005, Pyšek et al 2010). Si bien el hombre no es la única causa por la cual ocurren las invasiones biológicas, su contribución ha sido y sigue siendo muy importante, ya que, entre otras cosas, ha permitido la ruptura de las barreras geográficas que limitan la dispersión de la mayoría de las especies.

Las especies invasoras son una importante causa de pérdida de biodiversidad del ambiente invadido y son, en muchos casos, causa de extinción de otras especies por predación, herbivoría, competencia y destrucción de hábitat (Adair y Groves 1998, y referencias al respecto, D'Antonio y Vitousek 1992, Levine et al 2003; Mack et al 2000). Las plantas exóticas pueden afectar el estado y el funcionamiento de un sistema mediante alteraciones de los regímenes de fuego, la hidrología, la biota del suelo y el ciclado de nutrientes (Callaway et al 2004, D'Antonio y Vitousek 1992; Ehrenfeld 2003, Firn y Buckley 2010, Liao et al 2008, Mack et al 2000, Vitousek et al 1987, Wolfe y Klironomos 2005). En muchos casos, las especies invasoras aumentan su abundancia a niveles que pueden alterar además la estructura y composición de las comunidades nativas y causar disminución de la productividad primaria y secundaria asociada (Eviner et al 2010; Milton y Dean 1995; Pimentel et al 2000). La extensión de las invasiones y sus consecuencias ecológicas y económicas a nivel global son difíciles de calcular pero se cree que alcanzan valores muy altos (Pimentel et al 2001).

Dinámica de las invasiones

La mayoría de las especies vegetales introducidas fallan en iniciar una invasión (Lonsdale 1999, Radosевич et al 2003, Simberloff 2000, Williamson y Fitter 1996). Aquellas que se transforman en invasoras suelen pasar por un período de adaptación (Williamson 1989) hasta que se establecen, y luego, las especies exóticas pueden mantener una abundancia muy baja durante mucho tiempo (Mack et al 2000; Hobbs y Humphries 1995, figura 1.1), lo cual dificulta su detección en el nuevo ambiente. Además, la presencia de una población pequeña durante un largo tiempo (hasta 100 años, Hobbs y Humphries 1995) hace que sea difícil prever el daño potencial que podría causar. La invasora que presenta este período de retraso temporal adquiere en el nuevo ambiente una ventaja ecológica que promueve su crecimiento y reproducción con respecto a las demás residentes y su abundancia aumenta rápidamente hasta que llega a un límite, determinado por factores extrínsecos (Callaway y Aschehoug 2000, Mack et al. 2000, Pimentel et al. 2000, Radosевич et al 2003).

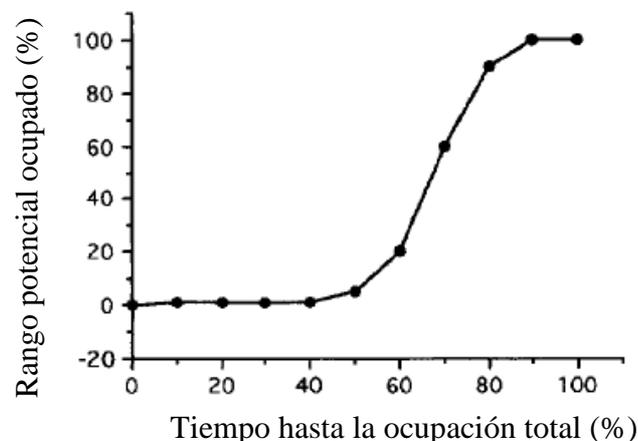


Figura 1.1. Patrón de crecimiento de muchas especies invasoras. Luego de la introducción, la población de la especie exótica presenta un período de retardo, luego del cual comienza a expandirse de manera exponencial, hasta que alcanza ocupa el 100% de los sitios posibles. Extraído de Hobbs y Humphries 1995

Existen tres teorías que intentan explicar el comienzo del período de crecimiento exponencial luego del período de retardo. La primera postula que, luego del establecimiento, la especie evoluciona y desarrolla caracteres que le confieren una alta capacidad de invadir el ambiente donde se encuentra (Mack et al 2000). La segunda teoría sugiere que el comienzo del

crecimiento explosivo de la especie estaría determinado por algún evento extraordinario, un disturbio, natural o causado por el hombre (Mack et al 2000, Pyšek y Hulme 2005) y la tercera hipótesis postula que ni bien una especie ingresa en un sitio se expande lentamente, limitada por la disponibilidad de sitios aptos (Cousens y Mortimer 1995), y el crecimiento exponencial de la población es iniciada por dispersión a larga distancia, que establece poblaciones satélites en hábitats apropiados (Pyšek y Hulme 2005). Las tres hipótesis serían posibles y podrían actuar simultáneamente.

Atributos comunes de especies invasoras y de ambientes invadidos

Existen muchos intentos de encontrar atributos comunes entre las especies invasoras y características comunes entre los ambientes invadidos (Kolar y Lodge 2001, Lonsdale 1999, Rejmánek 1989, Rejmánek y Richardson 1996), con el fin de predecir la capacidad de invasión de una especie y la susceptibilidad a las invasiones de un sitio.

Con respecto a características que le confieran a las especies capacidad de invadir, ya en 1965, Baker (en Noble 1989) indica diferentes características que convertirían a una especie en una invasora ideal. Estas características son: germinación en un amplio rango de condiciones físicas, crecimiento rápido, florecimiento temprano, capacidad de autopolinizar, producción masiva de semillas capaces de dispersarse a gran distancia, reproducción vegetativa y gran habilidad para competir. Muchas de estas características de la maleza ideal de Baker coincidirían con un comportamiento típicamente ruderal (Grime 1974, 1979). Coincidentemente con la descripción de Baker, Rejmánek y Richardson (1996) realizaron un estudio con varias especies del género *Pinus*, y encontraron que aquellas especies con un período juvenil corto, con semillas pequeñas y corto intervalo entre grandes cosechas de semillas eran aquellas que se comportaban como invasoras en distintos ambientes. Sin embargo, otro reporte indica que existen especies invasoras con comportamiento competitivo y cierta tolerancia a estrés (Milton 1979). Resulta evidente, por lo tanto, que se carece de generalidades en cuanto a los atributos de una especie invasora ideal, aún cuando se utilizan criterios de clasificación muy amplios.

Por otra parte, algunos de los aspectos que caracterizan a un sitio que demostraron tener importancia con respecto a su invasibilidad son: las características bióticas de los sitios, los disturbios y el pastoreo.

Características bióticas de los sitios e invasión

La teoría de la resistencia biótica o ecológica relaciona el éxito de una especie invasora con la riqueza de especie en un sitio determinado. Esta teoría sugiere que comunidades con mayor número de especies ofrecerían más resistencia a la llegada de una especie nueva (Tilman 1997), debido a que los espacios de nicho resultan progresivamente ocupados a medida de que se agregan especies a una comunidad, disminuyendo la oportunidad de que invadan exóticas (Hector et al 2001, Tilman 1997). Esta relación negativa entre riqueza de especies e invasibilidad parece cumplirse sólo en algunos casos y una explicación posible sería la dependencia de la escala de análisis en esta relación (Shea y Chesson 2002). La teoría ecológica de comunidades (Shea y Chesson 2002) intenta explicar estos resultados diversos y predice que a grandes escalas de observación, si los factores abióticos extrínsecos favorecen una alta diversidad de especies, reducen además la resistencia a la invasión de especies exóticas porque las limitaciones al crecimiento son menores y se observará por lo tanto, una relación positiva entre la diversidad y el éxito de invasión. En cambio, a escalas de observación menores, con estos factores ambientales extrínsecos fijos, se observará una relación negativa entre el éxito de la invasión y la diversidad, dada por mecanismos tales como la competencia y la limitación de recursos. Por lo tanto, y de acuerdo a estas teorías, los sitios más ricos y diversos serían menos invadidos dentro de una misma comunidad pero al considerar todas las comunidades juntas, aquellas más diversas contendrían mayor número de especies no nativas.

Las predicciones de la teoría ecológica de comunidades parece cumplirse a grandes escalas de observación, pero en los análisis realizados dentro de cada tipo de comunidad ofrecen resultados contradictorio en cuanto a la relación entre riqueza e invasibilidad (Brown and Peet 2003, Knight and Reich 2005, Lonsdale 1999, Perelman et al 2007, Pyšek et al 2002, Symstad 2000, Thiele et al 2010). Estos resultados contradictorios se deberían en parte a que la riqueza de especies puede no ser una buena medida de ocupación de nichos, debido al solapamiento funcional entre las especies residentes del sitio (Drenovsky and James 2010). Por lo tanto, la riqueza y la diversidad funcional de un determinado sitio serían mejores predictores de la resistencia biótica que la riqueza y diversidad de especies (Díaz y Cabido 2001). La competencia será mayor entre especies pertenecientes al mismo grupo funcional, dado por la similitud entre sus mecanismos de explotación de recursos (Fargione et al 2003). Entonces, no sólo importaría la escala espacial o de análisis, sino también el nivel de detalle biológico (Perelman et al 2007).

Otra explicación posible para el hecho de que se encuentren relaciones tanto positivas, como negativas entre riqueza e invasibilidad dentro de las comunidades sería el hecho de que dichas relaciones dependen del tipo de invasor (Ortega y Pearson 2005). En el caso de que el invasor sea “débil”, es decir, que no cause gran impacto en la comunidad receptora, que no alcance gran abundancia y que coexista con la vegetación residente, la relación será positiva. En cambio, si el invasor es “fuerte”, es decir, que cause gran impacto en la comunidad que invade, alcanzando alta abundancia y desplazando a la vegetación que se encontraba previamente allí, la relación será negativa.

Algunos autores postulan que el éxito de una invasión estaría dado por la combinación de atributos de la especie y características del ambiente receptor (Noble 1989, Radosевич et al 2003, Rose et al 1998), donde distintos eventos estocásticos serían muy importantes en el resultado de la interacción entre el invasor y la comunidad hospedadora (Mollison et al 1986). En rasgos generales, las especies invasoras tenderían a adaptarse bien a una amplia variedad de sitios, pero usualmente invadirían áreas con clima similar a su ambiente nativo y luego se adaptarían a otros climas (Radosевич et al 2003).

Los ambientes de las islas resultarían particularmente susceptibles a especies exóticas invasoras, aunque esto no estaría dado sólo por su baja riqueza de especies (Lonsdale 1999), sino que se daría por ausencia o baja representación de determinados grupos taxonómicos o gremios funcionales que dejaría nichos vacantes que podrían ser ocupados por organismos nuevos, por su alto endemismo o por su alto grado de aislamiento genético, que conducirían a la evolución de especializaciones restringidas y reducida agresividad con respecto a especies de su contraparte continental (Loope y Mueller- Dombois 1989).

Disturbios, pastoreo e invasión

La actividad humana ha cambiado radicalmente muchos ecosistemas, principalmente a través de la agricultura, la ganadería y los disturbios asociados a ambas actividades. Estos cambios del ambiente favorecerían a especies exóticas previamente adaptadas a estos nuevos ambientes o capaces de evolucionar rápidamente (Noble 1989, Ramakrishnan y Vitousek 1989). Existen evidencias de que los disturbios y el pastoreo pueden aumentar la disponibilidad de nutrientes y producen total o parcial destrucción de biomasa, reduciendo la competencia (D’Antonio 1993, Davis et al 2000). Como consecuencia, se generarían sitios sin vegetación o con baja cobertura vegetal, que podrían ser ocupados por especies nuevas,

especialmente por aquellas capaces de aprovechar eficientemente los nutrientes (Hobbs 1989, Rejmánek 1989).

Existe una generalización en la idea de que los disturbios promueven las invasiones biológicas (Hobbs y Huenneke 1992, Lockwood et al 2007). Sin embargo, existen trabajos que documentan que determinado tipo y régimen de disturbio no tienen efecto sobre la invasibilidad del sitio o incluso previenen la invasión (Chaneton et al 2002, Mazía et al 2010). No existe, por lo tanto, generalizaciones en cuanto a los efectos de los disturbios sobre el éxito de las invasiones.

En ciertas circunstancias, los disturbios podrían determinar el establecimiento, la persistencia o la expansión de especies exóticas en un sitio (Jesson et al 2000, Lake y Leishman 2004, McIntyre y Lavorel 1994, Pausas et al 2006). La probabilidad de una invasión exitosa pareciera ser crucialmente dependiente de la extensión y el tipo de disturbio, del número de propágulos de especies no nativas depositadas en la comunidad por año y de cuánto tiempo una comunidad es expuesta a la importación de propágulos (Rejmánek 1989). Además, si el disturbio fuese acompañado de adición extra de nutrientes, el éxito de la especie invasora incrementaría considerablemente (Hobbs 1989).

Tampoco existe una generalización con respecto al efecto del pastoreo sobre el éxito de las invasiones, aunque determinadas especies exóticas podrían verse favorecidas con respecto a especies nativas por consumo selectivo por parte de los herbívoros, por adaptaciones a la herbivoría (Augustine y McNaughton 1998, McIntyre y Lavorel 1994, Vavra et al 2007), por el disturbio provocado por el pisoteo, por la diseminación de semillas en el pelaje y el sistema digestivo de los animales o por cambios en la intensidad y frecuencia de fuegos (Fleischner 1994; Rogstad et al 2009; Vavra et al 2007). Los ambientes con larga historia de pastoreo contienen especies residentes adaptadas a esas condiciones (Hobbs y Huenneke 1992) lo cual los haría más resistentes frente a especies exóticas.

De acuerdo a lo expuesto, no existirían características comunes entre las especies invasoras ni entre los ambientes invadidos. La susceptibilidad de un sitio a la invasión de especies exóticas parece ser el resultado de una compleja interacción entre las características de las especies involucradas, de la disponibilidad de propágulos de las mismas, de la disponibilidad de sitios aptos y de eventos estocásticos (Davis 1997, Radosевич et al 2003, Rose et al 1998, Rejmánek 1989). La aptitud de un sitio estaría determinada, entre otras cosas, por la intensidad de la competencia, el nivel de estrés ambiental, los regímenes de disturbios y

la fluctuación en la disponibilidad de recursos. Todas estas características podrían interactuar simultáneamente entre sí para determinar el éxito de un proceso de invasión.

Patrones y procesos de invasión

En el proceso de invasión, la frecuencia y magnitud de los vectores de dispersión determinan la diseminación a grandes distancias de las especies invasoras (Pyšek y Hulme 2005) y, además, la frecuencia y la distribución de los eventos de introducción juegan un rol crucial en las trayectorias de la invasión (Scott y Panetta 1993). La escala también juega un rol muy importante cuando se considera las tasas de diseminación y de crecimiento de la población de especies invasoras (Radosevich et al 2003). El entendimiento de las relaciones entre los procesos que operan a distintas escalas espaciales y temporales ayuda a identificar la escala más apropiada para predecir cambios futuros en las trayectorias de la invasión (Pyšek y Hulme 2005). Regionalmente, una especie puede ser detectada en la etapa de colonización tardía o naturalización temprana y entonces considerarla una población estable (Radosevich et al 2003). Sin embargo, esta población estable puede contribuir a la infestación local por dispersión de semillas, generando las nuevas poblaciones satélites (Radosevich et al 2003). Es por lo tanto, importante evaluar escalas regionales y locales para predecir la expansión de la población.

Hieracium pilosella L.

Hieracium pilosella pertenece a la familia *Asteraceae* y es originaria de Eurasia (Bishop y Davy 1994). Se la encuentra en sitios con suelo desnudo o en sitios con vegetación corta (Bishop y Davy 1994). Prospera en ambientes con bajas precipitaciones, en una amplia variedad de suelos, aunque raramente es encontrada en bosques u otros ambientes sombreados (Bishop y Davy 1994). Es tolerante a la sequía, al congelamiento y a un amplio rango de pH (Bishop y Davy 1994), responde rápidamente a pulsos de humedad y nutrientes del suelo (Boswell y Espie 1998, Davis 1997, Fan y Harris 1996, McIntosh et al 1995, Sagar et al 1999, Scott et al 2001) y es capaz de liberar un compuesto alelopático, la umbelliferona, que reduce el crecimiento radical de otras especies que pudieran competir con ella (Makepeace et al 1985).

H. pilosella posee variadas formas de reproducción. La diseminación a escala regional estaría dada por dispersión de semillas, tanto sexuales como asexuales por apomixis facultativa (Chapman et al 2000; Jenkins 1992, Koltunow et al 1998). Una vez establecida en un sitio, la reproducción y expansión ocurriría principalmente de manera asexual mediante la emisión de estolones (Stöcklin y Winkler 2004, Winkler y Stöcklin 2002). Forma densos parches monoespecíficos al ras del suelo, desplazando la flora nativa y reduciendo la oferta forrajera y, por lo tanto, la productividad secundaria (Johnstone et al. 1999; Treskonova 1991). Además, es capaz de hibridar con otra especie del mismo género, *H. aurantiacum*, generando una nueva especie, *Hieracium x stoloniflorum* (Jenkins 1992). Esta última es considerada una maleza nociva en Estados Unidos (Zika 2006) y en nuestro país se encuentra aparentemente naturalizada en la provincia de Río Negro (Fernández y Escurra 2009).

H. pilosella es una conocida invasora de pastizales en varios países del mundo (Bishop y Davy 1994), entre ellos, Nueva Zelanda (Duncan et al. 1997; Rose et al. 1998; Treskonova 1991), Estados Unidos (Vander Kloet 1978; Voss and Böhlke 1978), Suiza (Winkler and Stöcklin 2002) y Chile (Covacevich 2001). En Nueva Zelanda, esta especie fue introducida en la década de 1920 (Makepeace et al 1985), mantuvo una población de densidades bajas hasta la década de 1950, cuando experimentó un crecimiento explosivo (Connor 1964, 1965, 1992). Existen reportes de ese país que indican que las poblaciones de la especie invasora alcanzaron alta cobertura en distintos pastizales de matas cespitosas similares a los patagónicos, luego de un período de crecimiento exponencial de aproximadamente 30 años (Duncan et al 1997, Fan y Harris 1996, Johnstone et al 1999, Rose et al 1995, Rose et al 1998, Treskonova 1991). Desde entonces, ha causado graves daños ecológicos y económicos y aún sigue siendo un problema sin resolver (Covacevich 2009, Meurk et al 2002, Hayes y Wilson-Davey 2009). En Chile, el primer registro de la presencia de la especie corresponde al año 1951 (Domínguez 2004). La figura 1.2 muestra su expansión a escala regional hasta el año 2000. Actualmente se encuentra diseminada a ambos márgenes del Estrecho de Magallanes, en algunos casos cubriendo casi completamente potreros de muchas hectáreas (Covacevich 2009), aunque no se encontraron datos cuantitativos de abundancia de la especie a escala de paisaje en este país.

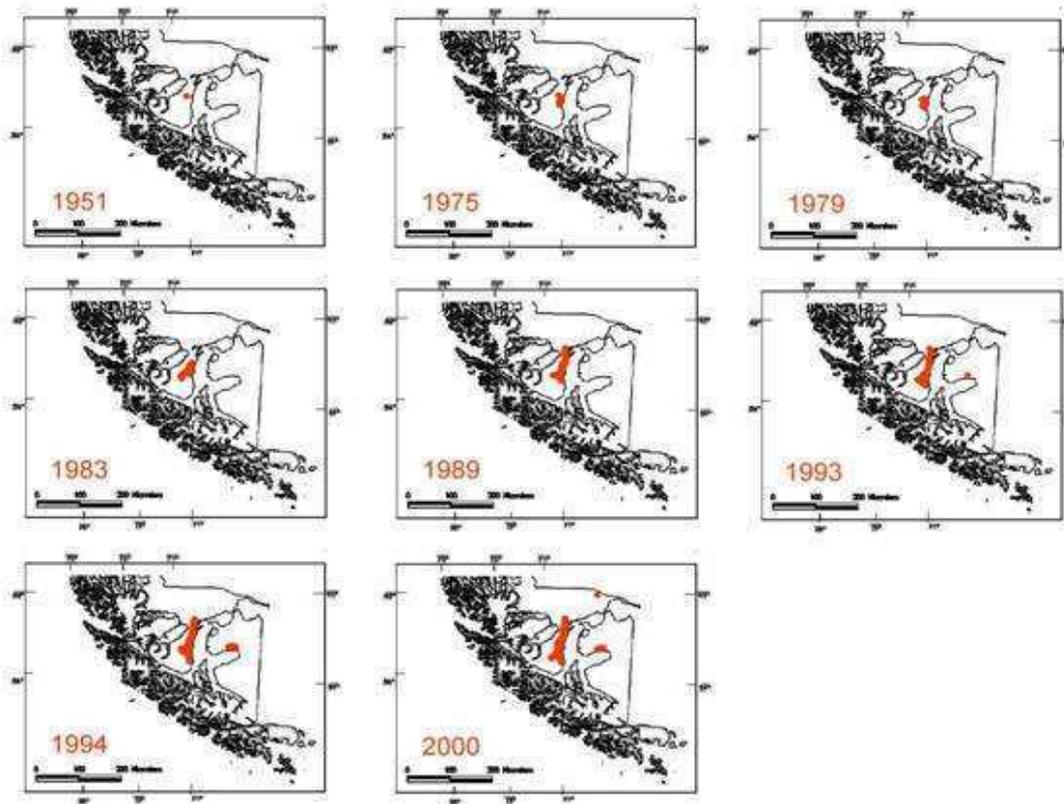


Figura 1.2. Avance de *Hieracium pilosella* en la XII Región de Chile, en el período 1951-2000. Extraído de Domínguez 2004

En Nueva Zelanda se están implementando técnicas de control biológico desde hace más de diez años para disminuir las poblaciones de *H. pilosella*. Sin embargo, si bien se ha demostrado que los agentes de control dañan los individuos de la especie invasora, las poblaciones de insectos aún no han logrado establecerse exitosamente en el campo (Hayes y Wilson-Davey 2009). Por otra parte, en Chile también se quiere implementar el control biológico con los mismos agentes que en Nueva Zelanda y actualmente se encuentran en etapa de experimentación a campo (Mansilla, comunicación personal).

En Argentina, se detectó por primera vez la presencia de *Hieracium pilosella* en el año 1993, en la región de estepa de la provincia de Tierra del Fuego (Collantes, comunicación personal, Livraghi et al 1998). Casi inmediatamente y en un sitio puntual, se observó un aumento de la cobertura de la especie del 100% en un período de 3 años (1996-1999) y más del 400% en un período de 11 años (1996-2006, Rauber et al 2005, 2007). Esto indicaría que, a escala de parche y en este sitio, la especie no habría tenido un período de retardo luego de la introducción y se encontraría actualmente en una etapa de crecimiento exponencial.

La invasión de *H. pilosella* en los pastizales podría tener consecuencias ecológicas importantes. El contenido de nitrógeno de los tejidos de *H. pilosella* es más alto que el de la vegetación nativa de los sitios que invade (Braun 2009; Scott et al 2001) y se ha comprobado que, en la estepa fueguina, la tasa de descomposición es mayor comparada con otras especies nativas (Braun 2009). Por lo tanto, reduciría la captura de carbono y determinaría cambios en la dinámica de nutrientes en los suelos de la región.

Objetivos

Objetivo general

Estudiar a distintas escalas de análisis los patrones de la invasión reciente de una especie exótica (*Hieracium pilosella*) común en pastizales templado-fríos y algunos de los factores relacionados, principalmente pastoreo doméstico, heterogeneidad de la vegetación y disturbios al suelo.

Objetivos específicos

- 1) Estimar la distribución y la abundancia de *H. pilosella* en la región de estepa de Tierra del Fuego.
- 2) Evaluar la relación entre la abundancia de *H. pilosella* y la riqueza / diversidad de especies de los sitios relevados, a escala regional considerando todo el conjunto de datos, y a escala de comunidad, restringiendo el análisis dentro de cada tipo de comunidad.
- 3) Evaluar la relación entre la abundancia de *H. pilosella* y la abundancia de especies de la misma forma de vida (dicotiledóneas herbáceas) dentro de cada tipo de comunidad vegetal.
- 4) Estudiar el efecto del tipo de disturbio y la exclusión al pastoreo ovino sobre el establecimiento y expansión de *H. pilosella* a escala de micrositio.
- 5) Construir un mapa regional de riesgo de invasión de *H. pilosella*.

Hipótesis

Las hipótesis de trabajo son las siguientes:

- 1) La estimación de la distribución y abundancia de *H. pilosella* en la región de estepa de Tierra del Fuego no posee una hipótesis asociada, dado que es un estudio descriptivo.
- 2) La riqueza y la diversidad de especies de cada sitio y la abundancia de la especie invasora *H. pilosella* en ese mismo sitio están positivamente relacionadas a escala regional y negativamente relacionadas a nivel de comunidad.
- 3) La abundancia de la especie invasora y la abundancia de especies de la misma forma de vida están negativamente relacionadas a nivel de comunidad.
- 4) El pastoreo doméstico y los disturbios al suelo promueven el establecimiento y la expansión de *Hieracium* a escala de micrositio.

Predicciones

- 1) La estimación de la distribución y abundancia de *H. pilosella* en la región de estepa de Tierra del Fuego no posee una predicción asociada, dado que corresponde a un estudio descriptivo.
- 2) A escala regional, es decir, analizando todo el conjunto de datos, a mayor riqueza y diversidad de los sitios, se observará una mayor cobertura de *H. pilosella*. Por el contrario, restringiendo el análisis dentro de cada tipo de comunidad vegetal (nivel de comunidad), se espera que a mayor riqueza y diversidad en los sitios pertenecientes a una misma comunidad, se observe una menor cobertura de la invasora.
- 3) Se espera que a mayor cobertura de dicotiledóneas herbáceas en los sitios pertenecientes a una misma comunidad, se observe una menor cobertura de *H. pilosella*.
- 4) La proporción de micrositios colonizados por *H. pilosella* y la cobertura de la especie invasora aumentarán a medida que aumente la intensidad del disturbio y serán mayores en condiciones de pastoreo con respecto a condiciones de exclusión al pastoreo.

Capítulo 2

Estructura espacial, distribución y abundancia de *Hieracium pilosella* a escala regional*

Introducción

En la mayoría de los casos, en los sistemas naturales las especies no se distribuyen en el espacio de una manera aleatoria, sino que su presencia en un determinado sitio está influenciada por la abundancia en sitios próximos (Donald 1994, Englund 1988, Miller et al 2007, Rossi et al 1992). Esto estaría dado por las estrategias de dispersión de las especies, por la distribución de recursos y por características del ambiente. La influencia que ejercen sitios próximos entre sí se denomina dependencia espacial. Cuando existe dependencia espacial, para una adecuada descripción y caracterización de la distribución de la especie resulta conveniente el uso de herramientas que analicen la estructura espacial de la variable (Rossi et al 1992, Rufino et al 2006). La función de correlación entre dos sitios cercanos de la abundancia de la especie exótica en estudio ayudará a la caracterización del proceso de invasión.

Las invasiones biológicas están caracterizadas por una dinámica espacio-temporal (Pyšek y Hulme 2005). La determinación de los patrones espaciales en relación a las características de la región ayudará a la comprensión del proceso de invasión. A escala regional, las especies invasoras rara vez se dispersarían en el paisaje en un frente continuo, sino que el patrón más usual sería la formación de poblaciones satélites que se establecen a cierta distancia del parche original y podrían a su vez ser fuente de propágulos y así expandirían el rango de la especie (Radosevich et al 2003). Esta estrategia de expansión ha sido poco tenida en cuenta en el estudio de los procesos de invasión (Radosevich et al 2003), a pesar de son procesos que permiten a las especies invasoras cubrir un área mucho mayor y expandirse mucho más rápido con respecto a las poblaciones que avanzan como un único

* Parte de este capítulo se encuentra publicado en Cipriotti, P.A., R.B. Rauber, M.B. Collantes, K. Braun y C. Escartín. 2010. *Hieracium pilosella* invasion in the Tierra del Fuego steppe, Southern Patagonia. Biological Invasions 12: 2523- 2535

frente. Tanto la dispersión local como la dispersión a larga distancia determinan patrones espaciales (Pyšek y Hulme 2005).

El objetivo más importante de este capítulo es estimar la distribución y la abundancia de la especie en toda la región. Para ello se evaluará la estructura espacial de *H. pilosella* en dos zonas de la región de estepa de Tierra del Fuego y a partir del modelado de estas estructuras espaciales, se aplicará una técnica de interpolación para estimar la distribución y abundancia de la especie en la región. Este capítulo no presenta hipótesis ni predicciones asociadas dado que corresponde a un estudio descriptivo.

Metodología

Area de estudio

El estudio fue llevado a cabo en la región de estepa de la isla de Tierra del Fuego, que abarca una superficie aproximada de 5000 km², desde el estrecho de Magallanes al norte hasta el paralelo 54°, aproximadamente, y desde la costa del Mar Argentino al este hasta el límite con Chile al oeste (figura 2.1). La estepa de Tierra del Fuego es parte de la Estepa Magallánica, que representa el sector más húmedo del gran bioma de la Estepa Patagónica (Collantes et al 2009). Las precipitaciones decrecen en sentido suroeste-noreste y la temperatura media anual crece en el mismo sentido (Collantes et al 2009). En el extremo norte, la media anual de precipitaciones es de 300 mm y en el sur, 450 mm (Collantes et al 1999). La distribución de las precipitaciones es homogénea durante todo el año, aunque el balance hídrico indica un notable déficit durante los meses de diciembre y enero (Koremblit y Forte Lay 1991). La región está sometida a fuertes vientos con marcada direccionalidad oeste-este/noroeste-sureste, que se intensifican durante la estación estival (Moore 1983). Es una isla que posee una historia de pastoreo ovino de más de 100 años (Belza 1977), con producción de lana y carne ovina (Cingolani 1999).

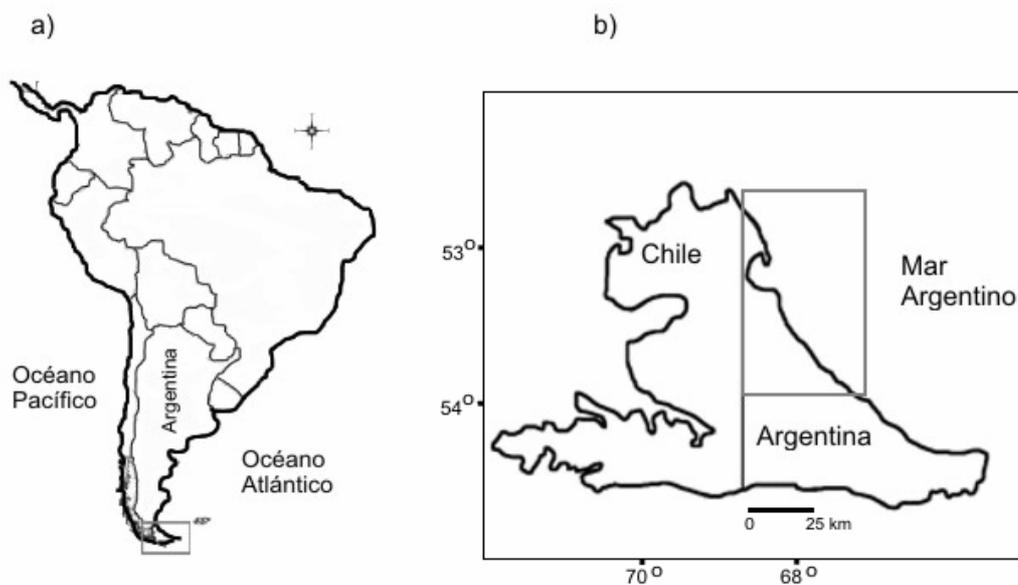


Figura 2.1. Ubicación geográfica del relevamiento. a) Ubicación de la isla de Tierra del Fuego, b) región de estepa estudiada.

Relevamiento

Selección de sitios

La región fue dividida en tres zonas (figura 2.2). Para la selección de los sitios, inicialmente se tomó un mapa de vegetación de la región (Collantes et al 1985), se digitalizó y georeferenció usando una imagen Landsat ETM+ de febrero de 2002. Sobre este mapa se estableció una grilla regular con una distancia entre líneas de 2 km para la zona norte y 7 km para la zona sur. Cada intersección de líneas correspondió a un sitio de muestreo. Se decidió que en la zona norte de la bahía San Sebastián (zona I), la intensidad de muestreo fuese mayor con respecto a la zona sur (zona III) por dos motivos. La información previa que se disponía era que la zona norte estaba muy invadida; en cambio, no se poseía información del estado de la invasión en la zona sur. Por otra parte, la zona norte posee una red de caminos muy importante, debido a la intensa explotación petrolera, lo cual facilita el acceso en todo el territorio; en la zona sur, por el contrario, la densidad de caminos es mucho menor y la accesibilidad a los sitios es muy limitada.

Por otra parte, se tomó un mapa provisto por la Secretaría de Recursos Naturales de la provincia de Tierra del Fuego que indica los potreros donde se han llevado a cabo prácticas agronómicas que implican grandes disturbios al suelo. En el caso de que alguna de estas áreas

no le hubiese correspondido un sitio de muestreo, se estableció un sitio en el centro de la misma. Las coordenadas de los sitios se cargaron a un GPS, con el que se ubicaron en el campo.

La zona de la bahía San Sebastián (zona II) (figura 2.2) presenta diferencias muy marcadas con respecto a las otras dos, tanto en sus características abióticas como en la composición de la vegetación (Collantes et al 2009) y sus límites geográficos son muy marcados. La zona presenta grandes superficies de suelos anegados permanente o transitoriamente, salinos y con mayores valores de pH que los suelos de las otras zonas y la vegetación está caracterizada por la presencia de especies tolerantes a la salinidad, pertenecientes a los géneros *Puccinellia*, *Lepidophyllum* y *Sarcocornia*. Se seleccionaron 5 sitios de muestreo de acuerdo a la accesibilidad y de manera que estuvieran lo más equidistantes entre sí que fuese posible.

Toma de datos

En cada sitio se buscó la comunidad vegetal representada en el mapa, por lo cual en algunos casos hubo que alejarse algunos metros de la coordenada exacta previamente establecida. Una vez hallada la comunidad correspondiente, se seleccionó un sitio representativo de la comunidad y homogéneo y se estableció una transecta lineal de 50 m. Tres personas recorrieron en sentido paralelo a la transecta en una dirección a un lado de la transecta y en otra dirección al otro lado de la misma, cubriendo un área de 50 x 50 m. En caso de encontrar a *H. pilosella*, se midieron dos diámetros ortogonales del manchón para estimar la cobertura.

Análisis de datos

H. pilosella no fue encontrada en ningún sitio relevado dentro de la zona de la bahía San Sebastián, ni se detectó en numerosas recorridas adicionales realizadas en dicha zona. Por todo esto y dadas las características particulares de esta zona y sus límites geográficos muy definidos, se decidió excluir para los análisis del presente capítulo los cinco sitios relevados dentro de la zona II.

Se analizaron la zona norte (zona I) y la zona sur (zona III) por separado (figura 2.2), debido a que la intensidad de muestreo es diferente en cada una de las zonas. El total de sitios analizados fueron 167 (los 159 iniciales más los 13 con disturbios menos los ubicados dentro de la zona II).

Extensión y grado de invasión

Se evaluó el estado de invasión en cuanto a la cobertura de la especie en toda la región y en cada zona y, por otra parte, se compararon ambas zonas en cuanto al mínimo, máximo y mediana de cobertura de la especie de aquellos datos tomados en sitios sin y con disturbios.

Mapa de distribución y abundancia

Para construir el mapa de distribución y abundancia de la especie en la región se utilizaron técnicas geoestadísticas porque existen numerosas evidencias de que la distribución y abundancia de las especies suelen poseer dependencia espacial y, particularmente, de que los datos están correlacionados positivamente en el espacio, es decir, que dos sitios próximos son más similares entre sí que dos sitios alejados (Rossi et al 1992). Si existe correlación espacial en los datos, no se cumple que los sitios de muestreo sean independientes entre sí, lo cual es un requisito para la mayoría de los demás métodos de estimación de distribución y en muchos casos este requisito es ignorado (Guisan y Zimmermann 2000, Zuur et al 2009).

La geoestadística consiste en la detección, modelado y estimación de patrones espaciales, basados en la construcción e interpretación de un semivariograma (Rossi et al 1992). El semivariograma representa el grado y el tipo de correlación que presenta una variable, en este caso la cobertura de *H. pilosella*, en función de la distancia (Isaaks y Srivastava 1989). El modelo generado a partir de éste permite utilizar los datos de sitios relevados discretos, interpolarlos y crear una superficie continua que estima los valores de una variable de interés en toda un área (Dille et al 2002, Miranda-Salas y Condal 2003). En este caso permitiría estimar la distribución y abundancia de la especie estudiada.

En primer lugar, se exploró el cumplimiento de las dos condiciones para el ajuste de los semivariogramas:

- 1- los datos deben estar distribuidos normalmente

Para normalizar los datos, los mismos se transformaron aplicando la siguiente función:

$$y = \text{Ln}(100000 * x) \quad (2.1)$$

donde x corresponde al porcentaje de cobertura de *H. pilosella* en cada sitio de muestreo. Dado que en muchos sitios los valores de cobertura son muy bajos, se multiplicaron todos por un número entero (100000) para facilitar su manipulación. Además, debido a que no es posible aplicar la función logarítmica a los valores iguales a cero, a aquellos sitios donde no se encontró la especie se le asignó el menor valor de cobertura encontrado en cada zona (0.00001256 % para la zona norte y 0.00002827 % para la zona sur). Debido a esto, el mapa generado surge a partir de la utilización de valores medios más altos que los reales y esto da lugar probablemente a un escenario de invasión algo más grave que el real.

Además, el conjunto de datos de ambas zonas contiene muchos sitios donde el porcentaje de cobertura de la especie es cero. Esto sesga la distribución hacia estos valores. Para cumplir con el requisito de normalidad, se eliminaron los datos espacialmente anómalos (conocidos como “outliers” espaciales), es decir aquellos sitios con valores de abundancia cero rodeados de sitios con alta cobertura de la especie invasora. Esta práctica es aceptada y hasta incluso recomendada para el ajuste de los semivariogramas (Armstrong 1984). Además de estos valores anómalos se eliminaron al azar algunos sitios adicionales con valor cero de abundancia de la especie (aprox. 20% de los ceros totales). Muchos de estos últimos sitios se encontraban rodeados por otros sitios donde la especie no se encontró (otros ceros). Al estar próximos ambos sitios con ausencia de la especie, se considera que el efecto de la eliminación de estos ceros sobre el ajuste del modelo será bajo.

2- la distribución de los datos debe ser estacionaria, esto es, la estructura de la correlación es independiente de la localización en el área estudiada y sólo depende de la distancia (Isaaks y Srivastava 1989).

Se graficó la distribución de la variable en cada zona y se exploró la presencia de algún tipo de tendencia en la distribución de los datos para verificar el cumplimiento de esta condición.

Se construyeron semivariogramas experimentales para ambas zonas. Se analizaron distancias de separación de sitios entre 1500 y 10000 m para la zona norte y entre 3000 y 20000 para la zona sur. Se calculó la semivarianza para cada distancia de separación y se

seleccionó el modelo que mostró el mejor ajuste, de acuerdo a los valores del coeficiente de regresión (r^2) y de la suma de los cuadrados de los residuales (S.C.R.). Se utilizaron estos modelos para la estimación de la abundancia de *H. pilosella* en cada una de las zonas mediante interpolación por kriging universal. El kriging se diferencia de otros porque provee una medida de error asociada a cada valor predicho (Isaaks y Srivastava 1989).

Armstrong (1984) indica que es válido realizar modificaciones en el conjunto de datos para lograr el ajuste de los semivariogramas, pero que aquellos datos que hayan sido modificados deben ser utilizados posteriormente sin modificar para la interpolación. Por lo tanto, para minimizar el efecto de la eliminación de ceros para el ajuste de los semivariogramas sobre la estimación de la distribución y abundancia de la especie, aquellos sitios excluidos para el ajuste de los semivariogramas fueron posteriormente incorporados para la interpolación. Por lo tanto, el mapa final de distribución y abundancia fue construido considerando la totalidad de los sitios muestreados.

Para verificar la validez de toda la metodología llevada a cabo, se realizó una validación cruzada. La validación cruzada surge a partir de que el software remueve el valor original medido, estima cuánto valdría el valor de cobertura de la especie (en este caso) en cada sitio de acuerdo al modelo obtenido y lo compara con el valor efectivamente medido (Isaaks y Srivastava 1989). El grado de ajuste de esta regresión se evaluó posteriormente mediante el software Infostat tomando los valores medidos y los predichos surgidos del análisis descrito.

Todos los análisis se llevaron a cabo con el software GS+ v.9 (Gamma Design Software).

Resultados

Extensión y grado de invasión

La especie se encuentra presente en toda la región de estepa de Tierra del Fuego, con cobertura general baja (tabla 2.1), aunque existen sitios donde puede alcanzar valores de hasta 70%. La zona sur de la bahía San Sebastián presenta valores más altos de cobertura que la zona norte (tabla 2.1).

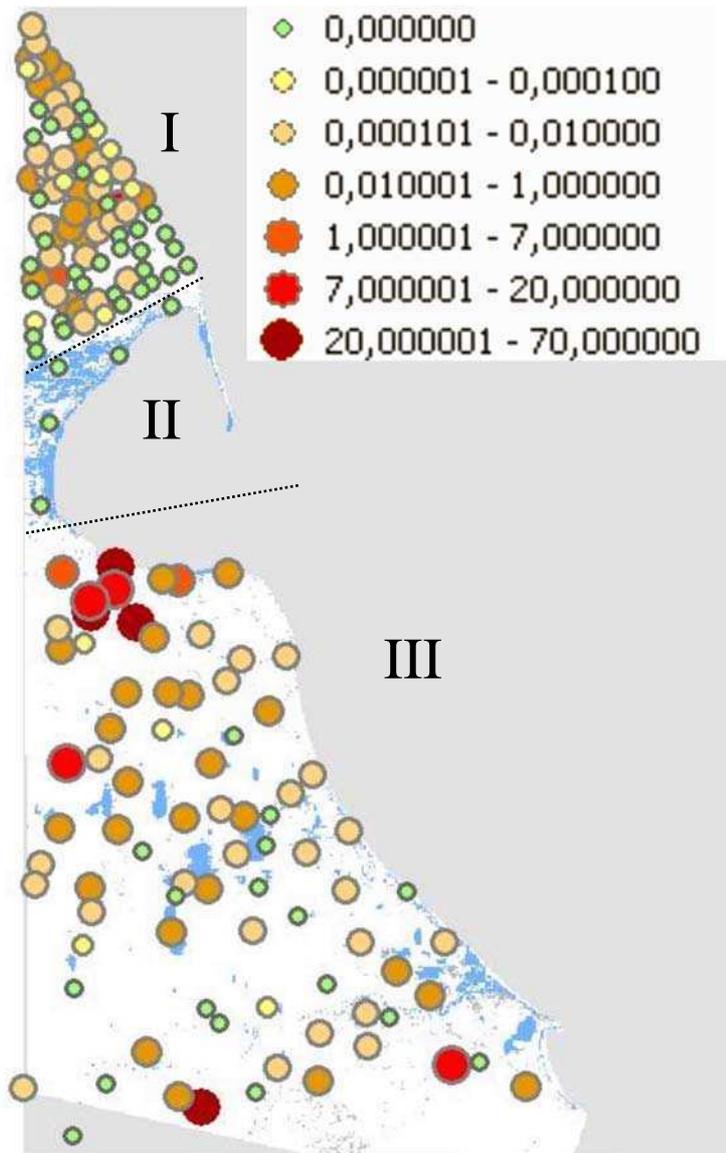


Figura 2.2. Distribución de valores de cobertura de *H. pilosella* (%) en la región. Cada círculo representa un sitio de muestreo y los números romanos indican las zonas en que fue dividida la región para el análisis.

Tabla 2.1. Datos de abundancia de *H. pilosella* en ambas zonas. N corresponde al número de sitios

Zona	N	Mediana* (Cobertura %)	E.E.	Mínimo (%)	Máximo (%)
Ambas	167	0,0009	0,70	0	70
norte	87	0,0002a	0,12	0	10
sur	80	0,0024b	1,44	0	70

* Análisis de Kruskal-Wallis, letras diferente indican diferencias significativas ($p = 0.039$) entre zonas

Al evaluar los datos tomados en sitios con disturbios, se volvió a observar mayor grado de invasión en la zona sur (tabla 2.2).

Tabla 2.2. Datos de abundancia de *H. pilosella* en los sitios con grandes disturbios. N corresponde al número de sitios

Zona	N	Mediana (Cobertura %)*	E.E.	Mínimo (%)	Máximo (%)
norte	7	1,00a	1,29	0,00001256	10
sur	6	40,00b	10,77	7	70

* Análisis de Kruskal-Wallis, letras diferente indican diferencias significativas ($p = 0.0017$) entre zonas

Semivariogramas

Previamente a la construcción de los semivariogramas, se verificó la normalidad de la distribución de los datos y la homogeneidad de la distribución de la cobertura de *H. pilosella* en el espacio (figura 2.3). Si se observara mayor dispersión de los datos de cobertura de la especie en una determinada localización en el área estudiada, con respecto a otras localizaciones, se podría suponer que los datos presentan diferente estructura de correlación en diferentes localizaciones. En este caso, la distribución de los datos no presenta ningún patrón en el espacio, por lo tanto, no existen evidencias para suponer que los datos presentan diferente estructura espacial en distintas localizaciones del área (figura 2.3).

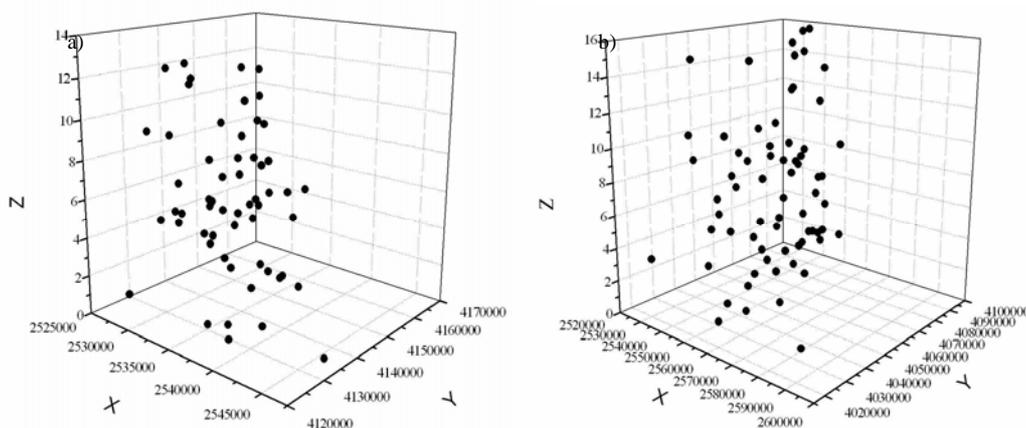


Figura 2.3. Distribución de la datos ($\ln(\% \text{ Cobertura} * 100000)$) en relación a las coordenadas X e Y para a) zona norte y b) zona sur. La coordenada X corresponde a la longitud, la coordenada Y a la latitud y la coordenada Z, a la cobertura de *H. pilosella*.

Cada una de las zonas presentó una diferente estructura espacial (figura 2.4 y tabla 2.3).

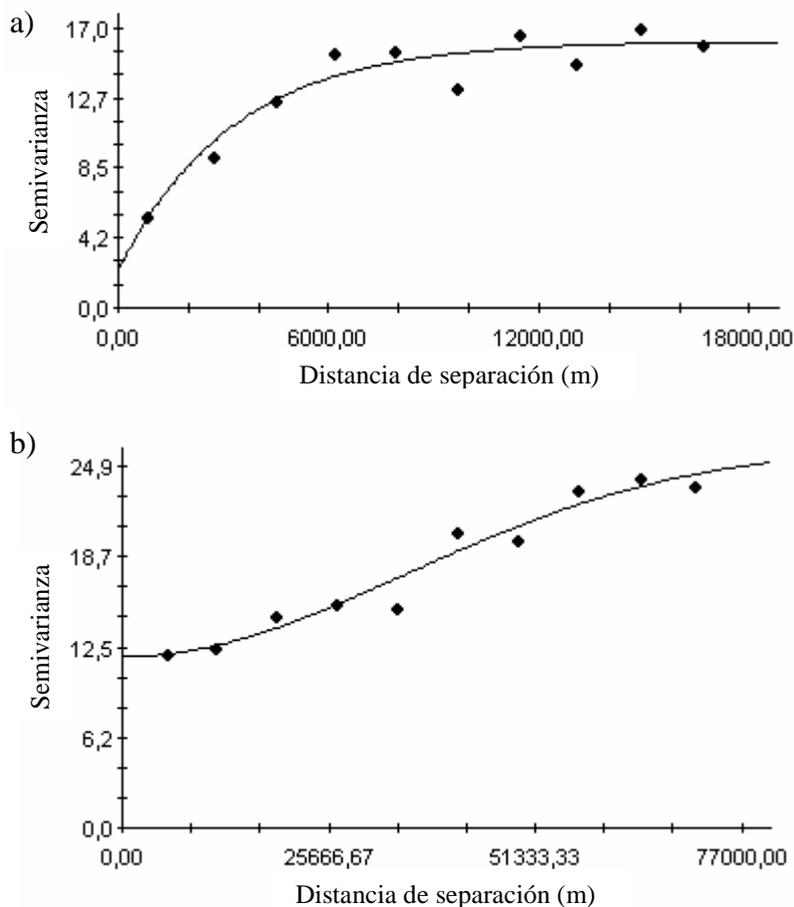


Figura 2.4. Semivariogramas de las zonas a) norte y b) sur de la bahía San Sebastián. Los puntos indican los valores medios para cada distancia y la curva indica el modelo de ajuste de los datos.

En la zona norte, casi el 86% de la varianza total es explicada por el modelo exponencial al que ajusta (tabla 2.3). Por su parte, el modelo gaussiano de la zona sur explica algo más que el 55% de la variabilidad total de la población. Los tres parámetros que describen a los semivariogramas, estos son, el efecto pepita, la meseta y el rango, son menores en la zona norte con respecto a la zona sur. No se encontró anisotropía en ninguna de las dos zonas.

Tabla 2.3. Datos de ajuste de los semivariogramas para ambas zonas

Zona	Modelo	Efecto pepita (Co)	Meseta (Co + C)	Rango (A)	C/(Co + C)	r ²	S. C. R.*
Norte	Exponencial	2.29	16.19	9900	0.859	0.910	10.8
Sur	Gausiano	11.79	26.23	86256	0.551	0.953	9.48

- S.C.R.= Suma de los cuadrados de los residuales

Mapa de distribución y abundancia

El mapa de estimación de distribución y abundancia de *H. pilosella* se presenta en la figura 2.5, en el cual se observa la asociación espacial de la cobertura de la especie.

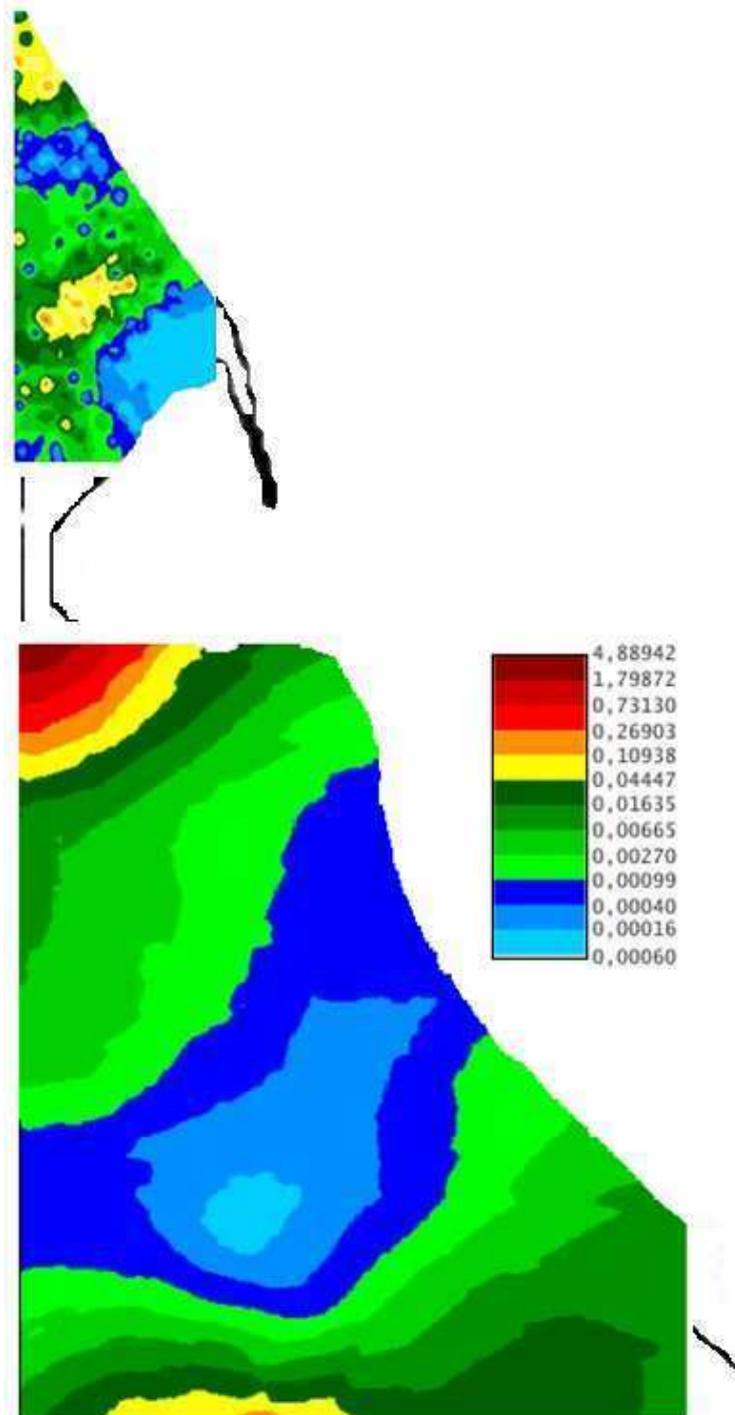


Figura 2.5. Cobertura de *Hieracium pilosella* (%) en la región.

La validación cruzada realizada para la verificación de la metodología llevada a cabo se presenta en la figura 2.6. La pendiente de regresión para la zona norte es 0,988 (ES=0,293, $r^2=0,118$, $p=0,0004$) y para la zona sur, 0,768 (ES=0,183, $r^2=0,184$, $p=0,0001$).

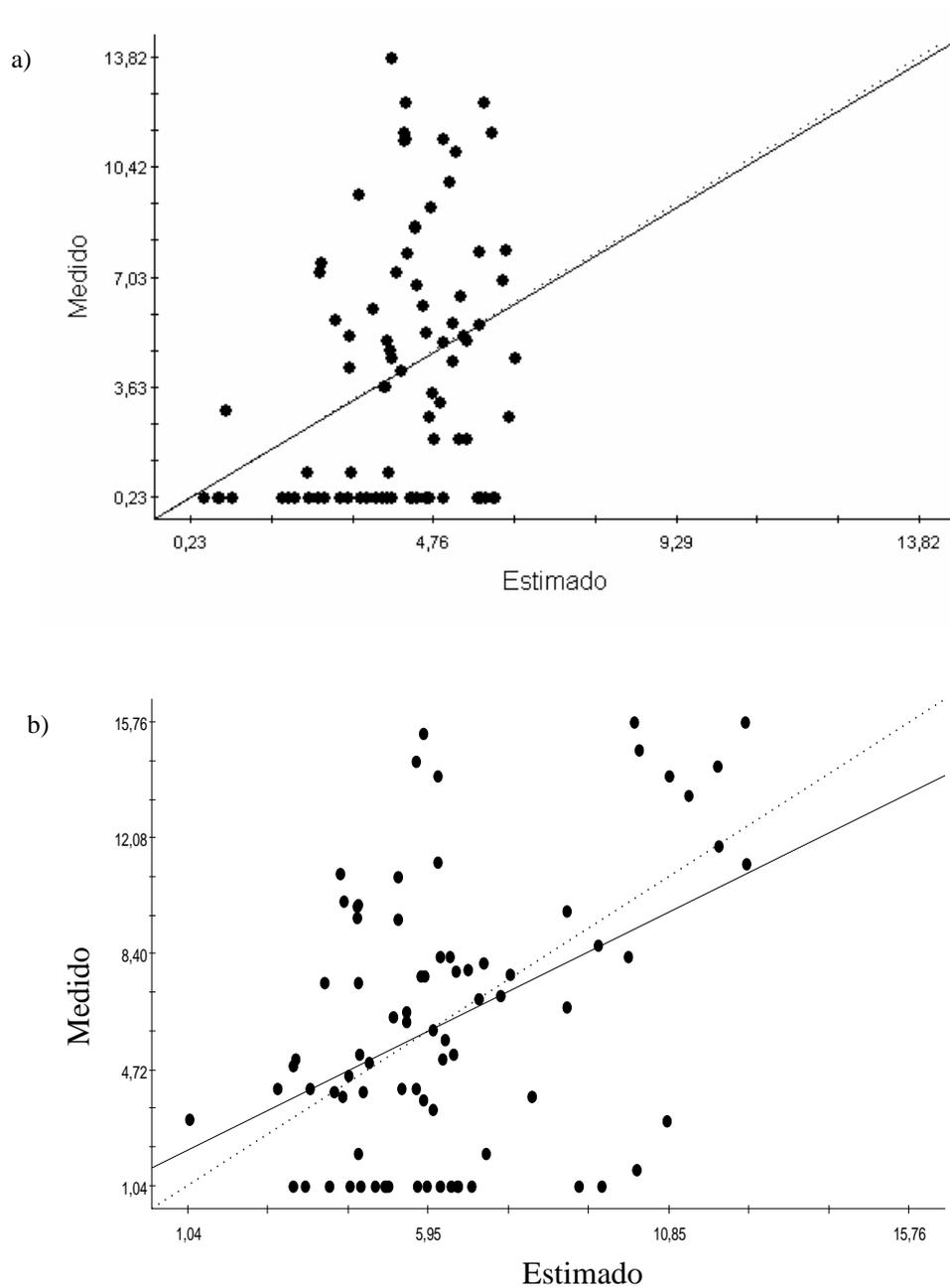


Figura 2.6. Validación cruzada correspondiente a la zona a) norte y b) sur de la bahía San Sebastián. Las líneas punteadas indican el ajuste teórico y las líneas continuas, el empírico entre los valores medidos y los predichos.

Discusión

A partir de los resultados obtenidos en el presente capítulo se observó que *H. pilosella* se encuentra diseminada en toda la región, con baja cobertura media (1,88%) y que presenta áreas de gran abundancia. Estas áreas de gran abundancia de la especie corresponden a sitios con disturbios antrópicos históricos (Serra 1992). Por lo tanto, existe una asociación entre la abundancia de la especie invasora y la historia de uso de la región. Las características de estos disturbios antrópicos (tipo de práctica, año de inicio, repeticiones y extensión) son aproximadamente los mismos en toda la región (Serra 1992). Sin embargo, la zona sur presenta mayores valores de abundancia de la especie que la zona norte (tabla 2.1 y 2.2). La zona sur es más húmeda que la zona norte y su temperatura media es menor (Korembli y Forte Lay 1991, Servicio Meteorológico Nacional, Vallerini 1975). Alguno de estos dos factores, o ambos, podrían estar favoreciendo a la especie invasora.

Por otra parte, el área central de la zona sur presenta muy baja abundancia de *H. pilosella*. Esta área posee suelos con características diferentes al resto de los suelos de la región (Collantes et al 2009), su origen es terciario, son más neutrófilos, cubiertos principalmente de pastizales de pastos cortos y abundan allí lagunas de aguas saladas que tienen influencia en la vegetación circundante.

Con respecto a los semivariogramas obtenidos, los tres parámetros que los caracterizan, estos son, el efecto pepita, la meseta y el rango (Issaks y Srivastava 1989, Johnson et al 1996), son mayores para la zona sur con respecto a la zona norte (tabla 2.3). Contrariamente, la varianza explicada por el modelo es menor. Todo esto, excepto el valor de meseta mayor, es coherente con la menor resolución espacial con que se evaluó esa zona (Cousens et al 2002). El valor de meseta indica la varianza más allá de la distancia dentro de la cual existe correlación entre los datos. Los valores extremos de cobertura observados en sitios con disturbios en la zona sur (tabla 2.2) estaría generando esta mayor variabilidad en esta zona con respecto a la zona norte.

En la región estudiada, predominan los vientos del oeste y del noroeste (Moore 1983), dependiendo del momento del año. Sin embargo, no se observa anisotropía en el análisis (Rossi et al 1992). Esto se debería a la baja resolución espacial del estudio. Si, por el contrario, se realizan observaciones cualitativas en una superficie de unas pocas hectáreas, se advierte que los grandes parches (de más de 600 m²) de la especie presentan un límite muy definido en el extremo nor-noroeste y más disperso y diseminado en dirección sur-sureste (observación personal). A medida que se avanza en este sentido, se observan parches de menor tamaño y

más esparcidos. Es muy probable que este patrón hubiera sido detectado a nivel regional en un análisis con distancias menores entre sitios (Miller et al 2007).

Existen algunas limitaciones con respecto al alcance del mapa obtenido de acuerdo a la metodología llevada a cabo. Por un lado, no es posible realizar ninguna inferencia a una resolución espacial menor que la analizada. Por otro lado, es posible que algunos sitios con alta cobertura de la especie no se hayan detectado, debido a la gran distancia entre los sitios de observación, sobre todo en la zona sur. En geoestadística, la calidad y precisión de un mapa predictivo depende de la distancia entre los sitios en que se realizaron las observaciones (Cousens et al 2002). En este caso, el ajuste de los semivariogramas se realizó con distancia entre sitios de aproximadamente 2000 m para la zona norte y 7000 m para la zona sur. Por último, la diferencia en la resolución espacial del relevamiento limita la comparación entre las zonas en cuanto a la estructura espacial.

Los resultados de este estudio son importantes porque ayudan a entender el proceso de invasión en una etapa temprana, lo cual está muy poco documentado. El estudio de los patrones y procesos de especies invasoras, y en especial cuando la invasión es reciente, constituye una oportunidad para intentar entender cómo se distribuyen y se expanden las especies en un nuevo sitio. Un seguimiento en los próximos años de los sitios relevados permitirá determinar con mayor precisión el proceso de invasión y desarrollar modelos espaciales de diseminación de la especie en la región.

Capítulo 3

Invasión de *Hieracium pilosella* en relación a la riqueza y la diversidad, a distintas escalas de análisis

Introducción

Los estudios que relacionan el éxito de especies exóticas con la riqueza y la diversidad de especies han tenido resultados contradictorios. Los intentos a través de la teoría ecológica de comunidades de resolver y explicar las distintas respuestas a diferentes escalas (Knight y Reich 2005, Shea y Chesson 2002) parecen cumplirse sólo parcialmente. A grandes escalas de observación parece cumplirse que el éxito de las invasiones y la riqueza o diversidad de especies de los sitios están positivamente correlacionadas, pero a escalas menores los resultados siguen siendo diversos (Brown y Peet 2003, Knight y Reich 2005, Lonsdale 1999, Perelman et al 2007, Symstad 2000, Thiele et al 2010). El solapamiento funcional entre las especies podría explicar estos patrones (Drenovsky y James 2010). Una especie encontraría mayor resistencia para su ingreso en sitios donde estén presentes otras especies que compartan atributos funcionales con ella (Díaz y Cabido 2001).

En Nueva Zelanda, *Hieracium pilosella* se encuentra presente principalmente en pastizales de *Festuca novae-zelandiae*. Alcanza su máxima dominancia en sitios con precipitaciones medias anuales entre 500 y 1200 mm (Rose et al 1998), con larga historia de pastoreo (Treskonova 1991), alcanzando coberturas muy altas (Duncan et al 1997, Rose et al 1995). Debido a los antecedentes de la invasión de esta especie en otros países y considerando que la invasión estaría en sus etapas más tempranas en la estepa fueguina (Cipriotti et al 2010), resulta importante determinar las características bióticas y ambientales que favorecen su establecimiento y expansión.

Los principales objetivos de este capítulo son evaluar la relación entre la abundancia de *H. pilosella* y la riqueza y la diversidad de especies del conjunto total de los sitios relevados a escala regional y a escala de comunidad y evaluar además la relación entre la abundancia de *H. pilosella* y la abundancia de especies de la misma forma de vida (dicotiledóneas herbáceas) en distintos tipos de comunidad vegetal. Las principales hipótesis de trabajo son que a) la riqueza y la diversidad de especies de cada sitio está relacionada con la abundancia de la especie

invasora *H. pilosella* en ese mismo sitio, y esta relación depende de la escala de análisis y b) que existe una relación entre la abundancia de la especie invasora y especies de la misma forma de vida que ésta a escala de comunidad. Se espera que a escala regional, es decir, analizando todo el conjunto de datos, la abundancia de *H. pilosella* esté positivamente correlacionada con la riqueza y la diversidad de especies de los sitios invadidos, ya que esta relación está influenciada por factores abióticos como la heterogeneidad ambiental. Por el contrario, restringiendo el análisis dentro de cada tipo de comunidad vegetal (escala de comunidad), se espera que esta relación sea negativa, dado que podrían existir interacciones bióticas. En ese sentido, se espera además que a escala de comunidad la correlación entre la abundancia de *H. pilosella* y la de las demás dicotiledóneas herbáceas sea negativa, debido a que podría existir interacciones entre especies de la misma forma de crecimiento (Perelman et al 2007).

Las comunidades vegetales de la región ya se encuentran descritas (Collantes et al 1999) y se conoce la asociación entre cada una de estas comunidades con variables de suelos y paisajes. Dicho relevamiento se realizó antes de la invasión de *H. pilosella*. En el estudio actual se realiza el relevamiento completo de la vegetación, además del muestreo de la cobertura de la especie invasora, con el fin de clasificar a las comunidades vegetales, compararlas con las de Collantes et al 1999 y poder inferir conclusiones sobre condiciones ambientales favorables para la invasión.

Metodología

Area de estudio

El estudio fue llevado a cabo en toda el área de estepa de la isla de Tierra del Fuego. La vegetación se caracteriza por la presencia de *Festuca gracillima*, una mata cespitosa que se encuentra en toda la región (Collantes et al 1999). Gradualmente se convierte en matorrales de *Chilotrimum diffusum*, o en murtillares de *Empetrum rubrum* (figura 3.1) en la medida que cambian las propiedades del suelo (Collantes et al 1999). En las laderas de exposición norte se encuentran típicamente pastizales de pastos cortos (Collantes et al 1999), con baja cobertura de *F. gracillima* y presencia de *Hordeum pubiflorum*, *Poa spiciformis*, *Carex andina*, *Rytidosperma virescens*, etc. En los valles se encuentran las vegas, las comunidades con los

suelos más ricos y productivos de la región (Collantes et al 2009). Sus suelos poseen mayor humedad edáfica que las demás comunidades de la región.

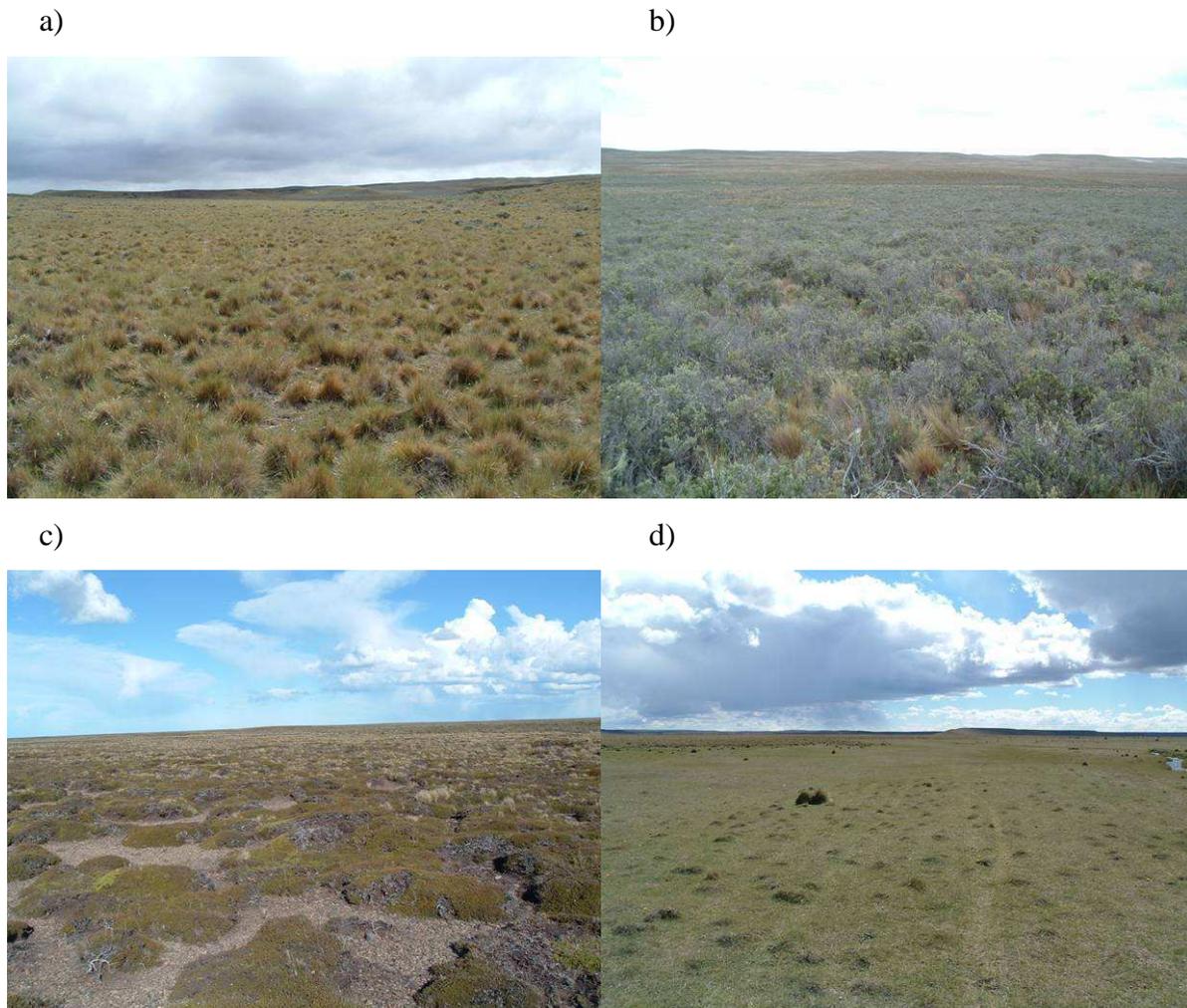


Figura 3.1. a) Pastizales de *Festuca gracillima*, especie característica de la estepa fueguina, b) matorrales de *Chilotrichum diffusum*, c) murtillares de *Empetrum rubrum* y d) pastizales de pastos cortos. Fotos: Dr. Pablo Cipriotti

Selección de sitios

Se utilizaron los sitios de relevamiento mencionados en el capítulo 2. Para todos los análisis de este capítulo se excluyeron los sitios ubicados en las vegas y los sitios de la bahía San Sebastián (zona II), dado que la especie no se encontró allí. Ambas comunidades poseen características muy particulares en comparación a las demás comunidades (Collantes et al

1999, 2009). También se excluyeron los sitios disturbados, debido a que estos se encuentran muy alterados y algunos sitios donde no se habían realizado las mediciones de las variables de intensidad de pastoreo (ver más adelante), resultando en un total de 117 sitios de muestreo.

Relevamiento

En cada uno de los 117 sitios se verificó visualmente la homogeneidad de la comunidad vegetal, se estimó la abundancia de *H. pilosella* según lo descrito en el capítulo 2 y se estimó la abundancia de todas las especies presentes en la misma área (50 x 50 m) mediante la escala modificada de Braun-Blanquet (Westhoff y van der Maarel 1978). Posteriormente, se transformó cada rango de cobertura de dicha escala al punto medio (Tüxen y Ellenberg, en van der Maarel 1979).

Por último, se agruparon las especies en siete formas de vida (Collantes et al 1999), estas son: coirón (mata cespitosa perenne), arbustos, arbustos enanos, dicotiledóneas herbáceas, cojines, pastos blandos y cyperáceas-juncáceas y se estimó la cobertura de estas formas de vida a partir de la longitud que cubrieron en una transecta de 20 m.

Nomenclatura botánica: Moore (1983), Correa (1969-1998)

Actualización de la nomenclatura botánica: Zuloaga y Morrone (1996-1999)

Para evaluar características microclimáticas asociadas a las especies dominantes de la vegetación de estepa, se tomaron medidas de temperatura, humedad e intensidad lumínica. Se dispusieron sensores (HOBO) sobre la superficie del suelo durante un año y con registros horarios en los siguientes micrositios:

a- debajo de arbustos de *Chilotrimum diffusum* (dos sensores dispuestos bajo dos arbusto diferentes)

b- debajo de matas cespitosas de *Festuca gracillima* (dos sensores dispuestos en una mata diferente cada uno) y

c- en césped en ladera norte (dos sensores dispuestos en un césped diferente cada uno).

Estimación de intensidad de pastoreo

Para estimar la intensidad de pastoreo a la que está sometido cada sitio, se consideraron dos indicadores: la frecuencia de heces y la impedancia del suelo, esto es, la resistencia del suelo a la penetración. La compactación del suelo se utiliza como estimador de intensidad de pastoreo (Cingolani 1999), porque el pisoteo del ganado aumentaría la compactación del suelo, disminuyendo la penetrabilidad y la compactación aumentaría en la medida que la intensidad del pisoteo sea mayor. Dado que entre las distintas comunidades vegetales existen diferencias en la característica de los suelos, una comparación de penetrabilidad entre las comunidades no necesariamente indicaría diferencias en la intensidad de pastoreo, por lo tanto, el análisis de esta variable como indicadora de intensidad de pastoreo se realiza únicamente dentro de cada comunidad vegetal. La impedancia del suelo se estimó mediante un penetrómetro Proctor (Davidson, en Black 1965). Se promediaron los valores de 20 mediciones hechas en cada sitio. Para registrar el porcentaje de heces se ubicaron al azar 100 marcos de 50 x 50 cm dentro del área de relevamiento y en sus alrededores. Se calculó el porcentaje de heces tomando la cantidad de marcos con presencia con respecto al total.

Análisis de datos

a) Clasificación de tipos de comunidad vegetal

En primer lugar se clasificaron los sitios de muestreo mediante un análisis de TWINSpan (Kent y Coker 1994), utilizando los puntos medios del rango de cobertura de las especies como niveles de corte de las pseudoespecies (ver Hill 1979, Gauch y Whittaker 1981, Kent y Coker 1992, McCune y Grace 2002) y tres niveles de división. Los grupos obtenidos se consideraron tipos de comunidades vegetales y se compararon con las comunidades vegetales caracterizadas por Collantes y colaboradores (1999) con el fin de validar los resultados. Se evaluó el tipo de comunidad vegetal en el que *H. pilosella* es más frecuente y abundante. Además, se evaluó el gradiente florístico y la relación de la especie invasora con el mismo mediante un análisis de correspondencia destendenciado (ACD, Kent y Coker 1994). Todos estos análisis se realizaron con el software PC-ORD v5.0.

En segundo lugar, se seleccionaron los datos de temperatura, humedad e intensidad lumínica de los meses de enero, abril, julio y noviembre, considerando que cada uno de ellos

es representativo de las estaciones de verano, otoño, invierno y primavera, respectivamente. Se realizó el análisis de Shapiro-Wilks modificado (InfoStat v.2009) para determinar si la distribución del conjunto de datos es normal. Dado que parte de los datos no presenta esta distribución, se llevó a cabo análisis de Kruskal-Wallis para determinar diferencias de

- a) intensidad lumínica media,
- b) intensidad lumínica máxima diaria media,
- c) amplitud térmica,
- d) temperatura máxima media y
- e) humedad relativa media

entre los distintos micrositios (bajo arbusto, bajo mata cespitosa y entre pastos cortos).

Una vez verificada la coincidencia de las comunidades obtenidas mediante TWINSpan con las comunidades descritas por Collantes y colaboradores (1999) se asoció la presencia y cobertura de *H. pilosella* con las características de los suelos de dichas comunidades tomados del mismo trabajo.

c) Intensidad de pastoreo

Se evaluó la correlación (coeficiente de Spearman) entre los valores de los estimadores de intensidad de pastoreo y la cobertura de *H. pilosella* dentro de cada tipo de comunidad.

d) Riqueza, diversidad y formas de vida

En primer lugar, se determinaron los valores de riqueza y diversidad (complemento del índice de Simpson, $1 - D$) para cada censo de vegetación. Se utilizó para esto el software PCORD 5.0. Por un lado, se realizó un análisis de varianza paramétrico para determinar las diferencias de riqueza y diversidad entre los tipos de comunidad vegetal. Previamente se determinó que los datos siguen una distribución normal mediante la prueba de Shapiro-Wilks modificado (InfoStat v.2009) y la homogeneidad de varianzas con la prueba de Levene (InfoStat v.2009). Por otro lado, se evaluó la relación entre los valores de estos parámetros y la cobertura de *H. pilosella* para cada sitio mediante análisis de correlación (coeficiente de Spearman). Se realizó este análisis dentro de cada tipo de comunidad vegetal y para todo el conjunto de datos (todos los tipos de comunidad juntas). Se evaluó además la correlación entre la cobertura de *H. pilosella* y la de las diferentes formas de vida, dentro de cada tipo de comunidad y para todo el conjunto de datos.

Resultados

Clasificación de tipos de comunidad vegetal

Se formaron siete grupos de censos a partir del análisis de TWINSpan (tabla 3.1). Se encuentran coincidencias con comunidades previamente descritas para la región (Collantes et al 1999, tabla 3.2).

Tabla 3.1. Media de cobertura y constancia (entre paréntesis) para cada grupo (en números romanos). Los valores de cobertura fueron calculados sin tener en cuenta los valores de cobertura cero. Los valores resaltados indican las especies indicadoras para cada grupo. Las sucesivas divisiones del análisis de TWINSpan se representan en la parte superior. Valores medios de riqueza y diversidad de especies también son indicados para cada grupo. N corresponde a la cantidad de sitios.

Grupo	I	II	III	IV	V	VI	VII
N	11	28	26	10	20	18	4
<i>Adesmia</i> sp.		2.2 (10.7)	1.0 (3.8)	1.8 (20.0)			
<i>Lycopodium</i>	2.1 (45.5)	0.9 (14.3)					
<i>Thlaspi magellanica</i>		1.0 (7.1)	1.0 (19.2)		1.0 (5.0)		
<i>Leucheria hahnii</i>	0.6 (36.4)	0.9 (53.6)	0.9 (19.2)		1.0 (5.0)		
<i>Draba magellanica</i>	0.8 (18.2)	0.9 (17.9)	1.0 (26.9)	0.5 (10.0)	1.0 (5.0)		
<i>Galium fuegianum</i>			2.5 (3.6)				
<i>Senecio patagonicus</i>	1.0 (18.2)	0.8 (10.7)		1.0 (10.0)		0.5 (5.6)	
<i>Arjona patagonica</i>		1.3 (14.3)	1.1 (53.8)	1.0 (30.0)	0.9 (20.0)	0.8 (16.7)	
<i>Berberis buxifolia</i>	1.3 (54.5)	1.5 (71.4)	3.7 (100.0)	1.8 (80.0)	2.3 (60.0)	1.9 (27.8)	
<i>Berberis empetrifolia</i>		1.1 (78.6)	1.2 (26.9)	0.8 (30.0)	1.0 (10.0)	0.8 (11.1)	
<i>Oxalis enneaphylla</i>	1.0 (9.1)	1.0 (14.3)	0.9 (57.7)	1.0 (50.0)	0.9 (20.0)	0.8 (11.1)	
<i>Phaiophleps biflora</i>	1.0 (9.1)	0.9 (28.6)	0.9 (53.8)	0.9 (70.0)	1.0 (20.0)	0.8 (16.7)	
<i>Bolax gummifera</i>	17.9 (72.7)	6.3 (7.1)	5.0 (3.8)		37.5 (5.0)		
<i>Baccharis magellanica</i>	14.6 (63.6)	18.9 (75.0)	25.7 (34.6)	0.8 (20.0)	7.5 (5.0)		
<i>Deschampsia flexuosa</i>	2.1 (100.0)	1.1 (89.3)	1.4 (15.4)	2.5 (10.0)	1.9 (55.0)	1.5 (16.7)	
<i>Empetrum rubrum</i>	64.8 (100.0)	60.0 (100.0)	27.5 (65.4)	19.0 (20.0)	23.1 (45.0)		
<i>Azorella monantha</i>	2.5 (9.1)	4.5 (82.1)	6.0 (76.9)	21.1 (100.0)	7.5 (75.0)	17.1 (77.8)	2.0 (50.0)
<i>Azorella lycopodioides</i>	11.0 (54.5)	6.7 (35.7)	3.1 (53.8)		3.0 (10.0)	1.0 (5.6)	
<i>Perezia pilifera</i>	0.9 (54.5)	0.9 (46.4)	1.0 (15.4)		0.5 (5.0)	1.5 (16.7)	1.0 (25.0)
<i>Chiliotrichum diffusum</i>	11.9 (90.1)	18.0 (85.7)	55.5 (92.3)	10.2 (40.0)	45.2 (75.0)	2.7 (27.8)	1.0 (25.0)
<i>Erigeron myosotis</i>	1.0 (27.3)	0.9 (35.7)	1.0 (46.2)	1.2 (80.0)	1.0 (30.0)	0.9 (44.4)	2.0 (50.0)
<i>Festuca gracillima</i>	27.5 (27.3)	22.6 (96.4)	54.2 (96.2)	58.0 (100.0)	61.3(90.0)*	36.0(88.9)*	3.0 (75.0)
<i>Hypochoeris incana</i>	1.0 (18.2)	0.9 (25.0)	0.9 (26.9)	1.0 (40.0)	0.9 (30.0)	1.0 (22.2)	
<i>Luzula alopecurus</i>	0.9 (63.6)	0.9 (35.7)	1.3 (46.2)	1.6 (100.0)	1.2 (45.0)	1.2 (50.0)	
<i>Perezia recurvata</i>	1.0 (27.3)	0.8 (46.4)	8.3 (19.2)	1.5 (30.0)	2.5 (5.0)	2.8 (38.9)	

<i>Poa spiciformis</i>	1.7 (72.7)	1.6 (82.1)	4.5 (100.0)	13.5 (100.0)	2.2 (75.0)	8.9 (88.9)	1.0 (25.0)
<i>Rumex acetocella</i>	2.0 (54.5)	1.4 (53.6)	1.8 (73.1)	2.0 (90.0)	1.6 (70.0)	2.8 (33.3)	
<i>Senecio magellanicus</i>	1.9 (45.5)	0.8 (39.3)	1 (7.7)	0.9 (50.0)	1.5 (30.0)	1.5 (16.7)	1.0 (25.0)
<i>Colobanthus subulatus</i>	0.5 (9.1)	1.0 (53.6)	2.3 (76.9)	4.3 (100.0)	2.2 (30.0)	3.0 (77.8)	2.0 (50.0)
<i>Gamochaeta nivalis</i>	1.0 (18.2)	0.8 (7.1)	1.3 (65.4)	1.0 (10.0)	1.5 (45.0)	1.0 (16.7)	
<i>Hierocloë pusilla</i>		0.9 (14.3)	1.1 (34.6)	1.8 (20.0)	10.5 (20.0)		1.0 (25.0)
<i>Myosotis arvensis</i>	1.0 (9.1)	0.8 (17.9)	1.0 (65.4)	1.0 (30.0)	1.0 (30.0)	0.8 (22.2)	
<i>Perezia pumila</i>	0.8 (18.2)	1.3 (14.3)	3.3 (23.1)		2.8 (20.0)	5.0 (5.6)	
<i>Viola maculata</i>		1.0 (3.6)	1.0 (19.2)	1.2 (50.0)	1.0 (10.0)	1.3 (27.8)	
<i>Festuca magellanica</i>	1.2 (63.6)	0.9 (46.4)		1.0 (20.0)	1.0 (10.0)	2.1 (50.0)	3.0 (75.0)
<i>Acaena magellanica</i>	1.4 (63.6)	0.9 (42.9)	2.8 (53.8)	2.4 (40.0)	3.8 (65.0)	4.0 (38.9)	2.0 (50.0)
<i>Acaena pinnatifida</i>		1.0 (3.6)	2.6 (61.5)	2.0 (90.0)	3.2 (55.0)	2.9 (66.7)	1.0(25.0)
<i>Armeria maritima</i>	0.8 (18.2)	0.9 (21.4)	1.0 (38.5)	1.4 (70.0)	1.0 (45.0)	1.5 (61.1)	
<i>Azorella filamentosa</i>		0.67 (10.7)	2.0 (30.8)		1.0 (5.0)	1.9 (44.4)	2.0 (50.0)
<i>Carex andina</i>				4.3 (20.0)		2.5 (11.1)*	
<i>Cerastium arvense</i>	1.3 (45.5)	1.0 (46.4)	1.1 (57.7)	1.3 (100.0)	1.2 (85.0)	2.4 (77.8)	2.0 (50.0)
<i>Hieracium pilosella**</i>	0.8ab (27.3)	0.7a (10.7)	1.1ab (38.5)	0.8ab (50.0)	19.4c (40.0)	0.8 bc(33.3)	1.0 ab(25.0)
<i>Nassauvia darwinii</i>	1.0 (27.3)	0.7 (10.7)	1.0 (15.4)	0.8 (30.0)	0.9 (35.0)	1.8 (27.8)	
<i>Adesmia lotoides</i>		0.8 (10.7)		1.0 (20.0)	0.8 (15.0)	2.2 (33.3)	
<i>Agrostis fueguiana</i>	5.0 (9.1)	0.5 (3.6)	1.2 (11.5)		1.5 (55.0)	1.0 (16.7)	1.0 (25.0)
<i>Agrostis</i>	1.7 (54.5)	2.1 (14.3)	1.0 (11.5)		1.4 (40.0)	1.7 (55.6)	
<i>Carex macrosolen</i>		1.0 (7.1)	1.8 (7.7)	1.0 (10.0)	1.0 (10.0)	1.3 (16.7)	3.0 (75.0)
<i>Gentianella magellanica</i>	0.8 (18.2)				1.0 (20.0)	1.0 (5.6)	
<i>Geranium sessiliflorum</i>			1.2 (23.1)	1.0 (10.0)	1.0 (45.0)	0.8 (16.7)	1.0 (25.0)
<i>Galium antarcticum</i>					1.0 (5.0)		
<i>Osmorriza chilensis</i>	1.0 (9.1)				2.5 (5.0)		
<i>Phleum commutatum</i>	2.5 (9.1)	0.5 (3.6)	1.0 (30.8)	1.0 (10.0)	1.9 (90.0)	2.7 (27.8)	1.0 (25.0)
<i>Silene magellanica</i>	1.0 (18.2)	1.0 (3.6)	1.0 (19.2)	1.0 (20.0)	1.5 (30.0)	0.9 (38.9)	
<i>Taraxacum officinale</i>	2.1 (36.4)	2.2 (10.7)	7.3 (80.8)	2.9 (50.0)	11.4 (95.0)	18.5 (94.4)	4.0 (100.0)
<i>Trisetum spicatum</i>	2.2 (81.8)	1.0 (10.7)	2.5 (3.8)	2.5 (10.0)	2.2 (75.0)	2.7 (77.8)	
<i>Vicia bijuga</i>			0.8 (15.4)	0.8 (20.0)	1.0 (25.0)	1.0 (27.8)	1.0 (25.0)
<i>Azorella trifurcata</i>	5.0 (36.4)	1.0 (3.6)	3.2 (11.5)		11.7 (85.0)	15.1 (72.2)	2.0 (50.0)
<i>Bromus pellitus</i>	1.0 (9.1)				1.3 (25.0)	0.9 (22.2)	
<i>Rytidosperma virescens</i>	2.5 (9.1)			1.8 (20.0)	2.1 (30.0)	12.3 (66.7)	
<i>Anemone multifida</i>		1.0 (3.6)	0.9 (23.1)		0.8 (20.0)		
<i>Calceolaria uniflora</i>			1.0 (26.9)	1.7 (60.0)	0.5 (10.0)	0.8 (27.8)	
<i>Bromus unioloides</i>			1.0 (3.8)		1.2 (35.0)	1.42 (38.9)	
<i>Cotula scariosa</i>			1.4 (30.8)		3.3 (60.0)		1.0 (25.0)
<i>Hordeum pubiflorum</i>			1.0 (3.8)		1.4 (40.0)	1.3 (33.3)	4.0 (100.0)
<i>Nassauvia abbreviata</i>			1.0 (3.8)		1.0 (5.0)	34.0 (11.0)	
<i>Poa pratensis</i>			4.3 (7.7)		3.1 (35.0)	2.5 (27.8)	4.0 (100.0)
<i>Pratia repens</i>				1.0 (10.0)		67.5 (5.6)	2.0 (50.0)
<i>Caltha sagittata</i>							1.0 (25.0)
<i>Deschampsia patula</i>					0.9 (20.0)	3.1 (22.2)	
<i>Carex macloviana</i>					1.0 (5.0)		
<i>Carex vallis-pulchrae</i>					0.5 (5.0)		1.0 (25.0)
<i>Carduus acanthoides</i>							1.0 (25.0)
Riqueza	16,82	16,57	20,73	20,40	23,00	20,00	14,75
Diversidad (Simpson)	0,69	0,64	0,76	0,73	0,77	0,79	0,83

* Especies que, si bien no son indicadoras del grupo, son características del mismo.

** Distintas letras indican diferencias significativas en la cobertura de *H. pilosella* al 5% (análisis de Kruskal-Wallis)

Tabla 3.2. Comparación entre las comunidades vegetales caracterizadas para la región y los grupos surgidos del análisis de TWINSPLAN.

Comunidad vegetal (*)	Características (*)	Grupo	Características
Murtillares de <i>Empetrum</i> con <i>Bolax gummifera</i> (1)	Tipo de vegetación con arbustos enanos, dominados por <i>E. rubrum</i> . "Tussocks" de <i>F. gracillima</i> y arbustos de <i>C. diffusum</i> dispersos. Muy pocos pastos, entre ellos, <i>Deschampsia flexuosa</i> y <i>Trisetum spicatum</i> .	I	Dominancia de <i>E. rubrum</i> . <i>F. gracillima</i> y <i>C. diffusum</i> presentes. <i>Trisetum spicatum</i> y <i>Deschampsia flexuosa</i> con alta constancia y baja cobertura
Murtillares de <i>Empetrum</i> (2)	<i>E. rubrum</i> como especie dominante, baja densidad de <i>F. gracillima</i> y <i>C. diffusum</i> . <i>D. flexuosa</i> presenta alta constancia.	II	Dominancia de <i>E. rubrum</i> . <i>F. gracillima</i> y <i>C. diffusum</i> presentes. Alta constancia de <i>D. flexuosa</i> .
Matorrales de <i>Chiliodichum</i> con <i>Empetrum</i> (3)/ Pastizales de <i>Festuca</i> con <i>Empetrum</i> (4)	Matorrales de 60 cm de altura. En el estrato inferior, se encuentran presentes dicotiledóneas como <i>Galium aparine</i> , <i>G. fuegianum</i> , <i>Osmorhiza chilensis</i> , <i>Elymus agropyroides</i> y <i>Agropyron fuegianum</i> . Presencia de <i>E. rubrum</i> /Pastizal tipo "tussock" de 30 cm de altura, con <i>E. rubrum</i> , <i>D. flexuosa</i> , <i>Hierochloë pusilla</i> , <i>Poa spiciformis</i> y <i>Gentianella magellanica</i>	III	<i>F. gracillima</i> y <i>C. diffusum</i> presentes con coberturas altas. Presencia de <i>G. fuegianum</i> , <i>Osmorhiza chilensis</i> , <i>D. flexuosa</i> , <i>Hierochloë pusilla</i> y <i>Poa spiciformis</i> .
Pastizales de <i>Festuca</i> y <i>Poa</i> (6)	A veces se encuentra <i>C. diffusum</i> en baja cobertura. Dicotiledóneas como <i>Galium antarcticum</i> , <i>Viola maculata</i> y <i>Armeria maritima</i>	IV	<i>C. diffusum</i> en baja cobertura, presencia de <i>Viola maculata</i> y <i>Armeria maritima</i>
Matorrales de <i>Chiliodichum</i> (5) /Pastizales de <i>Festuca</i> y <i>Poa</i> (6)	Matorrales más altos (77 cm). Un arbusto enano que se encuentra es <i>Azorella trifurcata</i> /Adem grupo IV	V	<i>C. diffusum</i> y <i>F. gracillima</i> en altas constancia y cobertura. Alta constancia de <i>Azorella trifurcata</i> . Presencia de <i>Galium antarcticum</i> , <i>Viola maculata</i> y <i>Armeria maritima</i>
Pastizales de <i>Festuca</i> y <i>Poa</i> con <i>Carex andina</i> (7)	<i>Poa spiciformis</i> y <i>Rytidosperma virescens</i> entre los graminoides, y dicotiledóneas como <i>Perezia recurvata</i> , <i>Viola maculata</i> , <i>Calceolaria uniflora</i> , <i>Nassauvia darwinii</i> , <i>Adesmia lotoides</i> y <i>Colobanthus subulatus</i> . <i>Azorella monantha</i> frecuente.	VI	<i>Poa spiciformis</i> y <i>Rytidosperma virescens</i> en alta constancia. Presencia de <i>Perezia recurvata</i> , <i>Viola maculata</i> , <i>Nassauvia darwinii</i> , <i>Adesmia sp.</i> y <i>Colobanthus subulatus</i> . <i>Azorella monantha</i> frecuente.
Pastos cortos de <i>Hordeum</i> y <i>Carex andina</i> (8)	<i>F. gracillima</i> puede estar presente pero en baja cobertura. <i>Hordeum pubiflorum</i> , <i>Poa pratensis</i> y <i>Taraxacum officinale</i> presentes. Son comunes <i>Acaena pinnatifida</i> y <i>Perezia recurvata</i>	VII	<i>F. gracillima</i> frecuente pero en muy baja cobertura. <i>Hordeum pubiflorum</i> , <i>Poa pratensis</i> y <i>Taraxacum officinale</i> presentes en todos los sitios. Presencia de <i>Acaena pinnatifida</i> .

(*) Extraído de Collantes et al 1999

El gradiente florístico determinado por el análisis de correspondencia (ACD, figura 3.2) coincide con el obtenido por Collantes y colaboradores (1999). Asociadas al eje I se encuentran *Empetrum rubrum*, *Bolax gummifera*, *Festuca gracillima*, *Poa spiciformis* y *Hordeum pubiflorum* (tabla 3.3). Las dos primeras especies presentan mayores valores hacia el sentido negativo del eje, y las demás, hacia el sentido positivo. Asociadas al eje II se encuentra *H. pilosella*, *Chiliodichum diffusum* hacia el sentido negativo y *Poa spiciformis* hacia el

positivo. Esto coincide con el ordenamiento regional de las comunidades de Collantes et al (1999) en el cual el eje I estaba asociado al gradiente nutricional regional y el eje II al gradiente de humedad. *H. pilosella* se encontraría en el extremo más húmedo de este gradiente y en un punto intermedio de fertilidad.

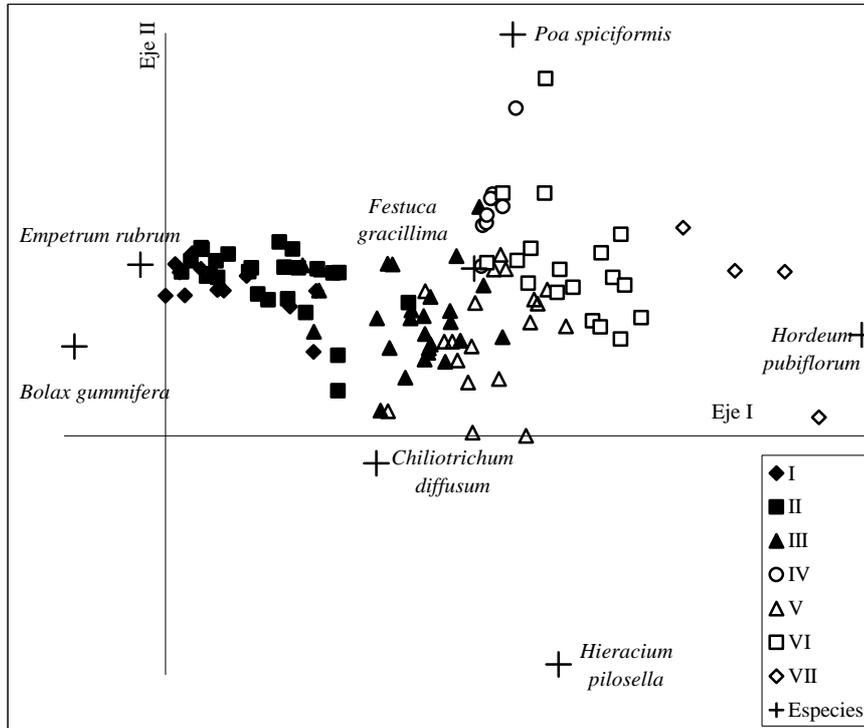


Figura 3.2. Análisis de correspondencia destendenciado (ACD). Símbolos llenos y vacíos indican comunidades con y sin *Empetrum rubrum*, respectivamente. Se incluyen las especies con mayor correlación con los ejes del análisis.

Tabla 3.3. Correlación entre los ejes del ACD y *H. pilosella* y con especies características de diferentes comunidades vegetales

* $p < 0.05$, ** $p < 0.01$, *** $p < 0.001$

	Eje I	Eje II
<i>Empetrum rubrum</i>	-0.882***	0.112
<i>Chilotrichum diffusum</i>	-0.022	-0.665***
<i>Festuca gracillima</i>	0.291**	-0.012
<i>Poa spiciformis</i>	0.213*	0.541***
<i>Hordeum pubiflorum</i>	0.477***	-0.124
<i>Bolax gummifera</i>	-0.329***	-0.016
<i>Hieracium pilosella</i>	0.083	-0.376***

H. pilosella en relación al tipo de comunidad vegetal

Hieracium pilosella se encuentra presente en todos los grupos, aunque se observa una abundancia significativamente mayor en los grupos V y VI (tabla 3.1). El grupo V corresponde a una mezcla de dos comunidades descritas por Collantes et al (1999), los matorrales de *Chiliotrichum diffusum* y los pastizales de *Festuca* y *Poa* (tabla 3.2) y el grupo VI, pastizales de *Festuca* con *Carex andina* (tabla 3.2). Si bien el análisis de varianza no paramétrico indica que no existen diferencias significativas de cobertura de *H. pilosella* entre los grupos V y VI, se observa una tendencia de mayor abundancia en el grupo V (figura 3.3). En el grupo V se observa valores de cobertura de *H. pilosella* de hasta 67,5% (tabla 3.4), mientras que en el grupo VI, el valor máximo de cobertura no supera el 1%. Más aún, dentro de estos dos grupos de TWINSPAN se encontró una correlación positiva entre la abundancia de *H. pilosella* y *C. diffusum* ($r=0,57$, $p=0,04$ en el grupo V y $r=0,57$, $p=0,02$ en el grupo VI), pero no entre *H. pilosella* y *Festuca gracillima* ($r=-0,30$, $p=0,19$ en el grupo V y $r=-0,26$, $p=0,28$ en el grupo VI). Estos resultados, junto con los datos de correlación de las especies con los ejes de ACD (tabla 3.3) sugieren que dentro de estos grupos, la especie invasora estaría asociada principalmente a matorrales de *C. diffusum*.

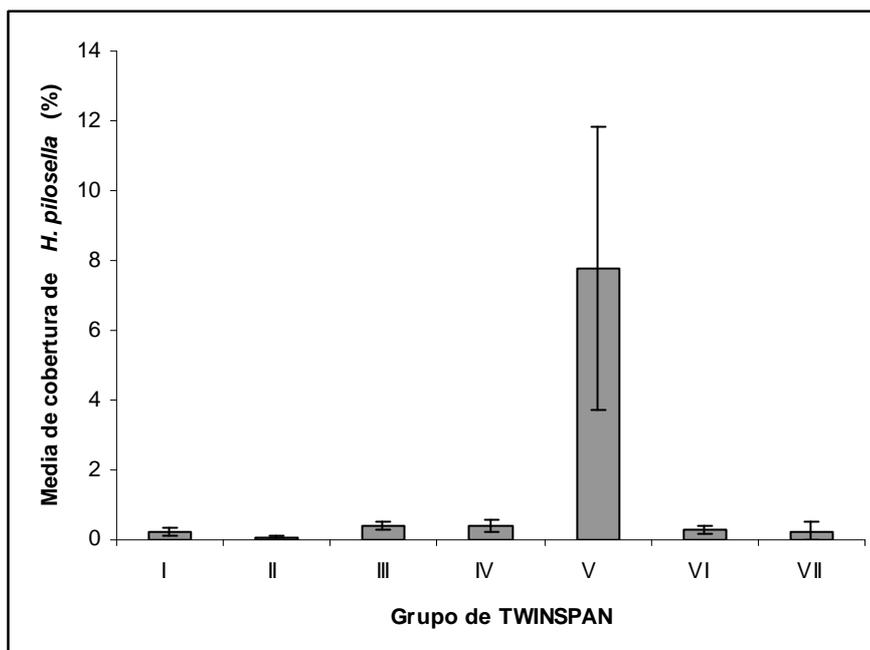


Figura 3.3. Cobertura media de *H. pilosella* (%) \pm E.E. en cada grupo de TWINSPAN

Se observa una alta variabilidad en los datos de cobertura de *H. pilosella* dentro de cada grupo de TWINSPAN (tabla 3.4).

Tabla 3.4. Estadística descriptiva sobre la cobertura de *H. pilosella* por grupo de TWINSPAN.

Grupo de TWINSPAN	Media	D.E.	E.E.	Mín	Máx
I	0,23	0,41	0,12	0	1
II	0,07	0,22	0,04	0	1
III	0,42	0,63	0,12	0	2,5
IV	0,4	0,46	0,15	0	1
V	7,78	18,1	4,05	0	67,5
VI	0,28	0,43	0,1	0	1
VII	0,25	0,5	0,25	0	1

Uno de los dos sensores de humedad, temperatura e intensidad lumínica ubicados debajo de arbustos se descompuso durante el año en que se realizaron las mediciones, con lo cual se dispone de datos de un solo sensor. La presencia de arbustos determinaría microambientes con menor intensidad lumínica, menor temperatura máxima media y menor amplitud térmica la mayor parte del año con respecto a las matas cespitosas y los manchones de céspedes (figura 3.4 a- d). En los meses fríos (otoño e invierno), la humedad relativa sería mayor en los matorrales con respecto a los céspedes (figura 3.4 e).

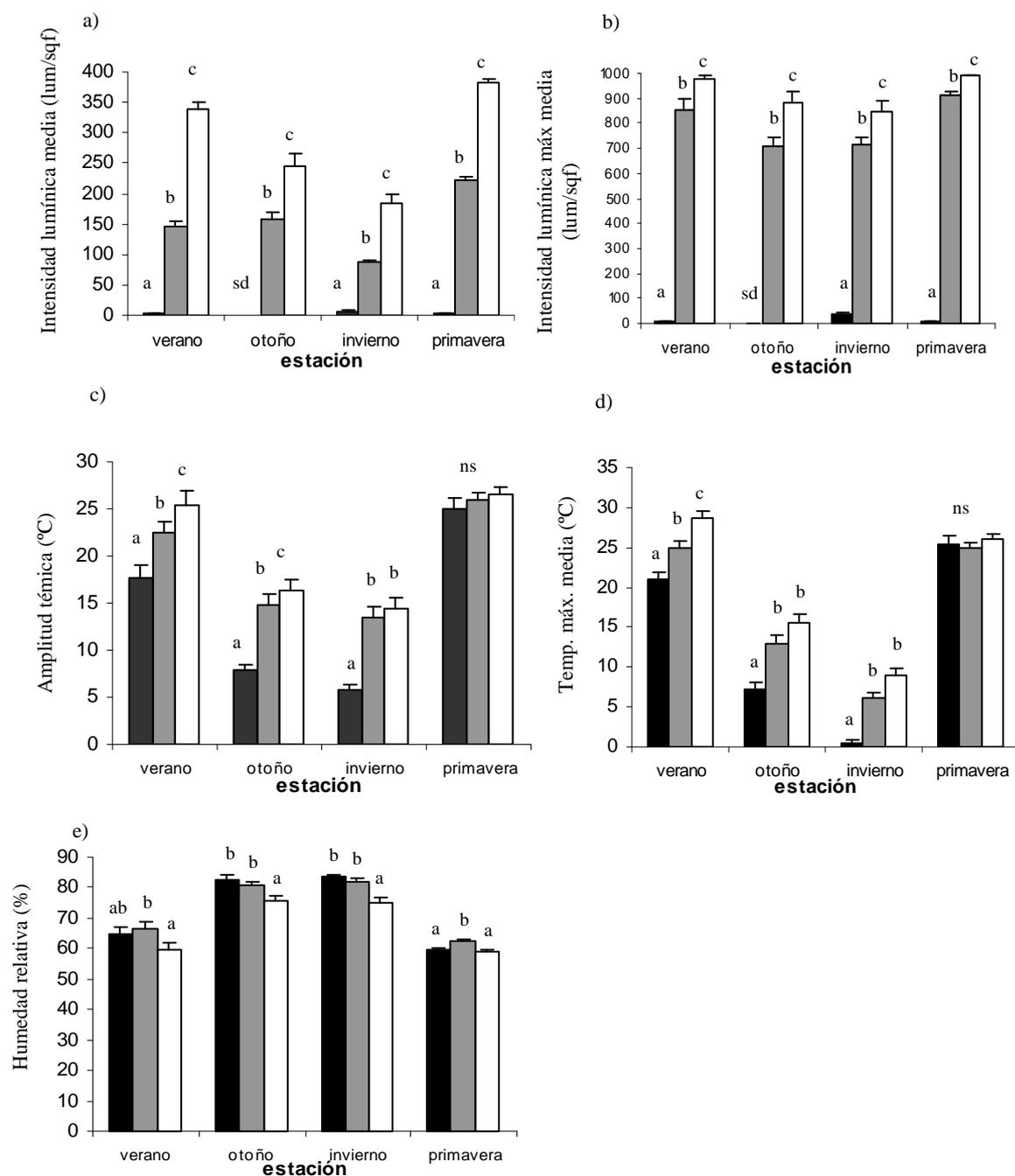


Figura 3.4. a) Intensidad lumínica media (lum/sqf), b) intensidad lumínica máxima diaria media (lum/sqf), c) amplitud térmica (°C), d) temperatura máxima media (°C) y e) humedad relativa media (%). Barras negras corresponden a micro-sitio asociados a *C. diffusum*, grises a coirón (*F. gracillima*) y blancas a céspedes (pastos cortos). Letras diferentes para cada fecha muestreada indican diferencias significativas al 0,05% (test de Kruskal Wallis) entre comunidades vegetales. Sd= sin datos, ns= no significativo.

Por otra parte, los matorrales de *C. diffusum* presentan suelos relativamente fértiles (tabla 3.5).

Tabla 3.5. Valores medios y desvío estandar de algunos parámetros químicos para las comunidades clasificadas con TWINSPAN. Extraído de Collantes et al 1999. En números arábigos corresponden a las comunidades descritas en Collantes et al 1999. En números romanos y entre paréntesis se indica los grupos de TWINSPAN del presente estudio. Los valores resaltados indican los sitios que corresponden a matorrales de *C. diffusum*.

Comunidad (Grupo de TWINSPAN)	pH	C (%)	Ca ⁺⁺ (%)	C/N	Saturación de bases (%)
1 (I)	5.37 ± 0.39	9.93 ± 3.06	5.85 ± 3.38	18.40 ± 3.08	38.18 ± 18.13
2 (II)	5.74 ± 0.50	6.13 ± 2.79	14.51 ± 6.31	13.13 ± 4.33	62.54 ± 19.77
3 (III)	5.80 ± 0.28	6.35 ± 3.28	7.37 ± 2.46	11.60 ± 1.33	57.33 ± 14.54
4 (III)	5.82 ± 0.38	5.86 ± 1.99	11.62 ± 4.46	11.52 ± 1.55	72.06 ± 21.47
5 (V)	6.33 ± 0.38	4.83 ± 0.59	17.97 ± 10.32	10.07 ± 0.40	85.77 ± 12.67
6 (IV y V)	6.13 ± 0.24	5.47 ± 1.27	17.33 ± 4.01	10.64 ± 1.04	82.85 ± 10.20
7 (VI)	6.25 ± 0.53	3.87 ± 1.39	12.37 ± 5.60	10.21 ± 1.33	85.68 ± 14.13
8 (VII)	6.33 ± 0.29	4.60 ± 0.20	18.00 ± 3.47	12.80 ± 2.86	93.13 ± 6.90

H. pilosella en relación a la riqueza y la diversidad de especies

Existen diferencias significativas entre los valores de riqueza y diversidad de los distintos grupos de TWINSPAN (tabla 3.6). *H. pilosella* se encontraría mayoritariamente en sitios con los mayores valores de riqueza y altos valores de diversidad (tabla 3.6).

Tabla 3.6 Comparación de medias (ANOVA) entre datos de riqueza y diversidad entre los grupos de censos obtenidos por el TWINSPAN. Prueba LSD de Fisher (p<0.001). Los valores resaltados corresponden al grupo en el cual se encuentra los mayores valores de cobertura de *Hieracium pilosella*.

	Riqueza	Simpson
I	16.82a	0.69ab
II	16.57a	0.64a
III	20.73bc	0.76bc
IV	20.40bc	0.73bc
V	23.00c	0.77c
VI	20.00b	0.79c
VII	14.75a	0.83c

Al realizar correlaciones entre los valores de riqueza y diversidad y los valores de cobertura de la especie invasora para cada sitio se encuentra correlación positiva al considerar

todos los sitios juntos (tabla 3.7). En cambio, cuando se considera cada grupo por separado (cada grupo representaría un tipo de comunidad vegetal) la correlación no es significativa al 5% (tabla 3.7). En el grupo V se observa correlación negativa al 10% con la riqueza de especies y en el grupo IV, con la diversidad.

Tabla 3.7. Análisis de correlación (coeficiente de Spearman) entre la cobertura de *H. pilosella* y a) riqueza y b) la diversidad c) porcentaje de heces y d) impedancia para cada grupo de TWINSPAN y para todos juntos. Valores resaltados en negrita indican correlaciones estadísticamente significativas al 5% y los valores resaltados en cursiva, al 10%.

Variables	Grupo TWINSPAN	N	Coeficiente de correlación	p
a) Cob Hp (%)- Riqueza	Todos	117	0.280	0.003
	I	11	-0.100	0.741
	II	28	0.263	0.197
	III	26	0.106	0.590
	IV	10	-0.426	0.239
	V	20	-0.426	<i>0.079</i>
	VI	18	0.214	0.378
	VII	4	0.950	0.100
b) Cob Hp (%)- Índice de Simpson	Todos	117	0.193	0.041
	I	11	0.089	0.767
	II	28	0.122	0.549
	III	26	0.107	0.585
	IV	10	-0.658	<i>0.063</i>
	V	20	-0.005	0.985
	VI	18	0.094	0.699
	VII	4	-0.050	0.931
c) Cob Hp (%)- % heces	I	11	0,358	0,235
	II	28	0,215	0,292
	III	26	0,008	0,967
	IV	10	-0,058	0,869
	V	20	-0,407	<i>0,094</i>
	VI	18	0,262	0,281
	VII	4	1,000	0,083
	d) Cob Hp (%)- Impedancia	I	11	0,096
II		28	0,297	0,155
III		26	0,031	0,878
IV		10	-0,592	<i>0,094</i>
V		20	-0,450	<i>0,064</i>
VI		18	0,292	0,229
VII		4	-0,650	0,260

Intensidad de pastoreo

No se encontró correlación al 5% entre los indicadores de intensidad de pastoreo y la cobertura de la especie, ni para todo el conjunto de datos, ni evaluada dentro de cada grupo de TWINSPAN (tabla 3.7). Sin embargo, se observa correlación negativa al 10% dentro de los grupos IV y V para los dos indicadores.

Formas de vida

Se encontraron relaciones positivas entre la cobertura de *H. pilosella* y la cobertura de dicotiledóneas herbáceas y negativas con los arbustos enanos (tabla 3.8).

Tabla 3.8. Análisis de correlación (coeficiente de Spearman) entre la cobertura de *H. pilosella* y las formas de vida indicadas. Los valores resaltados en negrita corresponden a las correlaciones estadísticamente significativas al 5% y, en cursiva, al 10%.

Variablen	Grupo TWINSPAN	Coeficiente de correlación	p
Dicotiledóneas herbáceas	Todos	0.484	< 0.001
Coirón	Todos	0.103	0.270
Pastos blandos	Todos	0.287	0.002
Arbustos	Todos	0.295	0.002
Arbustos enanos	Todos	-0.277	0.003
Cyperáceas y juncáceas	Todos	0.283	0.003
Cojines	Todos	0.070	0.455
Dicotiledóneas herbáceas	I	0.762	0.011
	II	0,342	0,334
	III	0,593	0,012
	IV	0,342	0,334
	V	0,593	0,012
	VI	0,235	0,347
	VII	-0,800	0,166
Coirón	I	0,463	0,124
	II	0,284	0,164
	III	-0,259	0,186
	IV	0,125	0,724
	V	-0,251	0,287
	VI	-0,054	0,829
	VII	0,800	0,166
Pastos blandos	I	0,288	0,339
	II	-0,032	0,877
	III	0,303	0,123
	IV	-0,125	0,724
	V	-0,168	0,475
	VI	0,235	0,347
	VII	-0,200	0,729
Arbustos	I	0,199	0,509
	II	0,202	0,323
	III	0,278	0,157
	IV	0,550	0,120
	V	0,323	0,171
	VI	0,377	0,131
	VII	0,800	0,166
Arbustos enanos	I	-0,196	0,516
	II	0,106	0,603
	III	-0.415	0.034
	IV	0,508	0,150
	V	-0,060	0,800
	VI	0,385	0,124
	VII	0,800	0,166

Cyperáceas y juncáceas	I	0,561	0,063
	II	0,273	0,182
	III	0,272	0,166
	IV	0,625	0,077
	V	0.464	0.049
	VI	0,031	0,902
	VII	-0,800	0,166
Cojines	I	0,170	0,574
	II	0,267	0,192
	III	0,209	0,287
	IV	-0,183	0,604
	V	-0,107	0,650
	VI	-0,257	0,304
	VII	0,400	0,488

Los valores de potencia oscilan entre 61 y 81% para las pruebas de correlación con significancia estadística entre 5 y 10%.

La abundancia media de las distintas formas de vida en cada grupo de TWINSPAN se muestra en la tabla 3.9.

Tabla 3.9. Cobertura media de las formas de vida entre los distintos grupos. Distintas letras representan diferencias significativas (Kruskal-Wallis, $p < 0,05$) entre grupos de TWINSPAN.

	Coirón	Pas blan	Cyp Junc	Cojines	Arb enan	Arbustos	Dic Herb
I	9,08a	13,53ab	0,04a	7,05ab	43,99c	2,81a	3,62ab
II	10,62a	3,86a	0,08a	3,18a	45,34c	6,16ab	1,32a
III	28,73b	11,49b	0,59b	3,88a	11,76b	23,35c	6,76bc
IV	28,21b	30,79c	2,61b	12,07b	0,00a	0,73a	10,00cd
V	26,38b	24,35c	0,56ab	3,25a	5,06ab	17,15bc	14,44d
VI	12,19a	38,89c	2,21b	10,17b	4,25ab	3,14a	18,62d
VII	7,71a	38,96c	18,81b	9,58b	2,46ab	0,39a	8,76bcd

Discusión

En el caso de la invasión de *H. pilosella* en Tierra del Fuego, se verifica la relación positiva entre riqueza e invasibilidad a grandes escalas de observación ya en etapas tempranas de un proceso de invasión, lo cual concuerda con las predicciones de la teoría ecológica de comunidades y con los resultados obtenidos en estudios realizados en etapas más avanzadas de invasión (Knight y Reich 2005, Lonsdale 1999, Perelman et al 2007). En cambio, al realizar el análisis dentro de cada grupo, no se observan correlaciones significativas al 5%, pero sí se encuentra una respuesta marginal, al 10%. En el grupo V se observa una correlación negativa

entre la especie invasora y la riqueza y la intensidad de uso ovino (tabla 3.7). Estas relaciones de baja significancia estadística podrían estar influenciadas por el hecho de que la invasión se encuentra en una etapa muy temprana y es posible que en etapas posteriores se evidencie una relación más estrecha

Con respecto a la relación entre la abundancia de la exótica y la de las demás dicotiledóneas se esperaría que, dentro de un mismo tipo de comunidad vegetal, la correlación fuese negativa, dado que pertenecen a la misma forma de vida y podría existir alguna forma de competencia por explotación de recursos. Sin embargo, resultó positiva al evaluar todos los datos conjuntamente y en los grupos I y V (tabla 3.8). No existiría por lo tanto evidencias de competencia por explotación de recursos, contrariamente a lo que se suponía, sino, por el contrario, las condiciones ambientales favorecerían a las especies de esta forma de vida en esta etapa de invasión.

Mediante el presente estudio se clasificaron los tipos de comunidad vegetal de acuerdo a la cobertura de las especies en cada sitio y se definieron según las descripciones realizadas por Collantes y colaboradores en 1999. Se determinó que en esta etapa inicial de invasión *H. pilosella* se encuentra en mayor abundancia en los grupo V y VI, y que dentro de estos grupos se encuentra correlacionada positivamente con *Chiliotrichum diffusum*. Los matorrales son comunidades con buenas condiciones para la producción vegetal de esta región (Collantes et al 1999), sus suelos tienen buen contenido de materia orgánica, textura relativamente fina, buen contenido de nutrientes y humedad. Son sitios con los mayores valores de riqueza de especies y alta diversidad entre las comunidades evaluadas (tabla 3.6). Por otra parte, se observó que bajo los arbustos las condiciones de luminosidad, temperatura y humedad son diferentes a otros sitios. Resultados similares fueron encontrados al medir la temperatura de los suelos de la región y la radiación en superficie en distintas comunidades (Posse et al 2000). Los pastizales de *Festuca* con *Carex andina* (grupo VI) corresponden a pastizales en laderas de exposición norte, con suelos muy compactados, donde las ovejas permanecen mucho tiempo descansando y se alimentándose (Collantes, comunicación personal). Allí, si bien la especie invasora se encuentra presente, su valor de cobertura fue siempre bajo (tabla 3.4). El hecho de que no se haya observado diferencias entre los grupos V y VI se debería probablemente a la alta variabilidad de los datos.

En trabajos previos se determinó una relación cuadrática entre la cobertura de *H. pilosella* y la de arbustos (Cipriotti et al 2010). La cobertura de la invasora sería mayor en sitios con cobertura de 20-35% de arbustos y se le había atribuido esta relación al balance entre humedad e incidencia solar que se presenta en estas condiciones. En los matorrales muy

cerrados, la llegada de luz a la superficie del suelo sería muy baja y en matorrales muy abiertos, la pérdida de agua por evaporación sería muy alta. En cambio, en aquellos sitios con coberturas intermedias de *Chiliodactylon diffusum*, el equilibrio entre estos dos factores sería el más apropiado para el establecimiento y expansión de la especie invasora. Stoffella (2003) propone, en base a datos históricos de manejo, de alteración de suelos y de estructura poblacional de *Chiliodactylon diffusum*, que los matorrales con coberturas medias y bajas del arbusto son resultado de altas cargas ovinas en el pasado. La invasora se establecería cuando la estructura del matorral permitiera la entrada de luz y se vería favorecida por la alta fertilidad de sus suelos.

Es posible que los matorrales no necesariamente sean las comunidades más propicias para el establecimiento y expansión de la especie, sino simplemente que los arbustos sean capaces de retener más eficientemente las semillas de la especie invasora dispersadas por el viento que otras estructuras de vegetación y esto determinaría una mayor disponibilidad de propágulos en los matorrales que en otras comunidades. Estudios que determinen la dinámica de la especie en los distintos ambientes ayudarán a dilucidar el proceso de establecimiento de la especie en la región.

Los valores bajos de cobertura de *H. pilosella* en las comunidades I a III, aún en presencia de *Chiliodactylon diffusum*, y la correlación negativa encontrada entre la invasora y los arbustos enanos podría estar dada por las condiciones de estos sitios: son comunidades acidófilas, con suelos de textura gruesa (Collantes et al 1999), ácidos, oligotróficos, poco o medianamente productivos, a veces degradados, con baja riqueza y diversidad, donde *Empetrum rubrum* (la especie más representativa de los arbustos enanos) alcanza alta cobertura (tabla 3.9). Por otra parte, la alta salinidad de la zona de la bahía San Sebastián y la alta humedad edáfica de las vegas parecen no ser apropiadas para la especie, coincidentemente con lo reportado por Bishop y Davy (1994).

La estepa fueguina es un lugar donde se detectó recientemente la especie (Livraghi et al 1998, Cipriotti et al 2010). En Nueva Zelanda, en cambio, *H. pilosella* se encuentra presente desde hace más de ochenta años (Makepeace et al 1985), allí alcanza su máxima dominancia en pastizales de *Festuca novae-zelandiae* (mata cespitosa), en sitios con un rango de precipitaciones de 500 a 1200 mm anuales (Rose et al 1998), y se la asocia a sitios degradados por sobrepastoreo (Rose et al 1998, Treskonova 1991). En este estudio, si bien se encontró una relación marginal entre la presión de pastoreo y la cobertura de la especie (en condiciones de pastoreo características de las región, esto es, 0.8 EO/ha), es posible que la entrada de la maleza haya sido facilitada por la apertura del canopy de matorrales en el pasado, por fuego y

posterior intensificación de cargas, por pastoreo o por la destrucción de fases poblacionales decrépitas del matorral (Stoffella 2003). Ello estaría apoyado por el tipo de especies que se encuentran en los claros de estos matorrales abiertos, que son pastos blandos y hierbas, varias de ellas exóticas o cosmopolitas (tabla 3.1), consideradas crecientes con el pastoreo (Cingolani 1999) como *Azorella filamentosa*, *Colobanthus subulatus*, *Geranium sessiliflorum*, *Poa spiciformis* (antes *Poa rigidifolia*), *Luzula alopecurus*, *Hierochloë pusilla* y *Festuca magellanica* (Stoffella 2003). Es posible que en las condiciones actuales de pastoreo, las diferencias de intensidad medidas no influyan en la abundancia de *Hieracium pilosella*, la cual esté más relacionada con la disponibilidad de propágulos en esta etapa de la invasión.

Nuevamente, las relaciones de baja significancia estadística entre la invasora y las variables indicadoras de intensidad de pastoreo podrían estar influenciadas por el hecho de que la invasión se encuentra en una etapa muy temprana y es posible que en etapas posteriores se evidencie una relación más estrecha. También podría ocurrir que a medida que aumente la disponibilidad de propágulos se borre el efecto histórico del pastoreo. En caso de que se verifique esta última idea, el presente trabajo es de suma importancia para evidenciar el efecto del pastoreo histórico en el establecimiento y persistencia de la especie en la región. Un análisis en etapas de invasión posteriores ayudaría a proponer mecanismos de invasión.

Capítulo 4

Influencia de la remoción de la vegetación y el laboreo del suelo en el establecimiento de *Hieracium pilosella*

Introducción

Los disturbios son un componente importante de los sistemas naturales (Collins y Glenn 1997, Hobbs 1989, White 1979, White et al 1999). Actúan incrementando de manera temporal los nutrientes u otro recurso, dispersando especies en un sitio determinado o reduciendo la competencia (Hobbs 1989, Hobbs y Huenneke 1992, Jesson et al 2000, White y Jentsch 2001) y son una de las fuerzas más importantes que delimitan la composición y la estructura de los ecosistemas (Turner et al 2001, Vavra et al 2007, White y Jentsch 2001). Los disturbios generan heterogeneidad, espacial y temporal, dentro de las comunidades ecológicas (Turner et al 2001, White y Jentsch 2001) y juegan un rol crucial en el mantenimiento de la diversidad biótica (Collins y Glenn 1997).

Una de las definiciones más aceptadas de disturbio es la que lo considera un “evento relativamente discreto en el tiempo que afecta la estructura de un ecosistema, comunidad o población y genera cambios en los recursos, en la disponibilidad de sustratos o en el ambiente físico” (White y Pickett 1985). Dependiendo de la escala de observación, estos eventos discretos (fuego, inundación, sequía, etc.) pueden en realidad ser parte de fluctuaciones ambientales naturales de largo plazo del sistema (Hobbs 1989), las cuales estarían caracterizadas por un determinado régimen. El régimen de disturbio se refiere a la dinámica temporal y espacial de los eventos sobre un período de tiempo largo. Incluye características tales como la distribución espacial de dichos eventos, la frecuencia, el intervalo de retorno, período de rotación, tamaño, intensidad y severidad (Turner et al 2001). Tanto el régimen como la intensidad de los eventos podrían determinar la estructura y el funcionamiento de las comunidades sometidas a estas fluctuaciones ambientales periódicas (Hobbs y Huenneke 1992, White 1979). En este tipo de comunidades, cambios en el régimen de los eventos afectarían dramáticamente el paisaje (Turner et al 2001).

El pastoreo por ganado doméstico también tiene importantes efectos sobre los ecosistemas. Afecta la productividad y la estructura de las comunidades, el estado nutricional del suelo y la abundancia relativa, el establecimiento y la composición de especies vegetales (Garibaldi et al 2007, Milchunas y Lauenroth 1993, Oesterheld y Sala 1990, Posse et al 2000).

Con cargas animales medias, el pastoreo produciría un incremento de la riqueza y de la diversidad de especies vegetales (Belsky 1992, Milchunas y Lauenroth 1993, Pucheta et al 1998), dependiendo del gradiente ambiental de fertilidad del suelo (Olf y Ritchie 1998) pero parece provocar una simplificación de la estructura vertical y horizontal de las comunidades (Nai-Bregaglio et al 2002). Particularmente, en condiciones de pastoreo se perjudicarían las especies gramíneas altas por consumo diferencial (Pucheta et al 1998). En cambio, las especies anuales de poca altura, las postradas y las estoloníferas se favorecerían por reducción de competencia por luz, espacio o nutrientes (Belsky 1986, Milchunas y Lauenroth 1993). Los sistemas con larga historia de explotación ganadera estarían compuestos por especies adaptadas y tolerantes a la presión de pastoreo característica del sitio (Hobbs y Huenneke 1992) y los cambios en la carga animal (y especialmente la exclusión al pastoreo) tendrían importantes efectos sobre las características del suelo y sobre la composición vegetal de la comunidad (Collantes et al 1994).

Tampoco existen generalizaciones en cuanto a los efectos del pastoreo sobre el éxito de las invasiones, pero existen numerosos estudios que indican que determinadas especies exóticas pueden ser favorecidas por el pastoreo (Davis et al 2000, Duggin y Gentle 1998, Hansen y Clevenger 2005, Hobbs 1989, Lake y Leishman 2004, Larson et al 2001, McIntyre y Lavorel 1994, Vavra et al 2007). En la estepa de Tierra del Fuego se observó que, en sitios donde en algún momento se han llevado a cabo prácticas de manejo que implicaron remoción de vegetación y roturado del suelo (como implantación de pasturas con fertilización, construcción de gasoductos o mejoramiento de banquinas), la cobertura actual de *Hieracium pilosella* es muy alta (capítulo 2 y figura 4.1). Por otra parte, en otros sitios de la estepa fueguina donde se han llevado a cabo ensayos experimentales que requirieron el establecimiento de clausuras, se observa que la especie invasora se estableció, aparentemente favorecida por el disturbio generado a partir de la construcción de las clausuras, y se la observó en gran abundancia tanto dentro del área clausurada, como fuera de la misma (Collantes, comunicación personal). Estudios previos realizados en otros países sugieren que el éxito de la especie estaría relacionado con la presencia de disturbios como el fuego y con el pastoreo (o sobrepastoreo) (Foran et al 1992, Jesson et al 2000, O'Connor et al 1999, Rose et al 1998, Treskonova 1991), probablemente debido a que la especie es más exitosa en sitios con vegetación de estatura baja y abierta, con gran disponibilidad de luz (Bishop y Davy 1994, Köhler et al 2005). Sin embargo, distintas observaciones realizadas en el campo y ensayos experimentales muestran resultados contradictorios con respecto a la respuesta de *H. pilosella*

frente a disturbios y al pastoreo ovino (Allen et al 1992, Covacevich 2009, Grove et al 2002, Meurk et al 2002, Rose et al 1995, Rose et al 1992, Walker et al 2005, Wilson 1992).

El objetivo de este capítulo es determinar el efecto a escala espacial de pocos m² (escala de micrositio) de distintos tipos de disturbios y de la exclusión al pastoreo sobre el establecimiento y la expansión de *H. pilosella* en un lugar puntual de la estepa fueguina. La hipótesis de trabajo es que el establecimiento y la expansión de *Hieracium pilosella* depende del tipo de disturbio y del pastoreo doméstico a escala de micrositio. Se espera que el establecimiento y la expansión de *H. pilosella* aumente con la intensidad del disturbio y que la cobertura de la especie sea mayor en condiciones de pastoreo con respecto a condiciones de exclusión al pastoreo. Para poner a prueba las predicciones se llevó a cabo un experimento de campo manipulado donde se simulaban distintos tipos de disturbio de intensidad creciente, tanto en condiciones de pastoreo, como en condiciones de exclusión al pastoreo y se determinó la presencia y la cobertura de la especie invasora bajo cada tratamiento a lo largo de 5 años.

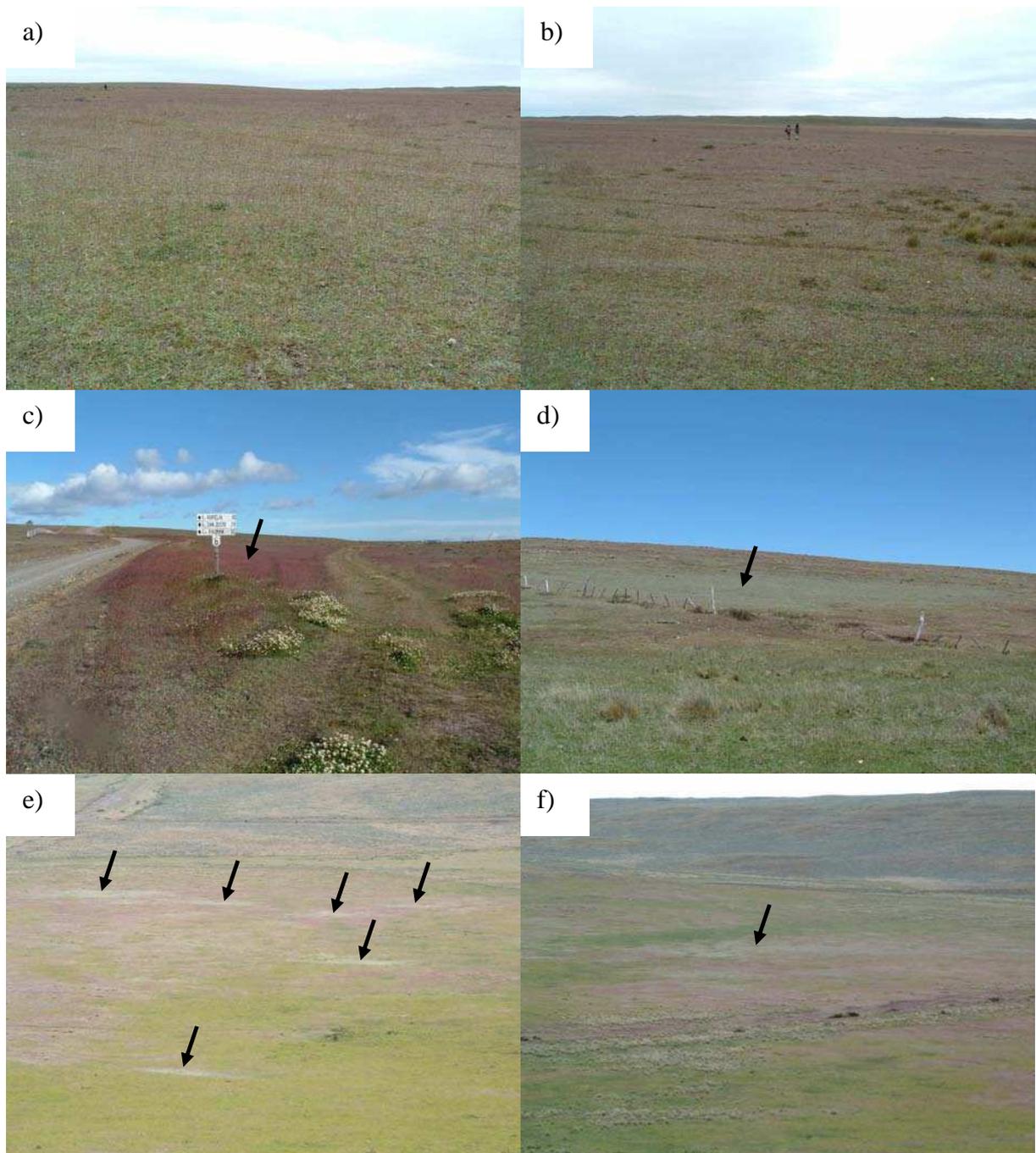


Figura 4.1: Fotos de manchones de *H. pilosella* en sitios con disturbios. a) y b) Ea. Sara, sitio donde se implantaron verdeos, y que luego fue corral de encierre, la superficie que abarcan las fotos está cubierta por *H. pilosella* casi exclusivamente; c) Ea. Despedida, mejoramiento de banquinas, el color rojizo corresponde a pedúnculos florales de *H. pilosella* luego de la dispersión de las semillas; d) Ea. Cullen, potrero Pirámide, manchón de *H. pilosella* en sitio con pasturas implantadas; e) y f) Ea. Cullen, potrero Grasería, vista panorámica de manchones (indicados por las flechas) de *H. pilosella* en sitios con pasturas implantadas. Autor: P. Cipriotti.

Metodología

El sitio

Para llevar a cabo este ensayo se seleccionó un sitio al norte de la bahía San Sebastián (Ea. Cullen, ubicación aproximada $52^{\circ} 54' 53''$ S, $68^{\circ} 33' 37''$ O, figura 4.2). Este lugar corresponde a un cuadro de una superficie aproximada de 1200 hectáreas. Aquí, entre los años 1966 y 1989, se realizó la siembra de pasturas con fertilización para el mejoramiento del forraje, previa remoción del matorral de *Chiliodrionchum diffusum* (Serra 1990). Actualmente, *H. pilosella* se encuentra presente en este lugar con una alta cobertura (mayor al 15%), hay fuente de propágulos y por esto se eligió este sitio para el ensayo.



Figura 4.2. Ubicación geográfica del sitio del experimento

Establecimiento del ensayo

En primer lugar se seleccionaron seis sitios (parcelas) separadas entre sí entre 200 y 2000 m, similares entre sí en cuanto a topografía y composición de especies. Mediante un sorteo aleatorio tres de las seis parcelas se clausuraron con cercos de alambre (superficie aproximada = 0,5 ha, figura 4.3) para impedir el acceso de las ovejas (índice de similitud de Sørensen con datos de composición florística mayor al 70% para estas parcelas).



Figura 4.3. Clausuras C1 y C2

Dentro de cada una de las seis parcelas, tres con exclusión al pastoreo (C1, C2 y C3) y tres con acceso de ovejas (P1, P2 y P3) se establecieron 15 subparcelas de 1 m² de superficie en sitios equivalentes y en algunos casos adyacentes entre sí. Al seleccionar la ubicación de cada una de estas subparcelas se tuvo especial cuidado en dos aspectos: a) que *H. pilosella* no estuviera presente dentro de ellas, y b) que las mismas estuvieran cerca de un parche invadido (entre 25 cm y 1 m) hacia el sureste, debido a que la dirección del viento predominante (NO-SE y O-E, Moore 1983) favorecería la llegada de semillas desde los parches invadidos vecinos a barlovento.

A cada subparcela, se le asignó al azar uno de los siguientes tratamientos (cinco réplicas por parcela, ver figura 4.4), considerados de intensidad creciente:

- 1- Ningún tratamiento (CTRL).
- 2- Corte de la vegetación al ras del suelo (RAS),
- 3- Corte de la vegetación al ras del suelo y roturado del horizonte superficial del suelo (0-15 cm) a modo de labranza (LAB)

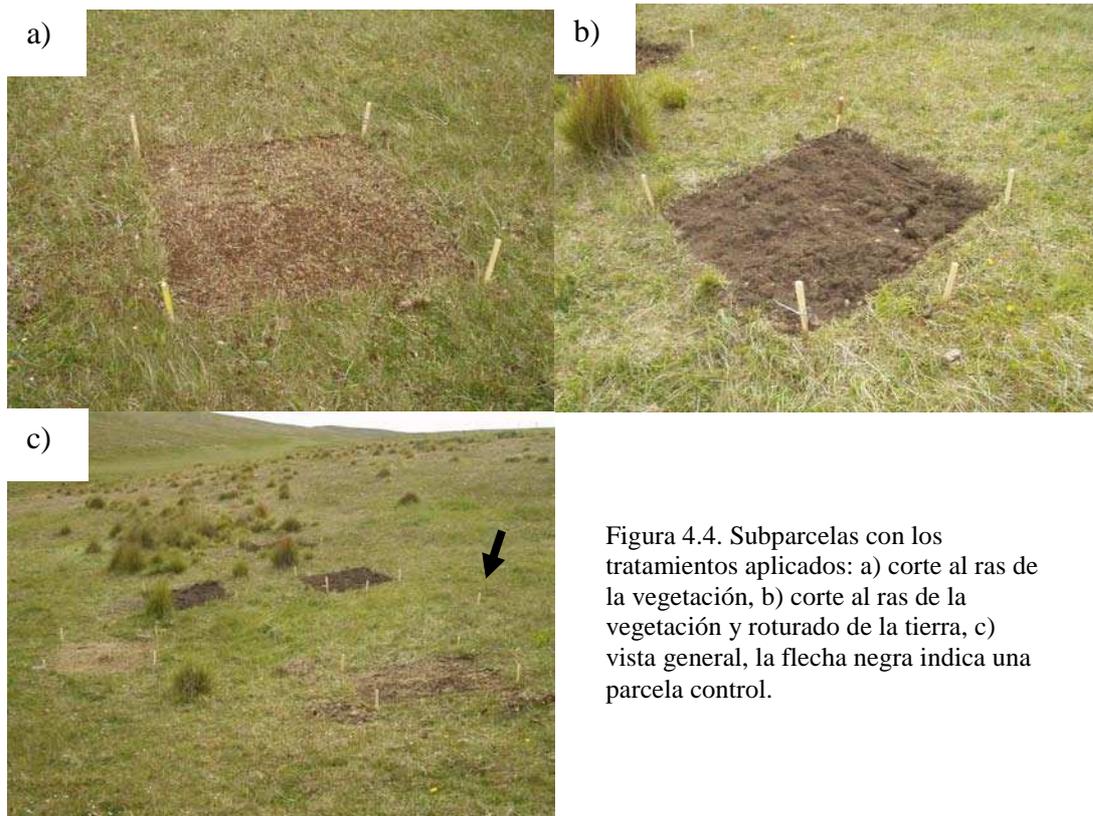


Figura 4.4. Subparcelas con los tratamientos aplicados: a) corte al ras de la vegetación, b) corte al ras de la vegetación y roturado de la tierra, c) vista general, la flecha negra indica una parcela control.

Toma de datos

El ensayo se estableció en noviembre de 2005 y se relevó al comienzo de la estación de crecimiento de los años 2006, 2007 y 2010. Se estimó la cobertura de *H. pilosella* dentro de las subparcelas, midiendo dos diámetros ortogonales de cada roseta o manchón.

Se determinaron además las tres especies más abundantes dentro de cada subparcela, asignándole valores de 3, 2 y 1 a la primera, la segunda y la tercera dominante, respectivamente, sin que esto represente valores relativos de abundancia, sino simplemente para jerarquizar la dominancia.

Análisis de datos

Se llevó a cabo un análisis de modelo lineal generalizado mixto para evaluar las diferencias entre los distintos tratamientos. Se consideraron como variables fijas la condición de pastoreo y el tratamiento de disturbio, y como variable aleatoria la parcela.

Por otra parte, se efectuó un análisis de correspondencias con los datos de las subparcelas y las especies dominantes presentes (23 especies en total) mediante el programa PCORD versión 5.0.

Resultados

Los datos no presentan distribución normal ($p < 0,01$) ni homogeneidad de varianzas ($p < 0,0001$). Se realizaron además distintas transformaciones de los datos de porcentaje de cobertura, que tampoco presentaron una distribución normal ni homogeneidad de varianzas. Debido a estos resultados, no sería estadísticamente apropiado el uso de análisis de varianza para la comparación de los efectos.

Los datos muestran una tendencia creciente, tanto en frecuencia, como en cobertura de *H. pilosella* en el transcurso del tiempo, independientemente de los tratamientos (figuras 4.5, 4.6, 4.7 y 4.8). Durante el primer año (2006), la especie colonizó el 50% de las subparcelas, con una media global de cobertura de 0,16% y luego de los cinco años que duró el ensayo (2010), el 80% de las subparcelas, con una media de 10,3% (figura 4.5). Incluso las subparcelas control, a las que no se les aplicó ningún tratamiento de disturbio, resultaron altamente invadidas (más del 63 % de parcelas colonizadas y una media de cobertura de 7,84% al término del experimento, datos no mostrados). En algunos tratamientos se observa una colonización de hasta el 100 % de las subparcelas (figura 4.6). La tasa global anual de aumento de cobertura en el período 2006-2007 fue 2,86, y 7,29 para el período 2007-2010.

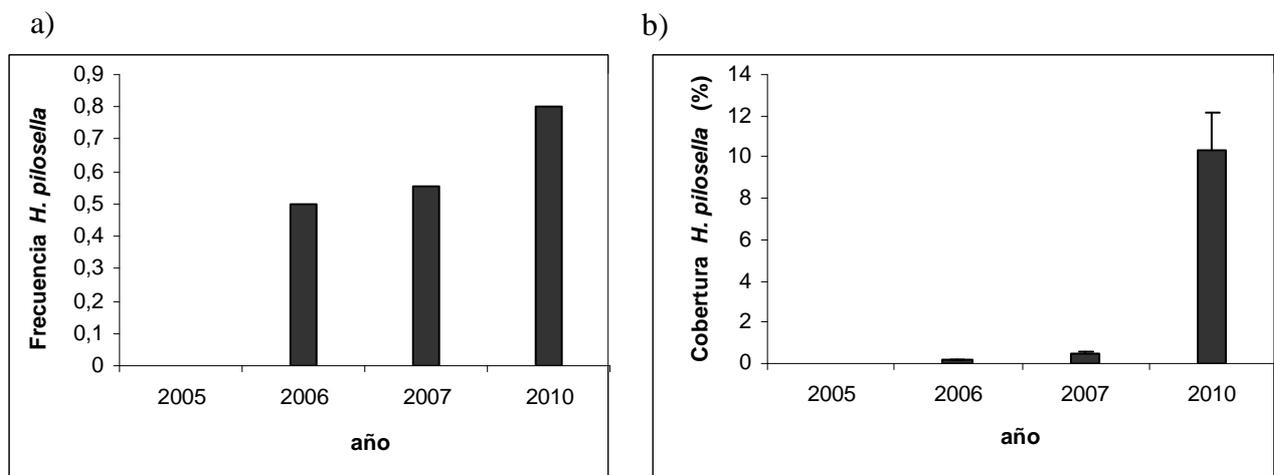


Figura 4.5. a) Frecuencia y b) cobertura media de *H. pilosella* \pm E.E. de todas las subparcelas

La gran variabilidad observada en los datos de abundancia de *H. pilosella* en los distintos tratamientos (figuras 4.6, 4.7) se confirma en los análisis a nivel de parcela (figura 4.8). A pesar de esta alta variabilidad, se observan diferencias en la expansión de la especie. El tratamiento de corte al ras de la vegetación, en condiciones de exclusión al pastoreo muestra una mayor cobertura de la especie con respecto a cualquier otro tratamiento (figura 4.7).

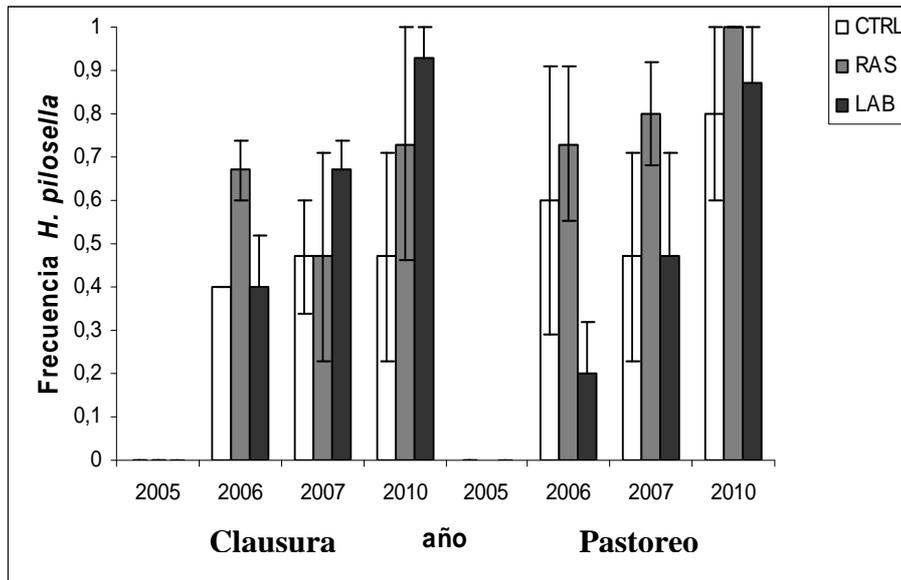


Figura 4.6. Frecuencia de *H. pilosella* en las subparcelas, por tratamiento de disturbio y bajo las dos condiciones de pastoreo. Las barras indican la media \pm E.E.

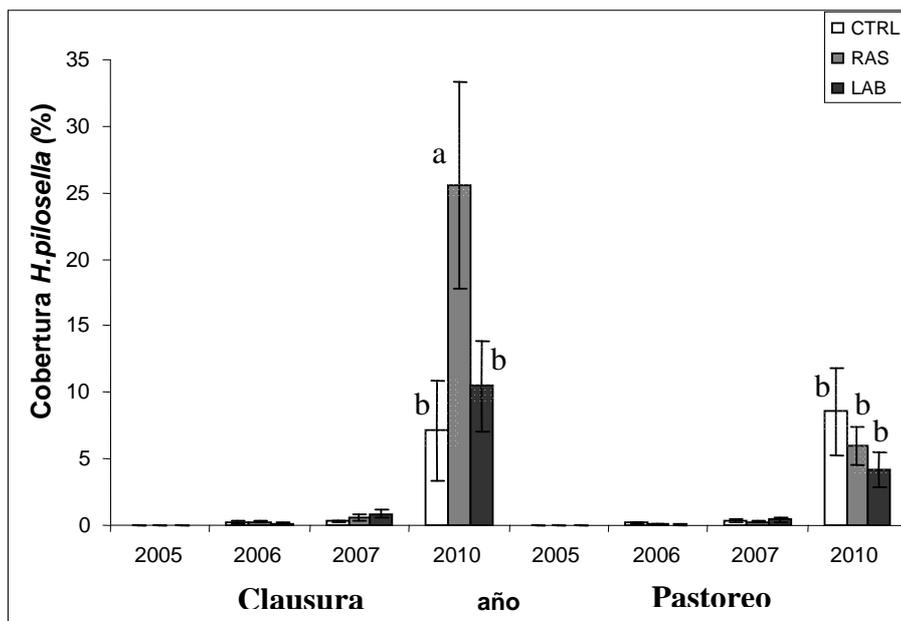


Figura 4.7. Cobertura media de cobertura de *H. pilosella* para cada tratamiento. Letras diferentes indican diferencias significativas al 5% a partir del modelo lineal generalizado mixto. Las barras indican el error estandar

Por otra parte, se evidencian diferencias en la cobertura de *H. pilosella* entre las distintas parcelas, independientemente del tratamiento (figura 4.8), verificando que las parcelas aportan aleatoriedad al ensayo. La cobertura de la especie es muy baja en la parcela C3 y en la P2 y muy alta en la C2 (figura 4.8).

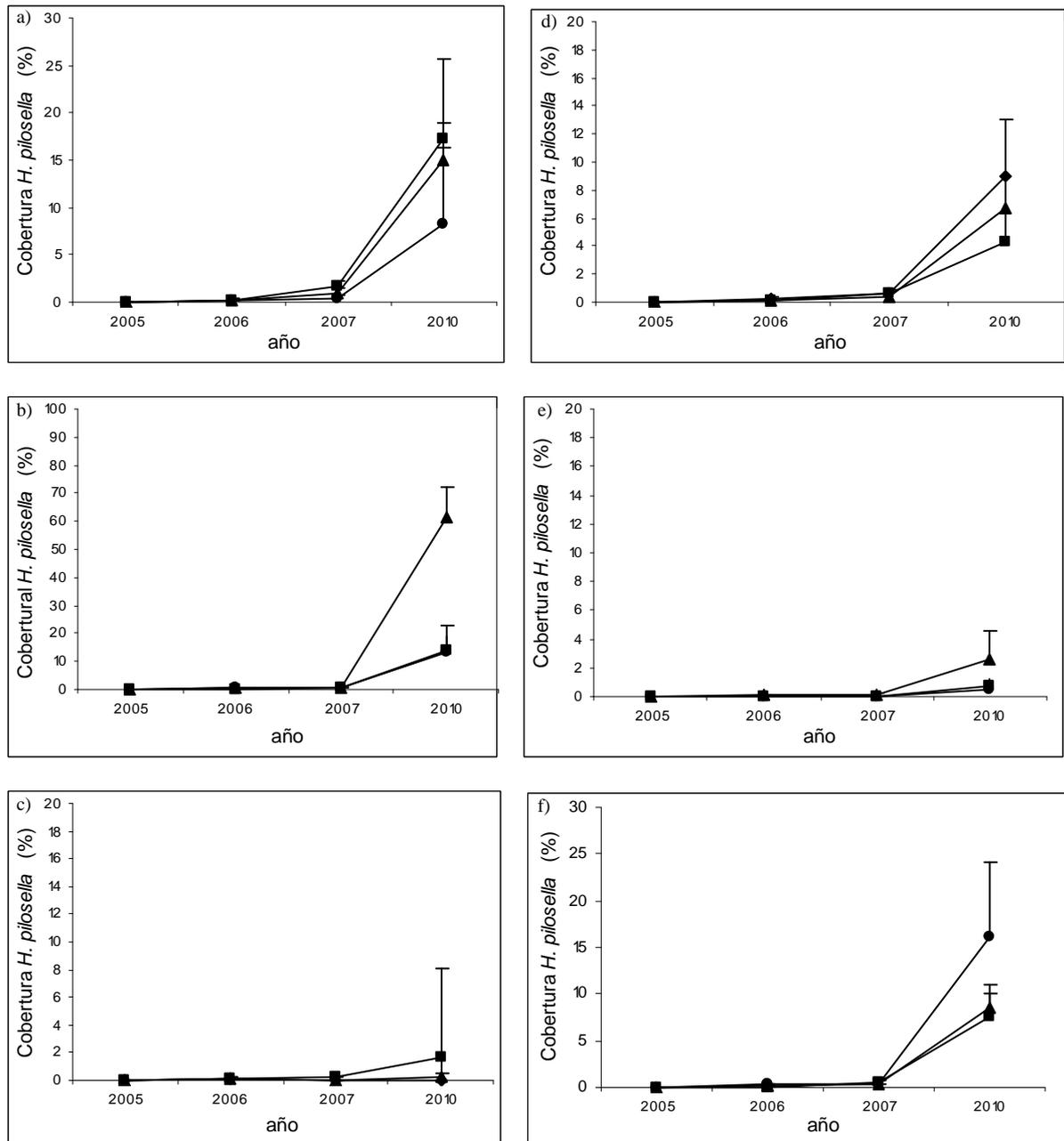


Figura 4.8. Media + E.E. de la cobertura de *H. pilosella*. a) Clausura 1 (C1), b) Clausura 2 (C2), c) Clausura 3 (C3), d) Pastoreo 1 (P1), e) Pastoreo 2 (P2), f) Pastoreo 3 (P3). Tratamientos: ● Control, ■ Laboreo, ▲ Ras.

Las parcelas C3 y P2 presentan diferencias en la composición florística dentro de las subparcelas al término del experimento (año 2010, figura 4.9).

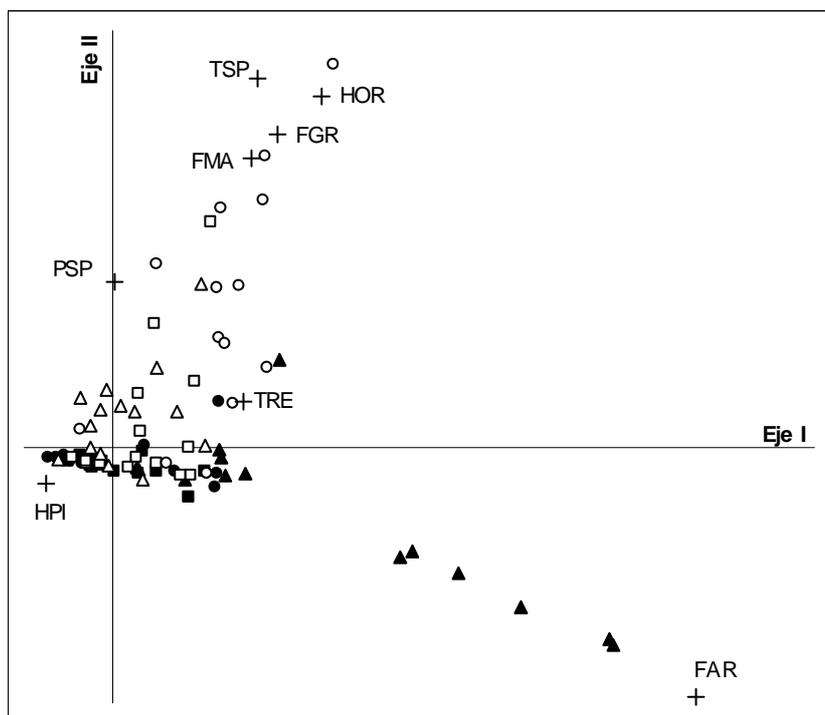


Figura 4.9. Análisis de correspondencia con datos de las especies dominantes dentro de las subparcelas encontradas en el año 2010. Símbolos: ■ clausura 1 (C1), ● clausura 2 (C2), ▲ clausura 3 (C3), □ pastoreo 1 (P1), ○ pastoreo 2 (P2), △ pastoreo 3 (P3). Acrónimos: HPI: *Hieracium pilosella*; FAR: *Festuca arundinacea*; TRE: *Trifolium repens*; TSP: *Trisetum spicatum*; FMA: *Festuca magellanica*; FGR: *Festuca gracillima*; HOR: *Hordeum sp.*; PSP: *Poa spiciformis*.

Discusión

La especie tiende a presentar una alta tasa de colonización y de expansión, independientemente de los tratamientos. En sólo cinco años colonizó la mayoría de las subparcelas (80%), incluso aquellas donde no se aplicó tratamiento de disturbio. Se observa una tendencia evidente de aumento de cobertura de la especie, sobre todo en el período desde el año 2007 al año 2010. Según estas tendencias en cuanto a aumento de cobertura y tomando en cuenta los datos de la tasa de crecimiento anual, a escala de micrositio y en este lugar en particular, un lugar con una historia de disturbio asociada y donde *H. pilosella* ya se encontraba presente, la especie invasora se encontraría en un período de crecimiento exponencial (Mack et al 2000).

La combinación del tratamiento de corte al ras de la vegetación, junto con la exclusión al pastoreo muestra un efecto sinérgico sobre la expansión de *H. pilosella*. La exclusión al pastoreo como única medida no produce a un aumento de cobertura de la especie (figura 4.7). En cambio, si además de la exclusión, se elimina la biomasa vegetal aérea, la cobertura de la especie es mayor. Estudios previos relacionados a la evaluación de las estrategias reproductivas de *H. pilosella* indican que la reproducción vegetativa sería fundamental para el mantenimiento local de la población en sitios con baja fertilidad (Winkler y Stöcklin 2002), y la reproducción sexual para colonización de nuevos sitios (Stöcklin y Winkler 2004, Winkler y Stöcklin 2002). En las condiciones en que fue realizado el experimento, donde la especie ya se encontraba presente, una estrategia reproductiva asexual sería probablemente la adoptada por la especie. El corte de la vegetación favorecería el arraigamiento de los estolones que, junto con la disminución de la compactación del suelo luego de la exclusión al ganado (Collantes et al 1994) generarían este efecto sinérgico sobre la abundancia de la especie. En el caso del tratamiento de exclusión en combinación con el laboreo del suelo, es posible que especies colonizadoras hayan resultado competitivamente favorecidas con respecto a *H. pilosella* en este período de tiempo y esto haya hecho que esta especie no haya resultado tan beneficiada en estas condiciones.

Por otra parte, se observaron diferencias notables de cobertura de *H. pilosella* entre las distintas parcelas, a pesar de que se eligieron sitios muy similares para establecerlas. La parcela C3 es similar a las demás en topografía y composición florística, pero se encuentra levemente alejada (800 m, aproximadamente) y la especie exótica implantada *Festuca arundinacea* (Serra 1990) resultó exitosa allí (figura 4.9) pero no se encuentra presente en las demás parcelas. En esta parcela, además, la especie *Trifolium repens* presenta mayor cobertura que en las otras dos clausuras. Por su parte, la parcela P2 se encuentra unos metros más cerca del valle que las demás parcelas. Todo esto sugeriría que, tanto la parcela C3 como la P2 tendrían suelos con anegamiento temporal, una condición que no sería favorable para la especie invasora (Bishop y Davy 1994). Esto coincide con el hecho de que *H. pilosella* no fue encontrada en ningún sitio relevado en los mallines de la estepa fueguina, pero sí en la mayoría de los sitios más elevados (ver capítulo 3). No resulta tan evidente una explicación para los valores extremos de cobertura en la parcela C2. Por ejemplo, si se compara con la parcela C1, se observa que ambas son muy similares topográficamente (figura 4.3) y en composición inicial de especies (Índice de similitud de Sørensen = 0,86 entre ambas, al comienzo del ensayo). Incluso al evaluar las especies dominantes encontradas en las subparcelas luego de los cinco años que duró el experimento se encuentra gran similitud entre las parcelas C1, C2 y

P1 (figura 4.9). De acuerdo a todas estas observaciones, existirían variables edáficas, ambientales o bióticas, que dependen del micrositio y que influyen significativamente en el éxito de la invasora, independientemente del tratamiento de disturbio.

Se observa una falta de correlación directa entre los resultados del presente ensayo y las observaciones a nivel regional (muy alta abundancia en sitios sometidos a disturbios que implican laboreo del suelo). Estas diferencias pueden deberse al hecho de que este ensayo se realizó en un sitio previamente disturbado, primero por destrucción total de la comunidad original y siembra de pastura exótica y luego por pastoreo intenso de esas pasturas por más de 40 años (Anchorena, comunicación personal). Bajo estas condiciones, la expansión de la especie exótica podría estar controlada por el gran disturbio original, común a todos los tratamientos, más que por el disturbio generado para el presente estudio. Una segunda explicación posible para la falta de correlación serían las escalas de observación y los patrones del disturbio. Pausas y colaboradores (2006) demostraron, mediante un modelo de simulación, la importancia de la extensión y la frecuencia de los disturbios en la persistencia de la especie invasora *Cortaderia selloana*. En el ensayo presentado en este capítulo, el área disturbada es pequeña (1m^2) y el disturbio fue simulado únicamente al comienzo del experimento. En cambio, a nivel regional, si bien la implantación de pasturas es una práctica esporádica en la estepa fueguina, en los sitios donde se ha realizado, la extensión de los disturbios asociados pueden alcanzar varias hectáreas y en algunos casos, la siembra de pasturas se repite el cabo de un tiempo (Serra 1990). Una última explicación es la escala temporal, el experimento se evaluó en un período de 5 años, mientras que las prácticas agronómicas corresponden a hechos que comenzaron hace más de 30 años y se repitieron periódicamente.

Capítulo 5

Mapa de riesgo de invasión de *Hieracium pilosella*

Introducción

El modelado predictivo espacialmente explícito ha ganado importancia en los últimos años como una herramienta de evaluación y predicción en muchos aspectos del estudio de los organismos, entre ellos, la distribución y la abundancia de las especies (Guisan y Zimmermann 2000). El estudio de los patrones espaciales de las invasiones biológicas son relevantes para la caracterización del proceso de invasión, y en este sentido, los modelos espacialmente explícitos han sido usados para investigar las invasiones por especies exóticas y el efecto de distintas variables en la diseminación de especies invasoras y en la dinámica de sus poblaciones (Higgins y Richardson 1996, Higgins et al 2001, Rees y Hill 2001). Además, los modelos de distribución estáticos permitirían construir posteriormente modelos más complejos de procesos espacio-temporales (Guisan y Zimmermann 2000).

Para entender un proceso de invasión y sus causas, en primer lugar, es necesario determinar los factores relacionados al éxito de la especie y en qué medida contribuye cada uno de estos factores al proceso. La cuantificación de la relación entre la distribución de una especie y el hábitat es uno de los aspectos más importantes en el modelado predictivo en ecología (Guisan y Zimmermann 2000). Entre aquellas variables que demostraron favorecer una invasión se encuentran, por un lado, las que involucran las características reproductivas de la especie invasora, como una gran producción de semillas, corto tiempo en alcanzar la madurez reproductiva, semillas pequeñas altamente adaptadas a la dispersión, etc. (Kolar y Lodge 2001, Rejmánek y Richardson 1996). Por otra parte, las características del ambiente como la disponibilidad de recursos y agua (Alpert et al 2000, Davis et al 2000), la estructura de la vegetación (Alpert et al 2000, Fargione et al 2003, Larson et al 2001), el tipo de sustrato (Stephenson et al 2006), el clima y el suelo (Kalkhan et al 2007) son determinantes fundamentales del nivel de invasión. Otras características, como la localización geográfica de la especie (Lonsdale 1999), la presión de propágulos (Duncan et al 1997, Martínez-Ghersa y Ghersa 2006, Stephenson et al 2006), la distancia a caminos o áreas de cultivo, etc. (Bradley y Mustard 2006) pueden afectar la abundancia de una especie invasora. Otros autores postulan que el éxito de una invasión estaría dado por la combinación de atributos de la especie y características del ambiente receptor (Noble 1989, Radosевич et al 2003) y que esta

interacción entre el invasor y la comunidad hospedadora variaría en el tiempo (Rose et al 1998), probablemente debido al efecto de eventos estocásticos (Mollison et al 1986).

La invasión de *H. pilosella* en Nueva Zelanda parece estar determinada por la combinación de varios factores (Rose et al 1998, Duncan et al 1997). Rose y colaboradores (1998) proponen algunas variables que favorecerían la invasión y sugieren que existirían además ciertas condiciones que actuarían de disparadores del proceso (tabla 5.1). En otro trabajo, Rose y colaboradores (1992) encontraron una distribución diferencial de *H. pilosella* de acuerdo a la topografía. En Tierra del Fuego se observó que la abundancia de *H. pilosella* está relacionada a la presencia de disturbios antropogénicos y al tipo de comunidad vegetal, lo que no sólo implica la influencia de la estructura de la vegetación, sino probablemente de todo el hábitat, incluyendo el suelo y la litología (capítulos 3 y 4 y Cipriotti et al 2010).

Estudios complementarios llevados a cabo en la estepa fueguina mostraron una respuesta diferencial entre los distintos disturbios provocados por la actividad petrolera, con respecto a la presencia y abundancia de *H. pilosella* (datos no mostrados). No se encontraron diferencias de abundancia de *H. pilosella* entre el sitio disturbado y no disturbado cercano correspondiente a locaciones petroleras de distinta antigüedad, pero sí se observó una alta

Tabla 5.1. Algunos factores que predispondrían la invasión de *Hieracium pilosella* en Nueva Zelanda. Traducido y transcrito de Rose et al 1998

Factores	Condiciones que predisponen	Condiciones disparadoras
Ambiente	Bajas precipitaciones, baja humedad del suelo, baja fertilidad	Sequía, fertilizaciones irregulares o inadecuadas
Disturbios	Larga historia de disturbios antropogénicos (pastoreo/ramoneo, quemas)	Estallido poblacional de plagas (por ejemplo, conejos, invertebrados), pastoreo intenso, fuego
Estructura y composición de la vegetación	Baja estatura, baja cobertura de canopy, abundantes sitios seguros para el establecimiento de <i>Hieracium pilosella</i> , muchas especies nativas poco adaptadas al pastoreo y pisoteo	Gran defoliación o mortalidad
Disponibilidad de propágulos de <i>Hieracium pilosella</i>	Proximidad y localización en relación al frente de invasión y poblaciones establecidas (lluvia externa de semillas), estado de invasión (lluvia de semillas local, grado de expansión vegetativa)	Una estación de crecimiento húmeda o el consumo de flores pueden disparar la expansión vegetativa
Atributos de historia de vida de <i>Hieracium pilosella</i>	Tolerancia a sequías, tolerancia a baja fertilidad del suelo, respuesta rápida a pulsos de nutrientes y humedad, buena adaptación a dispersión a gran distancia, rápida expansión vegetativa, demanda de luz	

cobertura en suelos removidos para el establecimiento de gasoductos y oleoductos. La respuesta diferencial de la especie puede deberse a que se utiliza tosca como sustrato para el relleno de las locaciones petroleras y el suelo de las áreas circundantes ha sido removido en bloques, con mínima ruptura de la vegetación. En cambio, para el trazado de los conductos, el suelo se remueve completamente y se disgrega, generando suelo desnudo, apto para el establecimiento de nuevas especies. No hay estudios que evalúen si existen otros factores involucrados ni la contribución relativa de cada uno de ellos.

En este capítulo se propone determinar las variables involucradas en el éxito de invasión de *Hieracium pilosella* en la estepa de Tierra del Fuego a escala regional y cuantificar la contribución relativa de las diferentes variables mediante el uso de modelos lineales generalizados.

Metodología

Variables predictoras

En primer lugar, se estableció arbitrariamente como criterio general que una cobertura de la especie igual a 1% es el límite sobre el cual la invasión será de alto riesgo, debido a que se considera que una especie es fácilmente detectable a partir de este valor. Además, de acuerdo a la metodología de muestreo que se llevó a cabo para este trabajo, una cobertura de *Hieracium pilosella* de 1% corresponde a un parche de más de 5 m de diámetro y, por lo tanto, existirá una alta probabilidad de que la especie persista allí y de que sea fuente de propágulos para su diseminación. Este criterio se mantendrá a lo largo del desarrollo de todo el trabajo.

En segundo lugar, se agruparon los datos de cobertura de *H. pilosella* en tres clases: ausencia (0%), entre 0 y 1%, y mayor a 1% (figura 5.2). Para evaluar la relación entre las distintas variables predictoras y la abundancia de *H. pilosella* se utilizaron modelos lineales generalizados con función vinculante *logit* y la variable respuesta con distribución ordinal multinomial. Se eligió el modelo más parsimonioso y con mayor poder predictivo de acuerdo al criterio de Akaike (Boyce et al 2002) y se determinó la probabilidad de que la abundancia de *H. pilosella* sea mayor a 1% para la combinación de categorías de cada variable significativamente predictora.

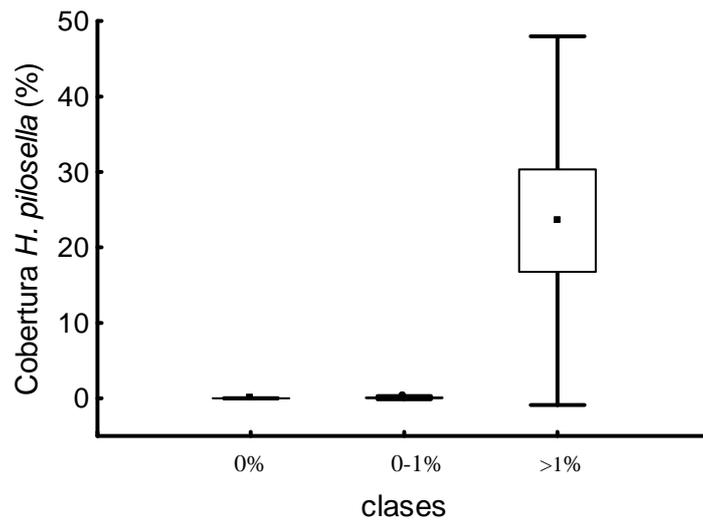


Figura 5.2. Box-plot con las clases de abundancia de *H. pilosella*. Las cajas indican el valor de la media \pm SE y las barras los SD. Una cobertura mayor al 1% correspondería a una situación de alto riesgo de invasión.

Para estudiar la relación entre la abundancia de *H. pilosella* y las distintas variables se utilizaron los datos obtenidos en el relevamiento regional descrito en el capítulo 2. En cada sitio de muestreo se determinó la abundancia de *H. pilosella* y se cuantificaron distintas variables ambientales y bióticas. Otras variables fueron determinadas posteriormente a través de imágenes satelitales y fotografías aéreas (tabla 5.2).

Por un lado, se evaluaron las dos variables que se sabían correlacionadas con *H. pilosella*, estas son, el tipo de comunidad vegetal y la presencia de disturbios. Por otra parte, se incorporaron variables que no fueron previamente analizadas en esta tesis, debido a que se considera que resulta relevante su análisis bajo el presente contexto. Estas variables son: la latitud y la longitud (que implican un gradiente climático de precipitaciones y temperatura), la distancia a caminos o locaciones petroleras, el paisaje geomorfológico (que determina un sustrato diferencial) y la topografía (tabla 5.2). Aquellas variables que resultaron estadísticamente no significativas por el método de máxima verosimilitud ($p > 0,05$) para el modelo lineal generalizado fueron removidas y el modelo estadístico fue reajustado.

Tabla 5.2. Categorías de todas las variables discretas analizadas

Variable	Categorías
Disturbio	presencia ausencia
Tipo de comunidad vegetal*	I II III IV V VI VII
Paisaje geomorfológico**	Planicie de deshielo Paisaje aluvial Morenas antiguas Morenas juveniles Fondo de morenas Planicie terciaria Tierras terciarias con cobertura de Pleistoceno
Topografía**	Ladera N Ladera S Ladera E Ladera O Valle Terraza

* Tipo de comunidad vegetal, representado por grupos de TWINSPAN y determinados en el capítulo 3

** Determinadas con posterioridad al relevamiento, utilizando imágenes satelitales y fotografías aéreas

Construcción de las capas de información

La construcción de la capa de información que determina el tipo de comunidad vegetal en cada sitio se llevó a cabo mediante una clasificación no supervisada de una imagen satelital Landsat ETM+ de febrero de 2002. A cada clase resultante de la clasificación se le asignó un tipo de comunidad vegetal de acuerdo a los criterios establecidos en Collantes et al 1999, descriptos y desarrollados en el capítulo 3 de la presente tesis y se verificó comparando los resultados con un mapa de vegetación de la región (Collantes et al 1985).

Las áreas con disturbios antrópicos fueron determinadas sobre la misma imagen satelital construyendo vectores que luego fueron transformados a formato *raster*. La información fue extraída principalmente de mapas de áreas que representan potreros dentro de los cuales se llevaron prácticas de manejo agronómico, provistos por la Secretaría de Recursos Naturales de la provincia de Tierra del Fuego. En un caso particular, al suroeste de la región,

se determinó un área disturbada por arreglo de banquetas de rutas mediante información suministrada por el administrador de la estancia involucrada y por observación personal.

La capa de información que representa la distribución actual de la especie corresponde al mapa obtenido en el capítulo 2. Este mapa resulta de la estimación de la distribución y abundancia de *H. pilosella* a escala regional y el método de interpolación estima los valores en base a la abundancia en un determinado sitio y en sitios próximos (Isaaks y Srivastava 1989). Por esto, considero que la influencia sobre el riesgo de invasión entre sitios próximos (Duncan et al 1997, Rose et al 1998) ya está considerado en el mapa utilizado.

Modelo

Para la construcción del modelo se consideró que la distribución de la variable respuesta, en este caso, la abundancia de *H. pilosella*, tiene una distribución ordinal multinomial y la función vinculante es *logit* (función 5.1, Faraway 2006, McCullagh y Nelder 1989, Zuur et al 2009)

$$\text{Logit}(p) = \log(p/1-p) \quad (5.1)$$

Donde p es la probabilidad de que ocurra un evento, en este caso, de que la cobertura de *H. pilosella* sea mayor al 1%. La transformación inversa permite calcular la probabilidad de que ocurra el evento, dada una determinada categoría de cada variable predictora. Para este modelo, la probabilidad se calcula como

$$p = (e^{\beta_0 + \beta_1 X_1 + \beta_2 X_2} / 1 + e^{\beta_0 + \beta_1 X_1 + \beta_2 X_2}) \quad (5.2) \quad (\text{Zuur et al 2009})$$

donde β_0 es el valor de la intersección, β_1 el coeficiente para la variable X_1 , β_2 el coeficiente para la variable X_2 . Estos coeficientes se estimaron con el software Statistica v7.

Por último, se verificó que los datos no presentaran sobredispersión (McCullagh y Nelder 1989, Zuur et al 2009). La sobredispersión de los datos indicaría que la elección de la forma estructural del modelo sería errónea, es decir, que las variables predictoras incluidas no sean las correctas, que no se hayan transformado o combinado correctamente; o bien, indicaría la presencia de una pequeña cantidad de datos alejados de los valores generales, conocidos como “outliers” (Faraway 2006).

Mapa de riesgo

El modelo desarrollado para la construcción del mapa regional de riesgo de invasión se muestra en el esquema en la figura 5.1. Con el módulo de Model Maker del software Erdas 8.5 se solaparon todas las capas de información, aplicando un algoritmo de acuerdo a resultados de un modelo lineal generalizado y de acuerdo a los criterios referidos a la abundancia de la especie. A partir de esto se obtuvo una nueva capa de información que representa el riesgo de invasión relativo a cada sitio de la región.

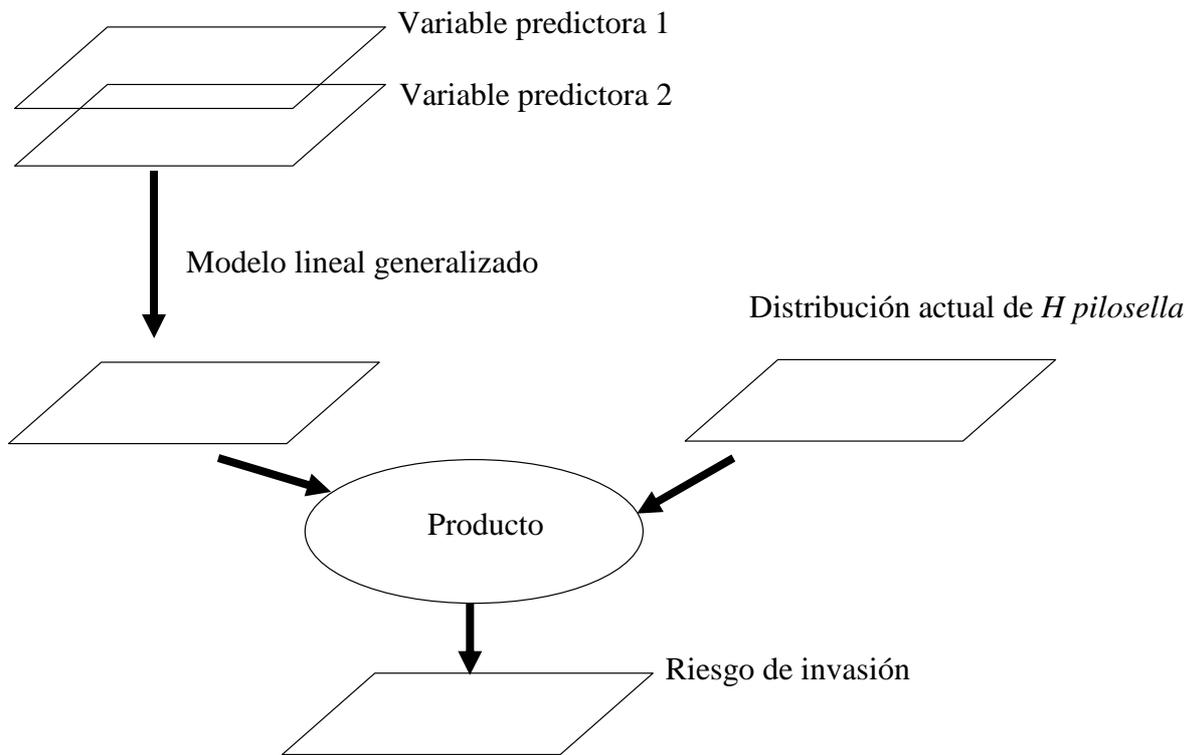


Figura 5.1. Esquema conceptual del modelo predictivo del riesgo de invasión

Aquellos sitios donde la estimación de la abundancia actual de *H. pilosella* es mayor a 1% (capítulo 2) se considera que ya se encuentran invadidos, la especie ya se encuentra establecida y la probabilidad de que persista es muy alta. En los demás sitios, el riesgo de invasión se calculó como la probabilidad de que *H. pilosella* alcance una cobertura mayor al 1%, mediante el modelo lineal generalizado, dadas las categorías de cada variable predictoras en el sitio. Posteriormente, se calculó el producto entre esa probabilidad y la abundancia actual de la especie (que toma valores entre 0 y 1), dado que la abundancia de una especie en un

lugar determina la presión de propágulos a la que está sujeto cada sitio (Duncan et al 1997). Para esto último se utilizó el módulo de Model Maker del software Erdas 8.5.

Resultados

Variables predictoras y modelo

La presencia de disturbios y el tipo de comunidad vegetal son el conjunto de variables que resultaron estadísticamente significativas y que representan el mejor subconjunto para predecir el riesgo de invasión, de acuerdo al criterio de Akaike (AIC=255,79; $p < 0,0001$, tabla 5.3). La interacción entre ambas no pudo ser evaluada por no tener suficientemente representado todos los niveles de disturbio a través de los distintos tipos de comunidad vegetal.

Tabla 5.3. Test de todos los efectos. Se presentan sólo las variables estadísticamente significativas.

	Grados de libertad	Estadístico de Wald	p
intersección	2	95,781	<0,0001
disturbio	1	13,718	0,0002
tipo de comunidad vegetal	6	21,429	0,0015

Las variables y el modelo habrían sido correctamente seleccionados, dado que no se observa sobredispersión de los datos ($\frac{D}{n-1} = 1,06$).

En este caso, se estimó la probabilidad de que la abundancia de *H. pilosella* sea mayor a 1%, como

$$p = (e^{\beta_0 + \beta_{\text{comunidad}} + \beta_{\text{disturbio}}} / 1 + e^{\beta_0 + \beta_{\text{comunidad}} + \beta_{\text{disturbio}}}) \quad (5.3)$$

Los coeficientes $\beta_{\text{comunidad}}$ y $\beta_{\text{disturbio}}$ corresponden a los coeficientes estimados para cada categoría de tipo de comunidad vegetal y para la presencia/ausencia de disturbios, respectivamente. Los valores de los coeficientes β y de las probabilidades para cada categoría de cada variable predictora se presentan en las tablas 5.4 y 5.5. Los coeficientes β corresponden los coeficientes de regresión y los valores de probabilidad indican la probabilidad de que la cobertura de *H. pilosella* alcance valores mayores al 1%, es decir, de

que exista un alto riesgo de invasión, dados los determinados tipos de comunidad vegetal y la presencia o ausencia de disturbios.

Tabla 5.4. Parámetros estimados para cada una de las categorías de cada variable predictora. La comunidad I y la situación de ausencia de disturbio son las categorías utilizadas como referencia para la determinación de los parámetros de las demás categorías.

Variable	β	E.E.	Estadístico deWald	p
Intersección	-2,01	0,34	33,88	<0,0001
Comunidad VI	-0,35	0,416	0,71	0,398
Comunidad II	-1,27	0,366	12,18	0,0005
Comunidad VII	0,65	0,596	1,21	0,271
Comunidad IV	0,47	0,41	1,34	0,247
Comunidad III	0,18	0,37	0,25	0,616
Comunidad V	1,30	0,47	7,63	0,006
Presencia de disturbios	1,18	0,32	13,72	0,0002

La presencia de disturbios aumenta entre 4,5 y 9,6 veces la probabilidad de invasión dentro de cada tipo de comunidad vegetal (tabla 5.5).

Tabla 5.5. Probabilidad de que la cobertura de *H. pilosella* sea mayor a 1%.

Comunidad	disturbio	probabilidad	Límite inferior (95%)	Límite superior (95%)
I	NO	0,015	0.004	0.053
I	SI	0,141	0.044	0.366
II	NO	0,011	0.003	0.041
II	SI	0,100	0.044	0.248
III	NO	0,047	0.018	0.119
III	SI	0,345	0.130	0.651
IV	NO	0,062	0.016	0.208
IV	SI	0,413	0.156	0.728
V	NO	0,131	0.049	0.308
V	SI	0,616	0.275	0.872
VI	NO	0,028	0.010	0.077
VI	SI	0,236	0.082	0.516
VII	NO	0,073	0.014	0.305
VII	SI	0,457	0.157	0.791

Mapa de riesgo

El mapa de riesgo de invasión se presenta en la figura 5.3. El error asociado a la estimación del riesgo de invasión consta de dos componentes. Por un lado, el error asociado a

la predicción de la distribución de la especie, que se indicó en el capítulo 2 y, por otro lado, los límites de los intervalos de confianza para la probabilidad de invasión para cada categoría de cada variable predictora, que se muestran en la tabla 5.5.

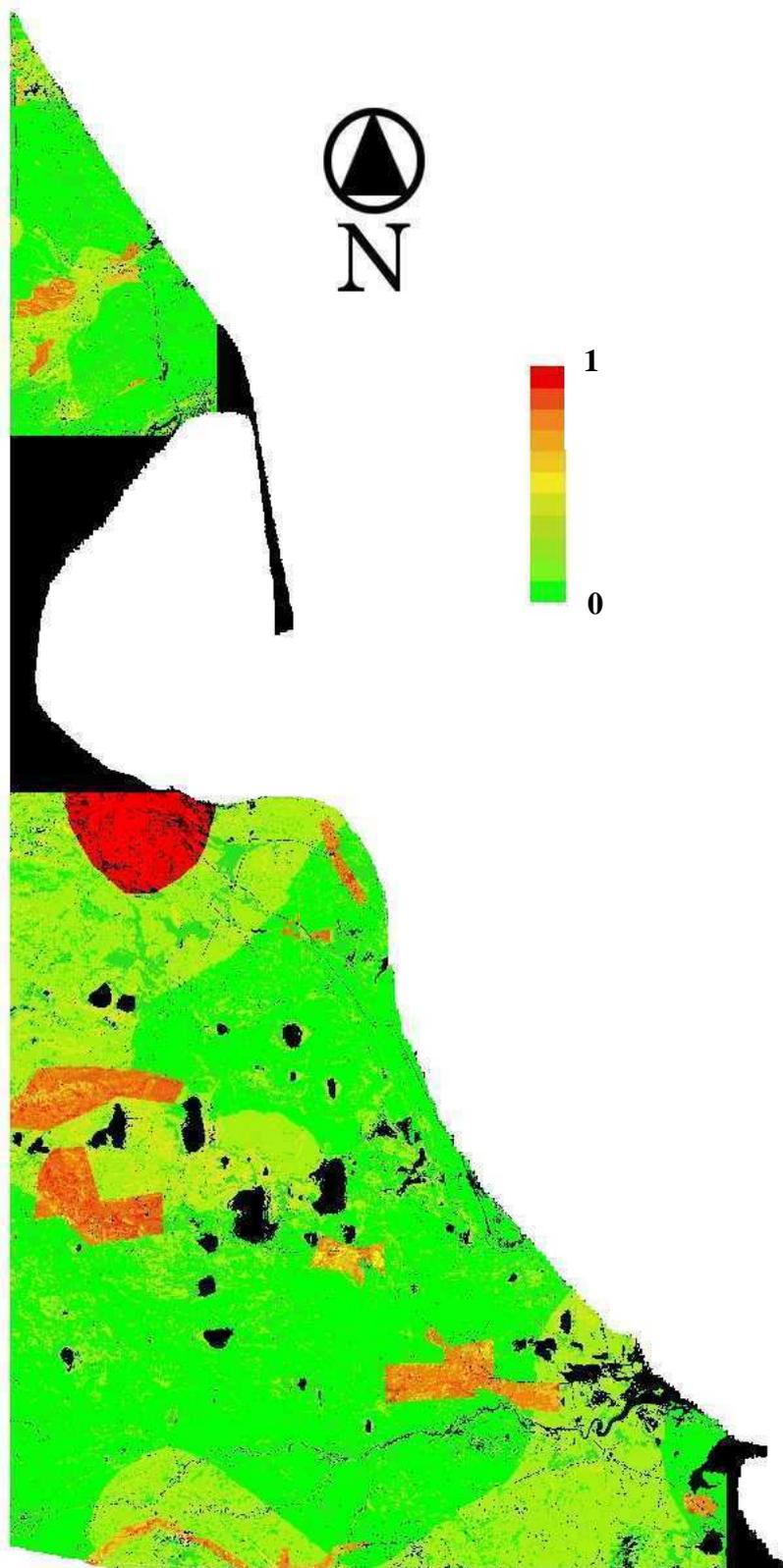


Figura 5.3. Mapa de riesgo relativo de invasión. El valor 0 indica el menor riesgo de invasión y el valor 1, el mayor riesgo de invasión.

Discusión

La naturaleza espacialmente explícita de esta evaluación a escala regional de los efectos del ambiente y de la historia de manejo sobre el éxito de *H. pilosella* aporta información sobre los sitios apropiados para el establecimiento de la especie en la región y permite predecir una posible dinámica regional de invasión. Establece además las áreas de mayor riesgo de invasión, lo cual permite optimizar los esfuerzos y recursos destinados a monitoreo y control de la especie (Stephenson et al 2006).

Este mapa de riesgo de invasión complementa al mapa de distribución y abundancia, obtenido en el capítulo 2 de la presente tesis. En conjunto, los datos espacialmente explícitos de distribución actual y de sitios apropiados para la especie permiten determinar una posible dinámica regional. El mapa de riesgo permite además determinar las áreas que deben ser visitadas para detectar posibles focos de invasión que no se hayan encontrado con el relevamiento descrito en el capítulo 2 y áreas que no se encuentran actualmente invadidos pero que representan un ambiente muy propicio para la especie. El seguimiento frecuente de estas áreas de alto riesgo de invasión pero actualmente no invadidas es de suma importancia, ya que permitiría detectar tempranamente a la especie, y la detección temprana de un organismo invasor aumenta considerablemente la posibilidad de un control efectivo (Radosevich et al 2003).

Los resultados obtenidos sugieren que la presencia de disturbios antrópicos es el factor más importante en el éxito de *Hieracium pilosella* a escala regional y el segundo factor que determina el éxito de la especie en la región es el ambiente que encuentra, indicado aquí por el tipo de comunidad vegetal. La probabilidad de que *H. pilosella* alcance alta cobertura en presencia de disturbios resultó mayor con respecto a la probabilidad en ausencia de disturbios, independientemente del tipo de comunidad vegetal, excepto para el grupo V que, aún en ausencia de disturbios antrópicos drásticos, presenta valores de probabilidad más altos que otros tipos de comunidad disturbados (tabla 5.5).

En rasgos generales, los resultados obtenidos en Tierra del Fuego coinciden con los de Rose y colaboradores (1998), que establecieron que los disturbios fueron fundamentales en el establecimiento de *H. pilosella* en pastizales de matas cespitosas de Nueva Zelanda, pero que existían otros factores involucrados, aunque no fue posible en nuestro caso determinar si existe interacción entre los factores estudiados, debido a que los sitios con disturbios poseen baja representación dentro de cada categoría de comunidad vegetal. Este problema es difícil de resolver, dado que sería necesario aumentar la cantidad de sitios relevados, principalmente

sitios con disturbios en distintas comunidades, pero existen pocos sitios con disturbios que sean independientes entre sí.

Otra limitación del mapa de riesgo de invasión es la escala temporal. No es posible definir esta componente ya que no se poseen estudios que evalúen la dinámica de la especie en la región. Estudios que se llevarán a cabo próximamente estudiarán la expansión de la especie en los distintos ambientes. Este estudio aportará la componente temporal que enriquecerá el presente mapa.

No se detectó relación entre la abundancia de *Hieracium pilosella* y la distancia a los caminos o locaciones petroleras. Esto indicaría que las rutas y caminos no serían una vía de transporte muy importante para la especie. Tampoco se encontró relación con la topografía, contrariamente a lo encontrado por Rose y colaboradores (1995), ni con el paisaje geomorfológico, la latitud ni la longitud a esta escala de observación. Sin embargo, no se puede descartar indiscutiblemente que exista relación con estas variables en etapas más avanzadas de invasión o a otras escalas de observación. Serán necesarios estudios posteriores para caracterizar exhaustivamente a la especie con mayor resolución espacial.

El presente estudio corresponde a una evaluación espacial que es el primer paso para desarrollar posteriormente modelos más complejos que permitan determinar procesos espacio-temporales (Guisan y Zimmermann 2000) y entender así la dinámica de las poblaciones de la especie invasora. Luego de la comprensión espacio-temporal del proceso sería posible realizar predicciones referidas a la trayectoria de la invasión.

Capítulo 6

Discusión general

El presente estudio corresponde a la evaluación de un proceso de invasión en sus etapas más tempranas. Existen pocos estudios que documenten un proceso de invasión desde su inicio (Nehrbass et al 2007, Pyšek y Hulme 2005). En general, los estudios que describen los procesos de invasión corresponden a la etapa en que la especie ya alcanzó una abundancia muy alta, perjudicial para el sistema (Nehrbass et al 2007, Pyšek y Hulme 2005). Desde un punto de vista teórico, las invasiones proveen experimentos naturales de gran escala que ofrecen discernimiento sobre cuestiones fundamentales de la teoría ecológica (Higgins y Richardson 1996). El estudio de los procesos y la trayectoria de las invasiones son una oportunidad para comprender cómo y por qué las especies se distribuyen en el espacio. Por todo esto, los resultados de esta tesis ayudan a comprender el proceso de invasión y son un aporte de suma relevancia en el estudio de la ecología y la dinámica de las invasiones biológicas.

El abordaje simultáneo del problema a distintas escalas de análisis contribuye al conocimiento ecológico de los procesos de invasión y ayuda a desarrollar y poner a prueba las teorías actuales referidas a las variables que favorecen las invasiones. Dado el estado inicial de invasión, el estudio de los patrones espaciales, las causas y los factores asociados a esta invasión resultan de gran importancia para el estudio de la ecología y la dinámica de las invasiones biológicas a nivel global. Estudios posteriores permitirían determinar los patrones temporales y, a partir de esto, predecir la trayectoria de la invasión.

A través de los distintos estudios que componen este trabajo, se observó que *Hieracium pilosella* no se distribuye uniformemente, sino que la especie presenta heterogeneidad espacial en todas las escalas analizadas. A escala de micrositio, la variabilidad estaría dada principalmente por factores ambientales, y entre ellos, la humedad del suelo podría ser importante. La expansión de la especie a esta escala y a lo largo de cinco años fue muy elevada, aún bajo las condiciones habituales del sitio, es decir, con pastoreo y sin disturbio intenso. La abundancia de *H. pilosella* difiere entre las distintas comunidades vegetales, por lo tanto, la heterogeneidad espacial de la invasora coincide con la heterogeneidad espacial de la vegetación, que a su vez estaría determinada en parte por las condiciones ambientales de cada sitio. Los matorrales de *Chiliotrichum diffusum*, las comunidades donde *H. pilosella* se encontraría en mayor abundancia (capítulo 3), presentan la mayor humedad relativa y son ricas

en nutrientes (Collantes et al 1999). Resulta coherente que la especie se encuentre en mayor abundancia en comunidades cuyas estructuras de vegetación favorezcan la retención de las semillas dispersadas por el viento y cuyos suelos son ricos en nutrientes, debido a la elevada cantidad de nitrógeno de los tejidos de la especie invasora y de su alta tasa de descomposición, con respecto a otras especies características de las comunidades de la región (Braun 2009). Por otra parte, la especie no se encuentra en las comunidades ubicadas en los valles de la región, las vegas, que son las más productivas y las que presentan la mayor humedad edáfica (Collantes et al 2009). Estos resultados podrían indicar que la especie invasora estaría favorecida por suelos ricos en nutrientes, con buen balance hídrico, bien drenados y no anegables, coincidentemente con antecedentes previos (Bishop y Davy 1994). Por último, a escala regional, la especie se encuentra diseminada por toda la región con cobertura media baja, pero presenta focos de invasión de alta abundancia de la especie, asociados principalmente a sitios con disturbios antrópicos. La distribución y la abundancia regional de la especie están influidas por estos focos de invasión y por la distribución regional de las comunidades vegetales.

Los resultados de este estudio mostraron una respuesta marginal negativa entre la abundancia de *H. pilosella* y la intensidad de pastoreo actual (tabla 3.6). Sin embargo, la estructura actual de los ambientes donde *Hieracium pilosella* es más abundante, los matorrales con 20-35% de cobertura de *Chilotrichum diffusum* (capítulo 3 y Cipriotti et al 2010), sería producto de su historia de pastoreo (Anchorena, comunicación personal, Cingolani 1999, Stoffella 2003). Originalmente, los matorrales habrían tenido una estructura mucho más cerrada y, por destrucción mecánica por parte del ganado, y en algunos casos, por efecto de fuegos programados seguidos de pastoreo habría resultado en disminución de la cobertura de las matas, creando matorrales más abiertos y con presencia de especies competitivas de hábitats ricos, entre ellas varias exóticas (Cingolani 1999, Stoffella 2003). (Stoffella 2003). Por lo tanto, *H. pilosella* estaría favorecida por la estructura de la vegetación provocada por el pastoreo histórico intenso, pero no por pastoreo intenso actual.

Si bien no se ha probado de manera estricta las distintas teorías actuales sobre la invasibilidad de los sitios, de manera indirecta se verifican las ideas que determinan la importancia de la disponibilidad de sitios aptos, la fluctuación en la disponibilidad de recursos y la disponibilidad de propágulos como factores que afectan el éxito de la invasión. La siembra masiva de semillas de especies forrajeras provenientes de Nueva Zelanda fue una práctica usualmente complementada con fertilización en determinados sitios de la región. La disponibilidad de sitios aptos estaría dada por el laboreo del suelo, generando suelo desnudo y

disminuyendo la competencia que, junto con la fertilización variaría la disponibilidad de recursos en el sitio. La siembra masiva de semillas de *H. pilosella* que estarían incluidas como contaminante de aquellas semillas forrajeras habría determinado que la especie se estableciera exitosamente y explicaría el hecho de que a escala local la especie no parece haber tenido un período de retardo (Connor 1964, 1965, 1992).

Una vía actual de entrada de semillas de la especie al sector argentino sería a través de los fuertes vientos característicos de la zona que llegan del sector chileno. Una evidencia de esto es un sitio al suroeste de la estepa fueguina, cerca del límite con Chile, luego de dos años del arreglo de las banquetas de una ruta provincial se observó presencia de *H. pilosella* en muy alta cobertura (Figura 4.1c). En este caso, los sitios apropiados estarían generados por los disturbios y las semillas provendrían masivamente de sitios cercanos de gran abundancia.

Con este trabajo se verifica indirectamente también la idea de la importancia en la alteración de regímenes de disturbios y la competencia sobre el éxito de la invasión, dados los resultados del experimento del capítulo 4.

Estudios previos realizados en otros países sugieren que la especie es más exitosa en sitios con vegetación de estatura baja y abierta, con gran disponibilidad de luz (Bishop y Davy 1994, Köhler et al 2005) y se relaciona el éxito de la especie con la presencia de disturbios como el fuego y con el pastoreo (o sobrepastoreo) (Foran et al 1992, Jesson et al 2000, O'Connor et al 1999, Rose et al 1998, Treskonova 1991). En Tierra del Fuego se verifica lo que indican estos antecedentes. *Hieracium pilosella* es favorecido por disturbios antrópicos e indirectamente por pastoreo. Los disturbios generan sitios disponibles para la especie y el pastoreo promueve la apertura del matorral (Cingolani 1999, Stoffella 2003), la plantas de *H. pilosella* recibirían más luz y tendrían más nutrientes (Posse 1997).

Estudios complementarios cuyos resultados no fueron presentados en esta tesis, indican que *H. pilosella* no forma bancos de semillas persistentes en la región, que coincide con lo obtenido en estudios realizados en Reino Unido (Roberts 1986, en Jenkins 1992) y en Nueva Zelanda (Makepeace 1980, en Jenkins 1992). Actualmente, además del ingreso de semillas desde Chile, existiría un aporte importante de semillas desde los parches de grandes extensiones establecidos en la región argentina, que serían la fuente para la diseminación de la especie y para el mantenimiento de las poblaciones pequeñas (Duncan et al 1997).

Existe una teoría que postula que las especies invasoras tienden a invadir sitios similares climáticamente a su sitio de origen (Radosевич et al 2003). Si bien Nueva Zelanda no es el hábitat nativo de *H. pilosella*, la especie se encuentra exitosamente allí desde hace casi un siglo (Makepeace 1985) y probablemente las poblaciones argentinas hayan provenido de

allí. En ese país, *H. pilosella* se encuentra principalmente en pastizales de matas cespitosas de *Festuca novae-zelandiae*, con precipitaciones medias anuales entre 500-1200 mm y con larga historia de pastoreo (Rose et al 1998). La estepa de Tierra del Fuego presenta un rango de precipitaciones menores, entre 300 y 450 mm anuales (Collantes et al 1999). Si bien *H. pilosella* se encuentra también aquí en los pastizales climáticos de matas cespitosas de *Festuca gracillima*, en esta etapa de invasión su abundancia es mucho mayor en matorrales, los cuales poseen mejor balance hídrico que compensaría este clima menos húmedo. Desde el punto de vista climático, los matorrales son comunidades ecotonales entre los pastizales de *Festuca* y los bosques de *Nothofagus* que aparecen más al sur, y comparten especies de ambos biomas (Collantes 1999).

En conjunto, los resultados obtenidos en este trabajo indican que es necesaria una interpretación amplia para comprender el proceso de invasión de *Hieracium pilosella* en la estepa fueguina, coincidentemente con lo que proponen Rose y colaboradores (1998). El establecimiento, la expansión y la diseminación de la especie en la región estarían dados por la interacción entre varios factores, entre ellos, el ambiente, los disturbios, la disponibilidad de propágulos y los atributos de la invasora, que operarían a distintas escalas y donde no es posible descartar la influencia de eventos estocásticos que podrían influir.

De acuerdo al patrón espacial de la especie en la región y a los conocimientos que se poseen relacionados a las estrategias reproductivas de *H. pilosella* (Winkler y Stöcklin 2002, Stöcklin y Winkler 2004), sería posible conjeturar acerca del proceso de invasión de la especie a escala regional. Los grandes parches asociados a sitios disturbados aumentarían localmente su cobertura de manera exponencial mediante expansión vegetativa y actuarían probablemente como fuente de propágulos, semillas, que se dispersarían a grandes distancia a través del viento para la formación de poblaciones satélites (Pyšek y Hulme 2005). El establecimiento y la expansión de las poblaciones satélites estarían determinados por las condiciones de cada sitio, siendo los matorrales alterados por el régimen histórico de pastoreo ovino, o los que se sigan alterando por fuego o por conversión de su tipo de vegetación con fines productivos, los más vulnerables.

Es difícil predecir la cobertura que alcanzará la especie en el sur de la Patagonia argentina, o los daños ecológicos y económicos que pueda causar, pero los antecedentes en otros países y las observaciones realizadas hasta ahora en nuestro país nos alertan sobre la conveniencia de adoptar prontas medidas de prevención, seguimiento y control del proceso de invasión en la región.

Para el control efectivo de *H. pilosella* es necesario una estrategia de manejo integrado de la invasión. En el caso de que el uso de agentes de control biológico sea exitoso en la región chilena y que esto resulte en una reducción de la población de *H. pilosella*, es necesario que propágulos de otras especies de alto valor ecológico o económico estén presentes, con el fin de revalorizar los pastizales invadidos y evitar el deterioro y la erosión del pastizal. Paralelamente, es recomendable controlar los parches de grandes extensiones, realizar un seguimiento de los sitios con mayor riesgo de invasión y evitar prácticas que impliquen remoción de vegetación y roturación del suelo. En caso de que estas últimas sean imprescindibles, se debe visitar el área disturbada posteriormente, para detectar tempranamente a la especie. Independientemente, es recomendable prestar atención a las áreas cubiertas por matorrales de mata negra, especialmente los de cobertura abierta (20-30%), así como a aquellos de mayor cobertura, que aún no han sido intervenidos por el hombre (fuego, pastoreo intenso), para resguardarlos de tales disturbios. La invasión de *Hieracium pilosella* en la estepa de Tierra del Fuego debe ser de prioridad en las políticas de manejo ganadero, para evitar perjudicar los pastizales de la región y la consecuente pérdida ecológica y económica.

Referencias

Adair R.J. y R.H. Groves. 1998. Impact of environmental weeds on biodiversity: a review and development of a methodology. Australian Nature Conservation Agency. Canberra.

Allen R.B., W.G. Lee y A.F. Mark. 1992. A preliminary assessment of the effects of management on mouse-ear hawkweed (*Hieracium pilosella*) establishment in narrow-leaved snow tussock (*Chionochloa rigida*) grassland, Lammermoor Range, East Otago. En: Hunter, G.G., C.R. Mason y D.M. Robertson (Eds.). Vegetation change in tussock grasslands, with emphasis on hawkweeds, pp. 45-47. Occasional Publication No.2, New Zealand Ecological Society, Christchurch.

Alpert P., E. Bone y C. Holzapfel. 2000. Invasiveness, invasibility and the role of environment stress in the spread of non-native plants. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 3: 52-66

Anchorena J., O. Bianciotto y M.B. Collantes. 1991. Los suelos del norte de Tierra del Fuego. XIII Congreso argentino de las ciencias del suelo. San Carlos de Bariloche.

Armstrong, M. 1984. Common problems seen in variograms. *Mathematical Geology* 16: 305–313.

Augustine D.J. y S.J. McNaughton. 1998. Ungulate effects on the functional species composition of plant communities: herbivore selectivity and plant tolerance. *Journal of Wildlife Management* 62: 1165-1183.

Belsky A.J. 1986. Revegetation of artificial disturbances in grasslands of the Serengeti National Park, Tanzania. II. Five years of successional change. *Journal of Ecology* 74: 937-952.

Belsky A.J. 1992. Effects of grazing, competition, disturbance and fire on species composition and diversity in grassland communities. *Journal of Vegetation Science* 3: 187-200

Belza J.E. 1977. En la isla del fuego. 3. Población. Publicación del Instituto de Investigaciones Históricas de Tierra del Fuego. Buenos Aires.

Bishop G.F. y A.J. Davy. 1994. *Hieracium pilosella* L. (*Pilosella officinarum* F. Schultz & Schultz-Bip.). Journal of Ecology 82: 195-210

Black C.A. 1965. Methods of soil analysis. Part. 2. Chemical and microbiological properties. American Society of Agronomy. Madison, USA

Boswell C.C. y P.R. Espie. 1998. Uptake of moisture and nutrients by *Hieracium pilosella* and effects on soil in a dry sub-humid grassland. New Zealand Journal of Agricultural Research 41: 251-261

Boyce M.S., P.R. Vernier, S.E. Nielsen y F.K.A. Schmiegelow. 2002. Evaluating resource selection functions. Ecological Modelling 157: 281-300

Bradley B.A. y J.F. Mustard. 2006. Characterizing the landscape dynamics of an invasive plant and risk of invasion using remote sensing. Ecology 16: 1132-1147

Braun K. 2009. Efectos del pastoreo, el ambiente y las invasiones sobre procesos de la estepa fueguina. Tesis doctoral. Universidad de Buenos Aires

Brown R.L. y R.K. Peet. 2003. Diversity and invasibility of southern Appalchian plant communities. Ecology 84: 32- 39

Callaway R.M. y E.T. Aschehoug. 2000. Invasive plants versus their new and old neighbors: a mechanism for exotic invasion. Science 290: 521–523

Callaway R.M., G.C. Thelen, A. Rodriguez y W.E. Holben. 2004. Soil biota and exotic plant invasion. Letters to Nature 427: 731- 733

Chaneton, E.J., S.B. Perelman, M. Omacini y R.J.C.León. 2002. Grazing, environmental heterogeneity, and alien plant invasions in temperate Pampa grasslands. Biological Invasions 4: 7-24.

Chapman H.M., D. Parh y N. Oraguzie. 2000. Genetic structure and colonizing success of a clonal, weedy species, *Pilosella officinarum* (Asteraceae). *Heredity* 84: 401-409

Cingolani A.M. 1999. Efectos de 100 años de pastoreo ovino sobre la vegetación y suelos del norte de Tierra del Fuego. Tesis doctoral. Universidad de Buenos Aires

Cipriotti P.A., R.B. Rauber, M.B. Collantes, K. Braun y C. Escartín. 2010. *Hieracium pilosella* invasion in the Tierra del Fuego steppe, Southern Patagonia. *Biological Invasions* 12: 2523-2535

Collantes M.B., J. Anchorena y A.M. Cingolani. 1999. The steppes of Tierra del Fuego: floristic and growthform patterns controlled by soil fertility and moisture. *Plant Ecology* 140: 61-75

Collantes, M.B., J. Anchorena y G. Koremblit 1989 A soil nutrient gradient in Magellanic *Empetrum* heathlands. *Vegetatio* 80:183-193.

Collantes M.B., Anchorena J., Ontivero, J. y O. Bianciotto. 1985. Mapa de vegetación del N de Tierra del Fuego. XX Jornadas de la Sociedad Argentina de Botánica, Salta

Collantes M.B., J. Anchorena, S. Stoffella, C. Escartín, y R. Rauber. 2009. Wetlands in the fuegian steppe (Tierra del Fuego, Argentina). *Folia Geobotanica* 44: 227-245

Collantes M.B., L.D. Boffi Lisson y J. Anchorena. 1994. Influencia de la exclusión del pastoreo en un pastizal de *Festuca gracillima* de Tierra del Fuego. IV Congreso Latinoamericano de Botánica. Mar del Plata

Collins S.L. y S.M. Glenn. 1997. Intermediate disturbance and its relationship to within- and between- patch dynamics. *New Zealand Journal of Ecology* 21: 103-110

Connor H.E. 1964. Tussock grassland communities in the Mackenzie Country, South Island, New Zealand. *New Zealand Journal of Botany* 2: 325-351

Connor H.E. 1965. Tussock grassland in the Middle Rakaia Valley, Canterbury, New Zealand. *New Zealand Journal of Botany* 3: 261-276

Connor H.E. 1992. Hawkweed, *Hieracium* spp. in tussock grasslands of Canterbury, New Zealand, in 1960s. *New Zealand Journal of Botany* 30: 247-261

Correa M.N. 1969–1998. Flora Patagónica. Instituto Nacional de Tecnología Agropecuaria, Buenos Aires

Cousens R. D., R. W. Brown, A. B. McBratney, B. Whelan, y M. Moerkerk. 2002. Sampling strategy is important for producing weed maps: a case study using kriging. *Weed Science* 50: 542–546

Cousens R. y M Mortimer. 1995. Dynamics of weed populations. Cambridge University Press, New York

Covacevich N. 2001. Pilosella en Magallanes: acciones realizadas, recomendaciones y propuestas de estudios. Informe técnico. INIA-XII Región

Covacevich N. 2009. Magallanes: veinte años de pilosella. *Revista Tierra adentro* N° 83. <http://www.inia.cl/link.cgi/Documentos/TierraAdentro/>

D'Antonio C.M. 1993. Mechanisms controlling invasion of coastal plant communities by the alien succulent *Carpobrotus edulis*. *Ecology* 74: 83-95

D'Antonio C.M. y P.M. Vitousek. 1992. Biological invasions by exotic grasses, the grass/fire cycle, and global change. *Annual Review of Ecology and Systematics* 23: 63-87

Davis M.R. 1997. Comparative nutrient responses by *Pinus radiata*, *Trifolium repens*, *Dactylis glomerata*, and *Hieracium pilosella* on a Mackenzie Basin outwash plain soil. *New Zealand Journal of Agricultural Research* 40: 9-16

Davis M.A., J.P. Grime y K. Thompson. 2000. Fluctuating resources in plant communities: a general theory of invasibility. *Journal of Ecology* 88: 528-534

Díaz, S. y M. Cabido. 2001. Vive la difference: Plant functional diversity matters to ecosystem processes. *Trends in Ecology and Evolution* 16:646-655

Dille J. A., M. Milner, J. J. Groetke, D. A. Mortensen y M. M. Williams II. 2002. How good is your weed map? A comparison of spatial interpolators. *Weed Science* 51: 44–55

Domínguez E. 2004. Plantas exóticas presentes en el Parque Nacional Pali Aike, XII Región, Chile. *Chloris Chilensis*. Año 7. N° 2. URL://www.chlorischile.cl

Donald W.W. 1994. Geostatistics for mapping weeds, with a Canada thistle (*Cirsium arvense*) patch as a case study. *Weed Science* 42: 648–657

Drake J.M. y D.M. Lodge. 2006. Allee effects, propagule pressure and the probability of establishment: risk analysis for biological invasions. *Biological Invasions* 8: 365-375

Drenovsky R.E. y J.J. James. 2010. Designing invasion- resistant plant communities: the role of plant functional traits. *Rangelands* 32: 32-37

Drury K.L.S., J.M. Drake, D.M. Lodge y G. Dwyer. 2007. Immigration events dispersed in space and time: factors affecting invasion success. *Ecological Modelling* 206: 63-78

Duncan R.P., K.M. Colhoun y B.D. Foran. 1997. The distribution and abundance of *Hieracium* species (hawkweeds) in the dry grasslands of Canterbury and Otago. *New Zealand Journal of Ecology* 21:51-62

Duggin J.A. y C.B. Gentle. 1998. Experimental evidence on the importance of disturbance intensity for invasion of *Lantana camara* L. in dry rainforest-open forest ecotones in north-eastern NSW, Australia. *Forest Ecology and Management* 109: 279-292

Ehrenfeld J.G. 2003. Effects of exotic plant invasions on soil nutrient cycling processes. *Ecosystems* 6: 503- 523

- Englund E.J. 1988. Spatial autocorrelation: implications for sampling and estimation. En: Liggett, W. (ed.). Proceedings of the ASA/EPA Conferences on Interpretation of Environmental Data, III Sampling and Site Selection in Environmental Studies EPA 230/8-88/035.
- Everett R. 2000. Pattern and pathway of biological invasions. Trends in Ecology and Evolution 15: 177-178
- Eviner V.T., S.A. Hoskinson y C.V. Hawkes. 2010. Ecosystem impacts of exotic plants can feed back to increase invasion in Western US rangelands. Rangelands 32: 21-31
- Fan J. y W. Harris. 1996. Effects of soil fertility and cutting frequency on interference among *Hieracium pilosella*, *H. praealtum*, *Rumex acetosella*, and *Festuca novae-zelandiae*. New Zealand Journal of Agricultural Research 39: 1-32
- Faraway J.J. 2006. Extending the linear model with R. Chapman & Hall/CRC. Boca Raton
- Fargione J, C. Brown y D. Tilman. 2003. Community assembly and invasion: an experimental test of neutral versus niche processes. Proceedings of the National Academy of Science 100: 8916-8920
- Fernández M. y C. Ezcurra. 2009. *Hieracium x stoloniflorum* (Asteraceae, lactuceae), maleza exótica nueva para la argentina. Darwiniana 47: 339-343
- Firn J. y Y.M. Buckley. 2010. Impacts of invasive plants on Australian rangelands. Rangelands 32: 48- 51
- Fleischner T.L.1994. Ecological costs of livestock grazing in Western North America. Conservation Biology 8: 629- 644
- Foran B.D., J. Bates, P. Murray, G. Heward y D. Pickens. 1992. A paddock based survey of management factors relating to mouse-ear hawkweed (*Hieracium pilosella*) dominance in Central Otago. En: Hunter, G.G.; C.R. Mason y D.M. Robertson (Eds). Vegetation change in

tussock grasslands, with emphasis on hawkweeds, pp. 64-67. Occasional Publication No.2, New Zealand Ecological Society, Christchurch.

Garibaldi L.A., M. Semmartin y E. Chaneton. 2007. Grazing-induced changes in plant composition affect litter quality and nutrient cycling in flooding Pampa grassland. *Oecologia* 151: 650-662

Gauch H.G. y R.H. Whittaker. 1981. Hierarchical classification of community data. *Journal of Ecology* 69: 537-557

Guisan A. y N.E. Zimmermann. 2000. Predictive habitat distribution models in ecology. *Ecological Modelling* 135: 147-186

Grime J.P. 1974. Vegetation classification by reference to strategies. *Nature* 250:26-31

Grime J.P. 1979. *Plant strategies and vegetation processes*. Chichester. Wiley

Grove P.B., A.F. Mark y K.J.M. Dickinson. 2002. Vegetation monitoring of recently protected tussock grasslands in the southern South Island, New Zealand. *Journal of The Royal Society of New Zealand* 32: 379-414

Hansen M.J. y A.P. Clevenger. 2005. The influence of disturbance and habitat on the presence of non-native plant species along transport corridors. *Biological Conservation* 125: 249-259

Hayes y Wilson-Davey. 2009. What's new in biological control of weeds?. Issue 49. Lincoln, New Zealand.

<http://www.landcareresearch.co.nz/publications/newsletters/weeds/wtsnew49.pdf>).

Hector A., K. Dobson, A. Minns, E. Bazeley-White y J.H. Lawton. 2001. Community diversity and invasion resistance: an experimental test in a grassland ecosystem and a review of comparable studies. *Ecological Research* 16: 819-831

Higgins S.I y D.M. Richardson. 1996. A review of models of alien plant spread. *Ecological Modelling* 87: 249-265

Higgins S.I., D.M. Richardson y R.M. Cowling. 2001. Validation of a spatial simulation model of a spreading alien plant population. *Journal of Applied Ecology* 38: 571-584

Hill M.O. 1979. TWINSpan- A FORTRAN program for arranging multivariate data in an ordered two-way table by classification of the individuals and attributes. Ithaca, Nueva York: Ecology and Systematics, Universidad Cornell

Hobbs R.J. 1989. The nature and effects of disturbance relative to invasions. En: Drake J.A. et al (Eds.). *Biological Invasions: A Global Perspective*. John Wiley & Sons

Hobbs, R.J. y L.F. Huenneke. 1992. Disturbance, diversity, and invasion: implications for conservation. *Conservation Biology* 6: 324-337.

Hobbs R.J. y S.E. Humphries. 1995. An integrated approach to the ecology and management of plant invasions. *Conservation Biology* 9: 761-770

InfoStat, versión 2008. Manual del usuario. Grupo InfoStat, FCA, Universidad Nacional de Córdoba. Primera Edición. Editorial Brujas Argentina

Isaaks E.H. y R.M. Srivastava. 1989. *Applied geostatistics*. Oxford University Press

Jenkins T.A. 1992. A review of characteristics of mouse-ear hawkweed (*Hieracium pilosella*). En: Hunter, G.G., C.R. Mason y D.M. Robertson (Eds.). *Vegetation change in tussock grasslands, with emphasis on hawkweeds*, pp. 15-23. Occasional Publication No.2, New Zealand Ecological Society, Christchurch

Jesson L., D. Kelly y A. Sparrow. 2000. The importance of dispersal, disturbance, and competition for exotic plant invasions in Arthur's Pass National Park, New Zealand. *New Zealand Journal of Botany* 38: 451-468

Johnson G.A., D.A. Mortensen y C.A. Gotway. 1996. Spatial and temporal analysis of weed seedling populations using geostatistics. *Weed Science* 44: 704-710

Johnstone P.D., J.B. Wilson y A.G. Bremner. 1999. Change in *Hieracium* population in eastern Otago over the period 1982- 1992. *New Zealand Journal of Ecology* 23: 31-38

Kalkhan M.A., E.J.Stafford, P.J. Woodly y T.J. Stohlgren. 2007. Assessing exotic plant species invasions and associated soil characteristics: A case study in eastern Rocky Mountain National Park, Colorado, USA, using the pixel nested plot design. *Applied Soil Ecology* 35: 622-634

Kent M. y P. Coker. 1994. *Vegetation description and analysis. A practical approach.* John Wiley & Sons. Inglaterra

Knight K.S y P.B. Reich. 2005. Opposite relationships between invasibility and native species richness at patch versus landscape scales. *Oikos* 109: 81-88

Köhler B., A. Gigon, P. Edwards, B. Krüsi, R. Langenauer, A. Lüscher y P. Ryser. 2005. Changes in the species composition and conservation value of limestone grasslands in Northern Switzerland after 22 years of contrasting managements. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 7: 51-67

Kolar C. y D. Lodge. 2001. Progress in invasion biology: predicting invaders. *Trends in Ecology and Evolution* 16: 199- 204

Koltunow A.M., S.D. Johnson y R.A. Bicknell. 1998. Sexual and apomictic development in *Hieracium*. *Sex Plant Reproduction* 11:213–230

Korembli G. y J.A. Forte Lay. 1991. Contribución al estudio agroclimático del norte de Tierra del Fuego (Argentina). *Anales del Instituto de la Patagonia. Serie Ciencias Naturales, Punta Arenas (Chile)* 20:125–134

Lake J.C. y M.R. Leishman. 2004. Invasion success of exotic plants in natural ecosystems: the role of disturbance, plant attributes and freedom of herbivores. *Biological Conservation* 117: 215-226

Lal R. 2004. Soil carbon sequestration to mitigate climate change. *Geoderma* 123: 1-22

Larson D.L., P.J. Anderson y W. Newton. 2001. Alien plant invasion in mixed- grass prairie: effects of vegetation type and anthropogenic disturbance. *Ecological Applications* 11: 128-141

Levine J., M. Vilà y C. M. D'Antonio. 2003. Mechanisms underlying the impacts of exotic plant invasions. *Proceedings of Royal Society of London B* 270: 775–781

Liao C., R. Peng, Y. Luo, X. Zhou, X. Wu, C. Fang, J. Chen y B. Li. 2008. Altered ecosystem carbon and nitrogen cycles by plant invasion: a meta-analysis. *New Phytologist* 177: 706–714

Livraghi E, S. Cabeza, R. Kofalt, G. Humano, M. Mascó y L. Montes. 1998. Documento de trabajo sobre *Hieracium pilosella* L. Informe Técnico INTA

Lockwood, J., M.F. Hoopes y M.P. Marchetti. 2007. *Invasion Ecology*. Blackwell, Oxford.

Lonsdale W.M. 1999. Global patterns of plant invasions and the concept of invasibility. *Ecology* 80: 1522- 1536

Loope L.L y D. Mueller-Dombois. 1989. Characteristics of Invaded Islands, with Special Reference to Hawaii. En: Drake J.A. et al (Eds.). *Biological Invasions: A Global Perspective* John Wiley & Sons

Mack R., D. Simberloff, W. M. Lonsdale, H. Evans, M. Clout y F. Bazzaz. 2000. Invasiones Biológicas: Causas, Epidemiología, Consecuencias globales y Control. *Tópicos en Ecología* 5: 1- 19

Makepeace W., A. T. Dobson y D. Scott. 1985. Interference phenomena due to mouse-ear and king devil hawkweed. *New Zealand Journal of Botany* 23: 79-90

Matínez-Ghersa M.A. y C.M. Ghersa. 2006. The relationship of propagule pressure to invasion potential in plants. *Euphytica* 148: 87-96

- Mazía, C.N., E.J.Chaneton, M. Machera, A. Uchitel, M.V. Feler y C.M. Ghera. 2010. Antagonistic effects of large- and small scale disturbances on exotic tree invasion in a native tussock grassland relict. *Biological Invasions* 12: 3109-3122.
- McCullagh P. y J.A. Nelder. 1989. *Generalized Linear Models*. Segunda edición. Chapman & Hall/CRC. Boca Raton
- McCune B. y J.B. Grace. 2002. *Analysis of ecological communities*. MjM Software Design, Gleneden Beach, 468 Oregon
- McIntosh P.D., M. Loeseke y K. Bechler. 1995. Soil changes under mouse-ear hawkweed (*Hieracium pilosella*). *New Zealand Journal of Ecology* 19: 29-34
- McIntyre S. y S. Lavorel. 1994. How environmental and disturbance factors shape composition in temperate Australian grassland communities. *Journal of Vegetation Science* 5: 373-384
- Meurk C.D., S. Walker, R.S. Gibson y P. Espie. 2002. Changes in vegetation in grazed and ungrazed Mackenzie Basin grasslands, New Zealand, 1990-2000. *New Zealand Journal of Ecology* 26: 95-106
- Milchunas D.G. y W.K. Lauenroth. 1993. Quantitative effects of grazing on vegetation and soils over a global range of environments. *Ecological Monographs* 63: 327-366
- Miller J, J. Franklin y R. Aspinall. 2007. Incorporating spatial dependence in predictive vegetation models. *Ecological Modelling* 202: 225- 242
- Milton S.J. 1979. Australian acacias in the S.W. Cape: pre-adaptation, predation and success. En: Neses, S. y A.L.P. Cairns (Eds.). *Proceedings of Third National Weeds Conference of South Africa*, pp 69-78. A.A.Balkema, Ciudad del Cabo
- Milton S.J. y W.R.J. Dean. 1995. South Africa's arid and semiarid rangelands, why are they changing and can they be restored?. *Environmental Monitoring and Assessment* 37: 245-264

Miranda-Salas M. y A.R. Condal. 2003. Importancia del análisis estadístico exploratorio en el proceso de interpolación espacial: caso de estudio Reserva Forestal Valdivia. *Bosque* 24: 29-42

Mollison D., R.M. Anderson, M.S. Bartlett y R. Southwood. 1986. Modelling biological invasions: chance, explanation, prediction. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London (B)* 314: 675-693

Moore D.M. 1983. *Flora of Tierra del Fuego*. Ed. Missouri Botanical Garden

Nai- Bregaglio M., E. Pucheta y M. Cabido. 2002. Grazing effects on the floristic and structural diversity in mountain grasslands from central Argentina. *Revista Chilena de Historia Natural* 75: 613-623

Hehrbass N., E. Winkler, J. Müllerová, J. Pergl, P. Pyšek y I. Perglová. 2007. A simulation model of plant invasion: long- distance dispersal determines the pattern of spread. *Biological Invasions* 9: 383-395

Noble, I.R. 1989. Attributes of invaders and the invading process: terrestrial and vascular plants. En: Drake J.A. et al (Eds.). *Biological Invasions: A Global Perspective*. John Wiley & Sons

O'Connor K.F., A.H. Nordmeyer y K. Svavarsdóttir. 1999. Changes in biomass and soil nutrient pools of tall tussock grasslands in New Zealand. Pp. 125–145. En: Arnalds O. y S. Archer (Eds). *Case studies of rangeland desertification. Proceedings from an international workshop in Iceland*. Rala Report No. 200. Agricultural Research Institute, Reykjavik.

Oosterheld M. y O.E. Sala. 1990. Effects of grazing on seedling establishment: the role of seed and safe-site availability. *Journal of Vegetation Science* 1: 353-358

Olf, H. y M.E. Ritchie. 1998. Effects of herbivores on grassland plant diversity. *Tree* 13: 261-265.

- Ortega, Y.K. y D.E. Pearson. 2005. Weak vs. strong invaders of natural plant communities: assessing invasibility and impact. *Ecological Applications* 15: 651-661.
- Pausas J.G., F. Lloret y M. Vilà. 2006. Simulating the effects of different disturbance regimes on *Cortadeira selloana* invasion. *Biological Conservation* 128: 128-135
- Perelman S.B., E.J. Chaneton, W.B. Batista, S.E. Burkart, y R.J.C. León. 2007. Habitat stress, species pool size and biotic resistance influence exotic plant richness in the Flooding Pampa grasslands. *Journal of Ecology* 95: 662-673
- Pimentel D., L. Lach, R. Zuniga y D. Morrison. 2000. Environmental and economic costs of nonindigenous species in the United States. *Bioscience* 50: 53-65
- Pimentel D., S. McNair, J. Janecka, J. Wightman, C. Simmonds, C. O'Connell, E. Wong, L. Russel, J. Zern, T. Aquino y T. Tsomondo. 2001. Economic and environmental threats of alien plant, animal, and microbe invasions. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 84: 1-20
- Pimm S.L. 1989. Theories of predicting success and impact of introduced species. En: Drake J.A. et al (eds.). *Biological Invasions: A Global Perspective*. John Wiley & Sons
- Posse G. 1997. Interacción entre la heterogeneidad del coironal de *Festuca gracillima* y el pastoreo ovino en la estepa fueguina. Tesis doctoral. Universidad de Buenos Aires
- Posse G, J. Anchorena y M. Collantes. 2000. Spatial micro- patterns in the steppe of Tierra del Fuego induced by sheep grazing. *Journal of Vegetation Science* 11: 43- 50
- Pucheta E., M. Cabido, S. Díaz y G. Funes. 1998. Floristic composition, biomass, and aboveground net plant production in grazed and protected sites in a mountain grassland of central Argentina. *Acta Oecologica* 19: 97-105
- Pyšek P. y P.E. Hulme. 2005. Spatio-temporal dynamics of plant invasions: Linking pattern to process. *Ecoscience* 12: 302-315.

Pyšek P. *et al.* 2010. Disentangling the role of environmental and human pressures on biological invasions across Europe. *Proceedings of the National Academy of Science* 107: 12157-12162

Radosevich S., M. Stubbs y C. Ghera. 2003. Plant invasions- process and patterns. *Weed Science* 51: 254-259

Ramakrishnan P.S. y P.M. Vitousek. 1989. Ecosystem-level processes and the consequences of biological invasions. En Drake J.A. *et al* (Eds.). *Biological Invasions: A Global Perspective*. Wiley & Sons

Rauber R., M. Arriaga y M. Collantes. 2005. *Hieracium pilosella* L., posible planta invasora en pastizales fueguinos. XXX Jornadas Argentinas de Botánica, Rosario

Rauber R.B., P.A. Cipriotti y M.B. Collantes. 2007. Expansión y Reproducción de *Hieracium pilosella* en Tierra del Fuego. XXXI Jornadas Argentina de Botánica. Corrientes

Rees M. y R.L. Hill. 2001. Large-scale disturbances, biological control and the dynamics of gorse populations. *Journal of Applied Ecology* 38: 364-377

Rejmánek M. 1989. Invasibility of plant communities. En: Drake J.A. *et al* (eds.). *Biological Invasions: A Global Perspective*. Wiley & Sons.

Rejmánek M. y D. Richardson. 1996. What attributes make some plants species more invasive?. *Ecology* 77: 1655-1661

Rogstad A., T.M. Bean, A. Olsson y G.M. Casady. 2009. Fire and invasive species management in hot deserts: resources, strategies, tactics, and response. *Rangelands* 31: 6-13

Rose A.B., L.R. Basher, S.K. Wiser, K.H. Platt y I.H. Lynn. 1998. Factors predisposing short-tussock grasslands to *Hieracium* invasion in Marlborough, New Zealand. *New Zealand Journal of Ecology* 22: 121-140

Rose A.B., K.H. Platt y C. Frampton. 1992. Changes in grazed and retired fescue tussock grasslands, Harper-Avooca catchment, Canterbury, 1965 - 1990. En: Hunter, G.G., C.R. Mason y D.M. Robertson (Eds.). Vegetation change in tussock grasslands, with emphasis on hawkweeds, p. 13. Occasional Publication No.2, New Zealand Ecological Society, Christchurch.

Rose A.B., K.H. Platt y C.M. Frampton. 1995. Vegetation change over 25 years in a New Zealand short- tussock grassland: effects of sheep grazing and exotic invasions. *New Zealand Journal of Ecology* 19:163-174

Rossi R.E., D.J. Mulla, A.G. Journel y E.H. Franz. 1992. Geostatistical tools for modeling and interpreting ecological spatial dependence. *Ecological Monographs* 62: 277-314

Rufino M.M., V. Stelzenmüller, F. Maynou y G.-P. Zauke. 2006. Assessing the performance of linear geostatistical tool applied to artificial fisheries data. *Fisheries Research* 82: 263-279

Saggar S., P.D. McIntosh, C.B. Hedley y H. Knicker. 1999. Changes in soil microbial biomass, metabolic quotient, and organic matter turnover under *Hieracium* (*H. pilosella* L.). *Biology and Fertility of Soils* 30 :232–238

Scott D. 1984. Hawkweeds in run country. *Tussock Grasslands and Mountain Lands Institute Review* 42: 33-48

Scott J.K. y F.D. Panetta. 1993. Predicting the Australian weed status of southern African plants. *Journal of Biogeography* 20: 87-93

Scott N. A., S. Saggar, y P. D. McIntosh. 2001. Biogeochemical impact of *Hieracium* invasion in New Zealand's grazed tussock grasslands: sustainability implications. *Ecological Applications* 11: 1311–1322

Serra J. 1990. Relevamiento pasturas implantadas en Tierra del Fuego. Informe Técnico del Consejo Federal de Inversiones

Servicio Meteorológico Nacional. Archivo pluviométrico

Shea K. y P. Chesson. 2002. Community ecology theory as a framework for biological invasions. *Trends in Ecology and Evolution* 17:170-176

Simberloff D. 2000. Nonindigenous species: a global threat to biodiversity and stability. Pp. 325-334. En: Raven P.H. (ed.). *Nature and human society: the quest for a sustainable world*. National Academy Press, Washington, D.C., USA

Stephenson C.M., M.L. MacKenzie, C. Edwards y J.M.J. Travis. 2006. Modelling establishment probabilities of an exotic plant, *Rhododendron ponticum*, invading a heterogeneous, woodland landscape using logistic regression with spatial autocorrelation. *Ecological Modelling* 193: 747–758

Stöcklin J. y E. Winkler. 2004. Optimum reproduction and dispersal strategies of a clonal plant in a metapopulation: a simulation study with *Hieracium pilosella*. *Evolutionary Ecology* 18: 563–584

Stoffella S. 2003. Efecto de la compactación del suelo sobre la estructura del matorral de mata negra *Chiliodendron diffusum* en Tierra del Fuego. Tesis de Maestría. Universidad de Buenos Aires

Symstad A.J. 2000. A test of the effects of functional groups richness and composition on grasslands invasibility. *Ecology* 81: 99- 109

Thiele J., M. Isermann, A. Otte y J. Kollmann. 2010. Competitive displacement or biotic resistance? Disentangling relationships between community diversity and invasion success of tall herbs and shrubs. *Journal of Vegetation Science* 21: 213-220

Tilman D. 1997. Community invasibility, recruitment limitation, and grassland biodiversity. *Ecology* 78: 81-92

Treskonova M. 1991. Changes in the structure of tall tussock grasslands and infestation by species of *Hieracium* in the Mackenzie Country, New Zealand. *New Zealand Journal of Ecology* 15:65-78

Turner M.G., R.H. Gardner y R.V. O'Neill. 2001. Landscape ecology in theory and practice: pattern and process. Springer-Verlag, New York

Vallerini, J (ed.) 1975 Relevamiento expeditivo de recursos naturales de la zona cordillerana de Patagonia. INTA. Est. Exp. Bariloche, Río Negro (Mimeo).

Vander Kloet S.P. 1978. Biogeography of *Hieracium pilosella* L. in North America with special reference to Nova Scotia. Proceedings of the Nova Scotia Institute of Science 28: 127-134

van der Maarel E. 1979. Transformation of cover-abundance values in phytosociology and its effects on community similarity. Vegetatio 39: 97-114

Vavra M., C.G. Parks y M.J. Wisdom. 2007. Biodiversity, exotic plant species, and herbivory: the good, the bad, and the ungulate. Forest Ecology and Management 246: 66-72

Vitousek P.M., L.R. Walker, L.D. Whiteaker, D. Mueller-Dombois y P.A. Matson. 1987. Biological invasion by *Myrica faya* alters ecosystem development in Hawaii. Science 238: 802- 804

Voss E.G. y M.W. Böhlke. 1978. The status of certain hawkweed (*Hieracium* subgenus *Pilosella*) in Michigan. The Michigan Botanist 17: 35-47

Walker S., J. B. Wilson y W.G. Lee. 2005. Does fluctuating resource availability increase invasibility? Evidence from field experiments in New Zealand short tussock grassland. Biological Invasions 7: 195–211

Westhoff V. y E. van der Maarel. 1978. The Braun-Blanquet approach. En: Whittaker R.H. (ed.). Classification 507 of plant communities. Dr W Junk, La Haya

White P.S. 1979. Pattern, process, and natural disturbance in vegetation. The Botanical Review 45: 229-299

White P.S., J. Harrod, W.H. Romme y J. Betancourt. 1999. Disturbance and temporal dynamics. En: Szaro R.C., N.C. Johnson, W.T. Sexton y A.J. Malk (Eds.). Ecological Stewardship. A common reference for ecosystems management. Volume II. Elsevier. USA

White P.S. y A. Jentsch. 2001. The search for generality in studies of disturbance and ecosystem dynamics. *Progress in Botany* 62: 399-449

White P.S. y S.T.A. Pickett. 1985. Natural disturbance and patch dynamics: an introduction. Pages 3-13. En: S. T. A. Pickett and P.S. White (eds.). The ecology of natural disturbance and patch dynamics. Academic Press, Orlando, Florida.

Williamson M. 1989. Mathematical models of invasion. En: Drake J.A. et al (Eds.). Biological Invasions: A Global Perspective. Wiley & Sons

Williamson M. y A. Fitter. 1996. The varying success of invaders. *Ecology* 77: 1661-1666

Wilson H. 1992. Regeneration after fire on the Leibig Range, Mount Cook National Park; the role of hawkweeds (*Hieracium* spp.) during the first 20 years. En: Hunter, G.G., C.R. Mason y D.M. Robertson (Eds.). Vegetation change in tussock grasslands, with emphasis on hawkweeds, p. 44. Occasional Publication No.2, New Zealand Ecological Society, Christchurch.

Winkler E. y J. Stöcklin. 2002. Sexual and vegetative reproduction of *Hieracium pilosella* L. under competition and disturbance: a grid-based simulation model. *Annals of Botany* 89: 525-536

Wolfe B.E. y J.N. Klironomos. 2005. Breaking new ground: soil communities and exotic plant invasion. *BioScience* 55: 477- 487

Zika C. 2006. Help collect noxious weeds in Washington. *Douglasia* 2006 (Winter): 19-25

Zuloaga F.O. y O. Morrone (eds). 1996. Catálogo de las Plantas Vasculares de la República Argentina. I. Pteridophyta, Gymnospermae y Angiospermae (Monocotyledoneae). *Monogr Syst Bot Missouri Bot Gard* 60:i-xviii,1-323 511

Zuloaga F.O. y O. Morrone (eds). 1999. Catálogo de las Plantas Vasculares de la República Argentina. II. Angiospermae (Dicotyledoneae). Monogr Syst Bot Missouri Bot Gard 74:1–1269

Zuur A.F., E.N. Ieno, N.J. Walker, A.A. Saveliev y G.M. Smith. 2009. Mixed effects models and extensions in ecology with R. Springer. New York, USA