

TESIS DOCTORAL EN CIENCIAS AGRARIAS Y FORESTALES

“Estrategias de manejo y conservación para bosques de Nothofagus: Escalas del paisaje y factores que determinan las variaciones en diversidad y ensamble de plantas vasculares”

por

Mag. Lic. Alejandro Huertas Herrera

Dra. María Vanessa Lencinas
CADIC-CONICET (directora)

Dr. Guillermo Martínez Pastur
CADIC-CONICET (director)

Dr. Juan Manuel Cellini
UNLP (asesor)



FACULTAD DE CIENCIAS AGRARIAS Y FORESTALES
UNIVERSIDAD NACIONAL DE LA PLATA

La Plata, Argentina

2019

Dedicado:

A mis abuelos, padres y hermanos
A Moni

Y a los majestuosos bosques de Tierra del Fuego

Agradecimientos

Expreso mi más sincera gratitud a la Dra. María Vanessa Lencinas, al Dr. Guillermo Martínez Pastur y al Dr. Juan Manuel Cellini, directores y consejeros de este trabajo por su constante e invaluable asesoría.

A los miembros de mi comité evaluador y docentes de la Universidad Nacional de La Plata.

Al CONICET por el financiamiento de beca doctoral, al Laboratorio de Recursos Agroforestales del CADIC-CONICET por ofrecerme toda la infraestructura necesaria para llevar a cabo este trabajo, a los Establecimientos Los Cerros, Río Irigoyen y San Justo, y al Parque Nacional Tierra del Fuego por su apoyo y permitir realizar ensayos de campo, a la Red PEBANPA (INTA UNPA CONICET) por facilitar toda la información necesaria de plantas y variables abióticas analizadas en este trabajo, y a las fundaciones Rufford e Idea Wild por el financiamiento y equipos suministrados.

A la Ing. Mónica Toro Manríquez, valiente compañera, por su inmenso apoyo personal y académico durante la carrera de doctorado.

A la Dra. Rosina Soler Esteban y al Dr. Marcelo Barrera por su constante contribución en el análisis este trabajo. Al Dr. Francisco Sola, la Ing. Yamina Micaela Rosas, la Lic. Julieta Benítez, la Lic. Magalí Pérez, la Ing. Paula Blazina y el Tec. Ftal. Juan Miller por su colaboración en la toma de datos y procesamiento de información. Al MSc. Hugoberto Huertas Ramírez por las sugerencias y recomendaciones brindadas sobre sustentabilidad ambiental. A los coautores de las publicaciones científicas surgidas de esta tesis. También, agradezco a Federico Guerrero y Quixote Expeditions por su apoyo para el trabajo de campo en Isla de Los Estados. Finalmente, a la geógrafa Sarah Kather y MSc. Boris Díaz por la colaboración en la toma de datos y herborización de plantas.

Resumen

Las principales estrategias de conservación en Patagonia Sur se han efectivizado utilizando criterios geo-políticos y técnicos, considerando a los bosques de *Nothofagus pumilio* como unidades homogéneas sin mayores diferencias a distintas escalas de paisaje o con sus ambientes asociados. Sin embargo, se desconoce el grado de homogeneidad real de los distintos ecosistemas a distintas escalas de paisaje, y denota la necesidad de comprender las interacciones entre el ensamble de especies (ej. plantas vasculares) con el medio físico, incluyendo al hombre como agente modificador. En esta tesis se busca analizar los factores (ambientales y antrópicos) que afectan la diversidad y el ensamble de las especies de plantas vasculares (nativas y exóticas) de Tierra del Fuego en los bosques productivos de *Nothofagus pumilio* y sus ambientes asociados (ej. pastizales, bosques de *N. antarctica*) a lo largo de gradientes latitudinales-longitudinales (cuatro zonas geográficas: sur, norte, oeste y este), utilizando un enfoque multi-escala que integró tres niveles espaciales: macro-escala (regional), meso-escala (paisaje), y micro-escala (rodal). Además, se evaluó la homogeneidad entre dichos ensambles a las distintas escalas, dentro y entre los ecosistemas usualmente presentes en los predios bajo manejo forestal. Se analizó la ineficacia de las actuales estrategias de conservación de Tierra del Fuego y se propuso una estrategia que propende un equilibrio entre la producción y la conservación de la naturaleza, ej. retención de elementos naturales y seminaturales de la vegetación que se pueden integrar en los sistemas de producción y conservación a múltiples escalas espaciales. Este trabajo utilizó datos provenientes de parcelas permanentes de la Red PEBANPA (>500 parcelas) realizadas en distintos ecosistemas terrestres. Los análisis estadísticos se hicieron mediante análisis de varianza, técnicas de agrupamiento y ordenación multivariada con base en la riqueza o abundancia de las especies. Los resultados indican que, a macro-escala, cuando se comparan los ensambles de plantas de diferentes tipos de bosques entre zonas geográficas, existen diferencias significativas entre el norte, el este y el sur para los bosques de *N. pumilio* y *N. antarctica*, y entre las zonas oeste y este para los bosques de *N. betuloides*; por lo tanto, la ubicación de las áreas protegidas en una sola zona no asegura la protección total de las especies de plantas vasculares de la isla. Por otro lado, aunque los diferentes ecosistemas comparten especies de plantas, los ensambles fueron significativamente diferentes entre sí en casi todas las zonas, donde la influencia del clima (ej. variación de la temperatura y precipitación) explica estas variaciones más allá de los impactos antrópicos (ej. uso ganadero). A meso-escala, estas diferencias se observan a nivel de gradientes ambientales (ej. exposición) y determinados impactos antrópicos (aprovechamientos forestales > uso ganadero); no solo la zona geográfica determina la diversidad y ensambles de plantas, sino también las propiedades intrínsecas de los ambientes forestales y ambientes abiertos asociados (bosque vs. pastizales). A micro-escala, los diferentes esquemas de aprovechamientos (ej. diferentes niveles y tipos de retención) ejercen cambios en el ensamble de especies de los bosques

primarios, pero estos se manifiestan diferencialmente por las diversas estructuras y componentes del rodal cosechado a niveles detallados, encontrándose que los ensambles de plantas vasculares se mantuvieron más similares a los bosques primarios en la retención agregada (parches de bosque primario dentro de una matriz de producción) que en la dispersa (árboles padres dispersos en la matriz de producción) para los bosques cosechados de *N. pumilio*. Se concluye que es crucial para el concepto de sustentabilidad (conservación y producción) determinar la escala y el impacto que reciben las especies en su entorno natural, y aquellos debidos al impacto antrópico, pues la exclusión de ambientes para aprovechamiento forestal o ganadería u otros impactos no garantiza la conservación de todas las especies. Gracias al enfoque de análisis a diferentes escalas (ej. arriba hacia abajo, o sea de macro-escala a micro-escala) realizado este trabajo, se puede inferir que Tierra del Fuego es un lugar donde es potencialmente aplicable emplear propuestas productivas desde el punto de vista de la conservación a través de la integración del territorio, usando un enfoque de retención de ambientes a diferentes escalas para mejorar la preservación de la biodiversidad y la productividad en los diferentes ecosistemas. El enfoque de retención en cada ambiente se debe poner en marcha a escalas espaciales, ej. a escala de rodal por parte de propietarios de tierras privados o públicos, o a escalas mayores por parte del Estado a través de reservas a media escala o el diseño de una nueva red de áreas protegidas.

Abstract

The main conservation strategies in Southern Patagonia were based on geo-political and technical criteria, considering *Nothofagus pumilio* forests as homogeneous units without major differences at different landscape scales or within their associated environments. However, the degree of homogeneity of the different ecosystems at different landscape scales is unknown, and highlight the need of understanding of the interactions between the assemblages of species (e.g. vascular plants) and the physical environment, including human alterations. This thesis analyse the factors (related to environment and human) that influence over diversity and assemblage of vascular plant species (native and exotic) in timber forests of *Nothofagus pumilio* and their associated environments (e.g. grasslands, *N. antarctica* forests) of Tierra del Fuego. These analyses included latitudinal-longitudinal gradients (four geographic zones: south, north, west and east), and used a multi-scale approach that integrated three spatial levels: macro-scale (regional), meso-scale (landscape), and micro-scale (stand). In addition, the homogeneity between plant assemblages were evaluated at the different scales, within and among ecosystems presented in the landscape under different forest uses. The effectiveness of the current conservation strategies of Tierra del Fuego was analysed, and a new strategy was proposed leading to balance between timber production and conservation of nature, e.g. retention of natural and semi-natural elements of vegetation that can be integrated into production and conservation systems at multiple spatial scales. This work used data from permanent plots of the PEBANPA Network (>500 plots) surveyed along different terrestrial ecosystems. The statistical analyses were made using analysis of variance, grouping techniques and multivariate management based on the richness or cover of the understory species. The main results indicated that: (i) At a macro-scale, when comparing the assemblages of plants of different forest types between geographical zones, there are significant differences between the north, the east and the south for the forests of *N. pumilio* and *N. antarctica*, and between the west and east zones for the *N. betuloides* forests. Therefore, the location of the protected areas in a single area does not ensure the total protection of the vascular plant species of the island. On the other hand, although the different ecosystems share plant species, the assemblages were significantly different from each other in almost all areas, where the influence of climate (e.g. variation of temperature and precipitation) explained these variations beyond human impacts. (e.g. cattle grazing). (ii) At a meso-scale, differences observed among environmental gradients (e.g. aspect) and human impacts (harvesting > cattle grazing) were found. (iii) At a ranch scale, not only the geographical area determines the diversity and plant assemblages, also the intrinsic properties of the forest environments and associated open environments (forest vs. open-lands). And (iv), at micro-scale, different harvesting schemes (e.g. different levels and types of retention) generated differential changes in the assemblage of the original species. The different retention schemes influenced over the conservation of the understory plants, where vascular plant

assemblages remained more similar to primary forests in aggregate retention (patches of primary forest within a production matrix) than in dispersed ones (parent trees dispersed in the harvesting matrix). It was concluded that it is crucial for the concept of sustainability (conservation and production) to determine the scale and impact over the plant diversity of natural phenomena (e.g. natural dynamics) and differentiate those impacts related to human activities, due to the exclusion of environments for forestry or cattle use does not guarantee the conservation of all species. The analysis approach at different scales (e.g. top-down, from macro-scale to micro-scale) conducted in this thesis, allowed to propose that Tierra del Fuego can be adequate to be managed through the integration of the territory, using an approach of retention of environments to different scales to improve the preservation of the biodiversity and the productivity in the different ecosystems. The retention approach in each environment must be implemented at spatial scales, e.g. at the stand scale by private or public landowners, or at larger scales by the government through medium-scale reserves or the design of a new network of protected areas.

Abreviaturas

A = aprovechamiento, **AB** = área basal ($\text{m}^2 \text{ha}^{-1}$), **ALT** = altura sobre el nivel del mar (m.s.n.m.), **AN** = aprovechamiento nuevo, **ANDEVA** = análisis de varianza, **AR** = arbusto, **ARB** = árbol, **AV** = aprovechamiento viejo, **BP** = bosque primario, **CC** = cobertura de copas (%), **CCA** = análisis de correspondencia canónica, **CD** = cobertura de suelo desnudo (%), **DAP** = diámetro normal a la altura del pecho (cm), **DCA** = análisis de correspondencia sin tendencia, **DE** = dicotiledóneas exóticas, **DEN** = densidad arbórea (n ha^{-1}), **AD** = altura dominante (m), **DN** = dicotiledóneas nativas, **E** = este, **E-O** = exposición este-oeste, **FASE** = fases de desarrollo bajo dinámica natural, **GC** = gramínea cespitosa, **GCR** = gramíneas cespitosas y rizomatosas, **UG** = uso ganadero, **GR** = gramínea rizomatosa, **H** = helechos, **HB** = helechos y briófitas, **HE** = hierbas erectas, **HN** = helechos nativos, **HP** = hierba postradas, **HPE** = hierbas postradas y erectas, **I** = intacto, **IH** = índice de homogeneidad (%), **IMPA** = aprovechamiento forestal o pastoreo de ganado, **ISA** = análisis de especies indicadoras, **ME** = monocotiledóneas exóticas, **MN** = monocotiledóneas nativas, **MRPP** = procedimiento de permutación multi-respuesta, **N** = norte, **NA** = *Nothofagus antarctica*, **NB** = *N. betuloides*, **NB-A** = bosques de *N. betuloides* a alta altitud, **NB-B** = bosques de *N. betuloides* a baja altitud, **NMS** = escalamiento multidimensional no métrico, **NP** = *N. pumilio*, **NP-A** = bosques de *N. pumilio* a alta altitud, **NP-AN** = bosques de *N. pumilio* a baja altitud con aprovechamiento forestal nuevo, **NP-AV** = bosques de *N. pumilio* a baja altitud con aprovechamiento forestal viejo, **NP-B** = bosque de *N. pumilio* a baja altitud, **NP-UG** = bosques de *N. pumilio* a baja altitud con uso ganadero, **NP-I** = bosques de *N. pumilio* a baja altitud intactos, **N-S** = exposición norte-sur, **O** = oeste, **PA** = pastizales, **P-A** = pastizales a alta altitud, **P-B** = pastizales a baja altitud, **PEND** = pendiente (%), **P-UG** = pastizales a baja altitud con uso ganadero, **P-I** = pastizales a baja altitud intactos, **RA** = retención agregada, **RD** = retención dispersa, **REG** = regeneración de árboles (n ha^{-1}), **RL** = residuos leñosos (%), **S** = sur, **SD** = desviación estándar, **SR** = suelo rocoso (%), **TU** = turbales, **VTCC** = volumen total con corteza ($\text{m}^3 \text{ha}^{-1}$).

Publicaciones derivadas de la Tesis

Huertas Herrera, A., Lencinas, M.V., Martínez Pastur, G., 2018. Environmental drivers of plant community assembly in Isla de los Estados at Southern Atlantic Ocean. *Community Ecology* 19, 35-44.

DOI: <https://doi.org/10.1556/168.2018.19.1.4>. Publicación derivada del Capítulo IV de la tesis.

Huertas Herrera, A., Cellini, J.M., Barrera, M., Lencinas, M.V., Martínez Pastur, G., 2018. Environment and anthropogenic impacts as main drivers of plant assemblages in forest mountain landscapes of Southern Patagonia. *Forest Ecology and Management* 430, 380-393.

DOI: <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2018.08.033>. Publicación derivada del Capítulo V de la tesis.

ÍNDICE DE CONTENIDOS

Capítulo I:

Introducción general	1
Ambientes naturales y bajo manejo: Ensamblajes de especies	1
Principios fundamentales del manejo forestal sustentable	6
Connotaciones del uso de la tierra en bosques de <i>Nothofagus</i> de Tierra del Fuego	9
Estrategias de conservación de la biodiversidad en Tierra del Fuego y las escalas espaciales	13
Hipótesis de trabajo	18
Objetivo general	19
Objetivos específicos	19
Estructura de la tesis	20

Capítulo II:

Factores que determinan el ensamble de especies de plantas vasculares a macro-escala	22
Introducción	22
Materiales y métodos	26
Área de estudio	26
Diseño experimental	26
Análisis de datos	27
Resultados	28
Discusión	32
Conclusiones particulares	34

Capítulo III:

El ensamble de especies de plantas vasculares: Particularidades de los ecosistemas y comparación entre zonas geográficas	36
Introducción	36
Materiales y métodos	38
Área de estudio	38
Diseño experimental	40
Análisis de datos	40
Resultados	41

Discusión	48
Conclusiones particulares	50

Capítulo IV:

Análisis a meso-escala. Caso de estudio (I): La diversidad y el ensamble de especies de plantas en un paisaje con bajo impacto antrópico	51
Introducción	51
Materiales y métodos	52
Área de estudio	52
Diseño experimental	53
Análisis de datos	55
Resultados	57
Discusión	64
¿La riqueza y el ensamble de plantas cambia con el tipo de ambiente y con los gradientes altitudinales y longitudinales?	64
¿Es posible identificar áreas de mayor valor de conservación a meso-escala?	66
Conclusiones particulares	68

Capítulo V:

Análisis a meso-escala. Caso de estudio (II): Factores que determinan el ensamble de las plantas en un paisaje con historia conocida de uso pasado y actual	69
Introducción	69
Materiales y métodos	71
Área de estudio	71
Diseño experimental	73
Análisis de datos	77
Resultados	79
Discusión	89
Ensamble de plantas en diferentes tipos de ambientes	89
Las variables ambientales pueden explicar algunas variaciones en el ensamble de plantas	90
Los impactos antropogénicos modifican el ensamble original de las plantas	91
Impactos antropogénicos como conductores de invasiones biológicas	93
Conclusiones particulares	94

Capítulo VI:

Ensamble de especies de plantas a micro-escala en rodales de *N. pumilio* con y sin aprovechamiento forestal

Introducción	95
Materiales y métodos	96
Área de estudio	96
Diseño experimental y análisis de datos	97
Resultados	98
Discusión	100
Conclusiones particulares	103

Capítulo VII:

Estrategia de conservación y propuestas de manejo forestal a diferentes escalas de paisaje

Consideraciones iniciales	104
Propuesta de conservación y de manejo forestal a macro-escala	104
Propuesta de conservación y de manejo forestal a meso-escala	106
Propuesta de conservación y de manejo forestal a micro-escala	110

Capítulo VIII:

Conclusiones generales

Recomendaciones para investigaciones futuras	114
Limitaciones del estudio realizado	116

Bibliografía citada	117
----------------------------	-----

Anexos	135
---------------	-----

CAPÍTULO I

INTRODUCCIÓN GENERAL

Ambientes naturales y bajo manejo: Ensamble de especies

La Patagonia es una extensa región binacional con múltiples paisajes que constituyen varias zonificaciones administrativas de Argentina y Chile; en términos socioculturales y ecológicos, las provincias de Santa Cruz y Tierra del Fuego en Argentina, y los de Aysén y Magallanes en Chile, se denominan Patagonia Sur. Los ambientes del sector argentino de Tierra del Fuego están determinados por diversos paisajes inmensos que incluyen variados ambientes y ecosistemas (bosques de costa y de montaña, arbustales, pastizales, turberas, entre otros) (Dimitri, 1972; Moore, 1983), y cada uno de ellos presenta ambientes particulares según su aprovechamiento (Martínez Pastur et al., 2013a). Esto ofrece un marco para reconocer dónde se producen las interacciones entre el hombre y la naturaleza (Morello et al., 2012; Martínez Pastur et al., 2013a). Históricamente, los paisajes se formaron en un clima subantártico, cuya topografía también les genera ciertas características (Pisano, 1997; Frangi y Richter, 1992); el grado de intervención del hombre, directa e indirectamente, es menor comparado con otros paisajes naturales del mundo (Mittermeier et al., 2003), pero se perciben alteraciones antrópicas, transformándolos en paisajes semi-naturales (Martínez Pastur et al., 2013a). Incluso, en lugares que se consideran prístinos, aquellos localizados en sitios inaccesibles, se han generado cambios que no siempre son perceptibles, ej. hay estudios sobre bosques afectados por contaminantes en las hojas de los árboles por circulación atmosférica a nivel global (Weissflog et al., 2001).

En Tierra del Fuego, el gradiente de precipitación aumenta de norte a sur, siendo menores a 300 mm año⁻¹ en la zona norte, y en la sur supera los 1000 mm año⁻¹; particularmente en lugares de mayor altitud, variando entre el nivel del mar y ~1500 m.s.n.m. (Pisano, 1997; Kreps et al., 2012). Las temperaturas presentan medias en invierno de -1°C y de verano de 11°C, con un efecto de zona de influencia en las áreas marítimas alrededor de la isla (mínima -2°C, máxima 12°C), y condiciones de temperatura continental en su interior (mínima -0°C, máxima 10°C) (Brancaleoni et al., 2003; Kreps et al., 2012); en zona de cordillera la media de temperatura mínima es de -3°C y la máxima de 10°C (Barrera et al., 2000; Kreps et al., 2012; otra variable climática relevante es la amplitud térmica (Morello et al., 2012), que es poca entre invierno y verano (Tuhkanen, 1992) e influye en la posibilidad de desarrollo de la vegetación (Soler Esteban, 2011). A escala regional, las interrelaciones entre precipitación, temperatura y amplitud térmica generan gradientes ecosistémicos que inician de norte a sur con una estepa, prosigue la zona de bosques deciduos, y la sur

donde predominan los bosques siempreverde, pero también mezcla entre especies siempreverdes y deciduas, y en la zona de montaña, vegetación característica alpina (Pisano, 1981; Moore, 1983; Frederiksen, 1988) (Figura 1.1). Por tanto, la composición y diversidad de ensambles de plantas está regulada por una compleja interacción de características ambientales (Mark et al., 2001; Frangi et al., 2005; Morello et al., 2012). Ensamble se define como un grupo de especies (nativas o exóticas) que coexisten en un mismo hábitat y que comparten recursos similares al mismo tiempo (Fauth et al., 1996). Para caracterizar un ensamble es necesario especificar los componentes que se van a estudiar: el grupo taxonómico, el recurso explotado y el área geográfica (Figura 1.2). Así, el ensamble de plantas del sotobosque de Tierra del Fuego describe un conjunto de especies que coexisten e interactúa dentro de un ensamblaje (ej. plantas vasculares), las cuales pertenece a un gremio (ej. sotobosque) en un determinado lugar (ej. Tierra del Fuego).

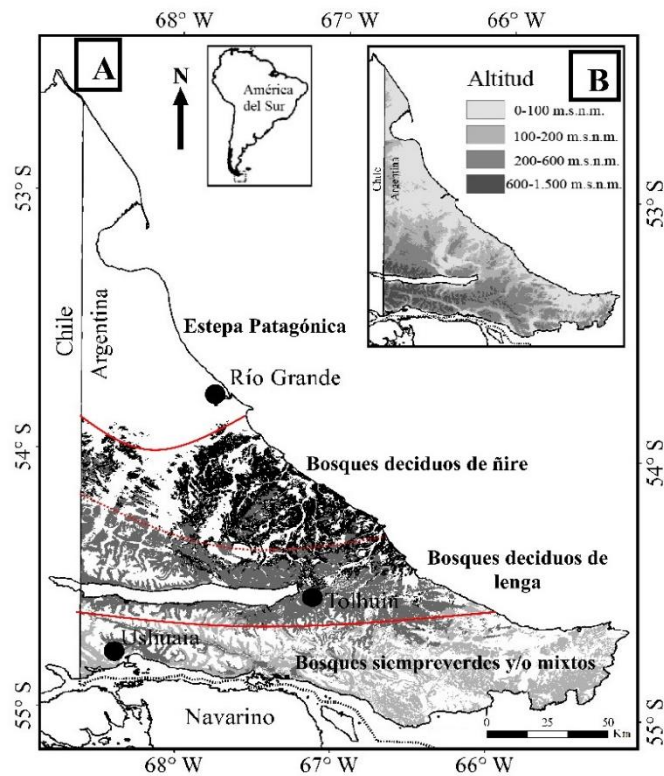


Figura 1.1. Distribución de bosques (A) y altitud (B) de Tierra del Fuego. Líneas rojas indican zonas de transición (adaptado de Collado, 2007 y Martínez Pastur et al., 2015b).

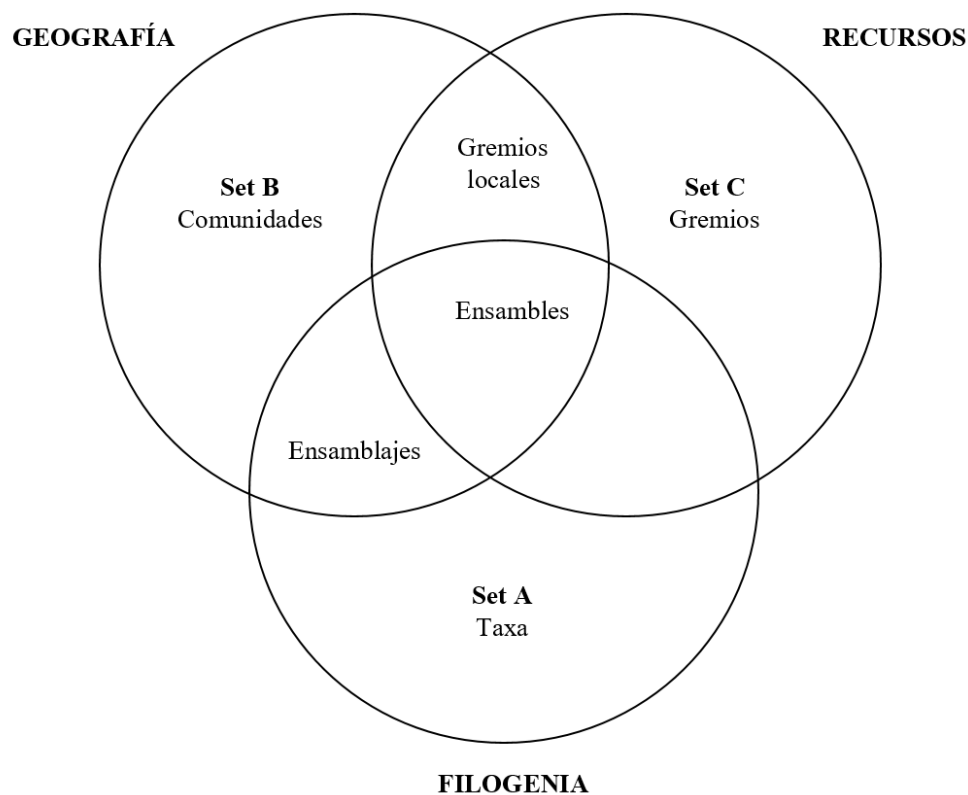


Figura 1.2. Componentes de los ensambles. Las poblaciones bajo estudio se dividieron en tres conjuntos distintos (sets): los definidos por la filogenia (Set A), la geografía (Set B) y los recursos (Set C). Las intersecciones de estos sets proporcionan definiciones operativas para los términos ensamblajes, ensambles y gremios. Fuente: Fauth et al., 1996.

En este contexto, en la estepa patagónica predomina la vegetación graminífera, como *Festuca magellanica* y *Agrostis magellanica*, intercalada con arbustos (ej. *Lepidophyllum cupressiforme*, *Chiliodendron diffusum*) y hierbas (ej. *Perezia recurvata*, *Calceolaria biflora*, *Oxalis magellanica*), dependiendo del tipo de estepa (seca o húmeda, expuesta al viento o no, o el uso humano a través del tiempo) (Moore, 1983; Peri et al., 2013). En las zonas de bosque los árboles nativos que predominan corresponden a especies del género *Nothofagus*: las deciduas *Nothofagus pumilio* (lenga) y *N. antarctica* (ñire) y la siempreverde *N. betuloides* (guindo) (Moore, 1983; Frangi et al., 2005) (Figura 1.3). Hay especies acompañantes arbóreas de menor porte que son *Drimys winteri* (canelo), *Maytenus magellanica* (leña dura) y *Embothrium coccineum* (notro) (Martínez Pastur et al., 2012a).

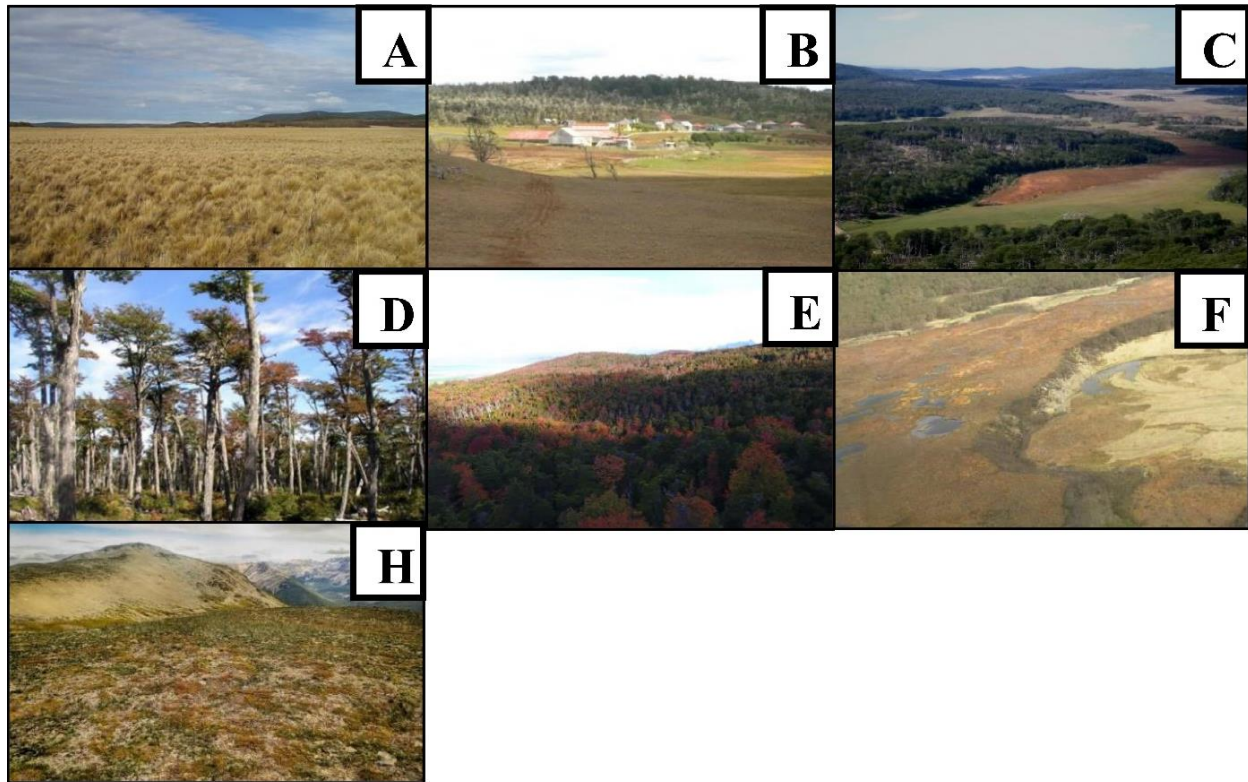


Figura 1.3. Ejemplos de ambientes naturales: estepa (A), transición estepa y bosque de *N. antarctica* (B), bosque de *N. pumilio* (C), bosque de *N. betuloides* (D), bosques mixtos de *N. pumilio* y *N. betuloides* (E), turbal (F), y pastizal de altura (H).

Entre las especies de *Nothofagus* (Figura 1.4), el *N. antarctica* presenta gran plasticidad genómica (Premoli, 1991), lo que le permite ocupar ambientes extremos, muy secos y muy húmedos, principalmente en la zona intermedia de la isla, en sitios cercanos a pastizales de estepa o en lugares mucho más húmedos como turbales, o también en sitios de altura (Peri et al., 2013; Soler, 2011). Tanto *N. pumilio* como *N. betuloides* también están en todo el gradiente topográfico, pero *N. betuloides* está mejor adaptado a condiciones donde no se presente fuerte amplitud térmica y el suelo no se congele (Frangi et al., 2005); por ello suele encontrarse en las cercanías de las costas y a media ladera de las zonas montañosas (Allué et al., 2010).

Aunque la estructura y composición de los bosques es simple y los bosques son en su mayoría mono-específicos (Rebertus y Veblen, 1993; Lencinas et al., 1998; Martínez Pastur et al., 2000). En la zona sur de la isla, donde predominan los bosques siempreverdes, donde ocurren mezclas con deciduos (ej. *N. pumilio* - *N. betuloides*) o con otras especies siempreverdes (Frangi et al., 2005). Mientras que en el centro-norte predominan los deciduos (Dimitri, 1972; Moore, 1983). Además, los bosques deciduos del norte contienen ambientes forestales que pueden o no estar entremezclados con ambientes esteparios secos o húmedos,

turberas (ej. *Sphagnum magellanicum*), matorrales (ej. *Berberis buxifolia*), diferentes hierbas (ej. *Codonorchis lessonii*, *Viola magellanica*) (Moore, 1983; Peri et al., 2013), y una enorme diversidad de briófitas y hongos (Moore, 1983; Ducid et al., 2005; Lencinas et al., 2008a; Toro Manríquez et al., 2016). Por otro lado, existen lugares topográficamente más elevados (ej. cerros) que no están totalmente cubiertos de árboles y cuya vegetación no es propiamente alpina, pero sí tiene similitud al estar más expuesta a condiciones extremas de viento y temperatura (Moore, 1983; Brancaloni, 2003). En cuanto a la vegetación de altura, predominan los ambientes abiertos (ej. pastizales y turbales) con cojines (ej. *Azorella trifurcata*, *Bolax gummifera*) y numerosas hierbas (ej. *Nanodea muscosa*, *Saxifraga magellanica*) y con presencia de bosques formados por árboles achaparrados (krummholz) (Moore, 1983; Brancaloni, 2003; Barrera et al., 2000).



Figura 1.4. *Nothofagus* predominantes en Tierra del Fuego: Izquierda *N. antarctica* (ñire), centro *N. pumilio* (lenga) y derecha *N. betuloides* (guindo).

En los ambientes forestales, el ensamble de la vegetación del sotobosque tiene un papel crucial en el mantenimiento de la estructura y el funcionamiento de estos ecosistemas (Lencinas et al., 2011). Estas plantas presentan patrones de abundancia y distribución heterogéneos que dependen de variados factores a micro-escala (ej. rodal), influenciados por la auto-ecología de las especies, la estructura y composición del dosel forestal (ej. diferentes niveles de cobertura del dosel), las condiciones del sitio y micrositio (ej. características del suelo), así como de la interacción con los árboles dominantes (Warner y Harper, 1972; Veblen et al., 1979; Damascos y Raport, 2002). La integridad de los ecosistemas boscosos y la provisión de los bienes y servicios que estos ofrecen a la sociedad dependen en gran medida de la conservación de las

plantas de sotobosque (Clement, 2001). Varios investigadores han informado que contribuye con la biodiversidad en general (Lindenmayer et al., 2000; Gilliam, 2007; Lencinas et al., 2011), generando interacciones competitivas con las fases iniciales de instalación y crecimiento de las especies arbóreas (Beckage et al., 2000; Gilliam, 2007), determinando gran parte del flujo de energía y del ciclado de nutrientes (O'Brien et al., 2007), y respondiendo complejamente a los disturbios naturales y antropogénicos (Gilliam, 2007). Gran parte de estas variables son modificadas por el manejo forestal durante el aprovechamiento y los tratamientos intermedios, y están directamente influenciadas por el uso ganadero del bosque (Martínez Pastur et al., 2013a). A meso-escala (ej. cuencas hídricas) o macro-escala (ej. a nivel de región) también influyen el clima, la topografía, la distancia a grandes cuerpos de agua, y la latitud, entre otros (Turner, 2001). Los disturbios naturales y antropogénicos en los ecosistemas forestales afectan estos factores condicionantes y modifican la diversidad y distribución del sotobosque, por lo que la vegetación puede actuar como un indicador potencial de la sustentabilidad, la salud y el estado de conservación de dichos ecosistemas (Lindenmayer et al., 2000; Dale et al., 2002).

Principios fundamentales del manejo forestal sustentable

Mucha de la literatura actual sobre manejo de ecosistemas naturales presta especial atención al paradigma de que el hombre es considerado como un tratamiento más, y no como un tratamiento control, pues prácticamente no existe un ambiente natural sin algún grado de intervención antrópica (Hanski, 2005; Rands et al., 2010). Las acciones de conservación y sustentabilidad sin el hombre (como sociedad) son inviables (Ostrom, 1990), y no todos los actores sociales quieren resaltar determinados valores de la naturaleza (Mastrangelo et al., 2015; Martínez Pastur et al., 2017a). Las opciones básicamente son dos: (i) priorizar un interés sobre otro, o (ii) tratar de encontrar una mediación entre intereses (ej. un equilibrio) (Phalan et al., 2011; Gabriel et al., 2013). Por ello, cualquier marco de manejo forestal (ej. uso ganadero) implica conciliar la producción con la conservación (ej. land-sharing, o sea agregar componentes de conservación en los ambientes bajo producción) (Lindenmayer et al., 2012; Martínez Pastur et al., 2013a; Gamondès Moyano et al., 2016). La Figura 1.5 presenta una visión general de la gestión de los bosques en Tierra del Fuego, en la cual se tiene la responsabilidad de conservar el legado natural, pero a su vez existe apropiación del derecho de utilizarlo para beneficios productivos. En la figura, las casillas blancas representan el enfoque priorizado, las casillas grises representan los principales actores sociales involucrados, y las líneas punteadas los enlaces entre las cajas. La figura representa la fragilidad de equilibrio entre la conservación y la producción en la Región en el tiempo. Por consiguiente, existen conjuntos sociales que se benefician de la producción y que puede tener una distinta percepción social de lo que está bien o no, ej. parte de la percepción social de las ONGs apunta básicamente a la conservación, así

como las empresas presionan para aumentar la producción, aunque también apuntan a la conservación. En este esquema, el Estado y las instituciones científicas ocupan una posición intermedia. Entonces surge la pregunta: ¿qué conservar? Cuando prima la percepción social existirán múltiples caminos, pero cuando se involucra la biodiversidad existe mayor robustez de decisión. Los lineamientos de conservación deben estar fundamentados en estimaciones concretas (ej. estudios a largo plazo) sobre el manejo de los ecosistemas, pero engranadas las apreciaciones sociales (ej. un post-aprovechamiento forestal).

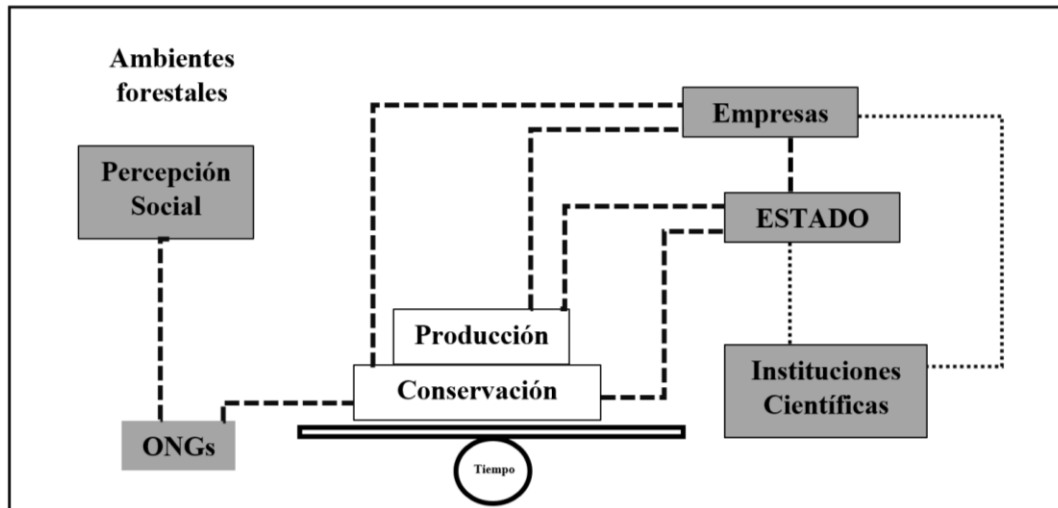


Figura 1.5. Marco teórico del manejo forestal para Tierra del Fuego.

La literatura académica sobre el manejo del medio ambiente ha revelado la aparición de varios temas cada vez más integradores, ej. cuando se trata de gestión forestal se aborda el concepto de ordenación, el cual necesariamente tiene implícito los conceptos de manejo y de silvicultura, y que de alguna manera es un proceso que va incluyendo al tiempo y al espacio, como prioridades de usos (Martínez Pastur et al., 2012; Peri et al., 2016a); de modo que los aspectos teóricos básicos para el manejo forestal sostenible incluyen una perspectiva ecológica, social, económica e institucional (MEA, 2005), que implica un manejo holístico (integrador de factores), equitativo (social, económico y ambiental), participativo (decisiones incluyentes), transparente (legal y justo), conservacionista (amigable con la naturaleza) y descentralizado (gobierno-gobernanza). Por eso, la concepción moderna para conservación de ecosistemas no solamente debe considerar un área específica, sino integrar factores que sumen, ya que pequeñas acciones pueden repercutir en loables resultados que satisfagan las necesidades del hombre y la naturaleza (Ostrom, 1990; Lindenmayer et al., 2000; MEA, 2005). Esto también incluye el manejo adaptativo, donde a partir del aprendizaje de nuevas herramientas y del propio crecimiento (ej. superando errores) y aprendizaje de terceros (ej. superando egos) se mejoran las propuestas o acciones de manejo (ej. propuestas silvícolas).

En Argentina se acentúa el conflicto entre producir y conservar (Gasparri et al., 2013; FAO, 2014), y existen influencias que escapan de lo que podría hacerse desde una visión profesional, científica o de gestión, como la continua declinación del bosque nativo que ha acelerado en los últimos tiempos a cambio del cultivo de soja (Seghezzo et al., 2011), entre otras causas (Figura 1.6), con la consecuente correlación antagónica entre la producción de soja y la pérdida de bosque en el centro-norte de Argentina, cuya correspondencia, altamente sensible al clima e impactos sociales, altera los principios esenciales del manejo forestal sustentable (Seghezzo et al., 2011; Gasparri et al., 2013). Además, dilucida la vulnerabilidad de la biodiversidad de los ambientes naturales de Patagonia Sur (ej. invasiones biológicas), considerando el actual y proyectado cambio climático (Sala et al., 2000; Rands et al., 2010); pues son las fuerzas (ej. conductores de cambios) locales y remotas lo que determina la viabilidad de la conservación de la biodiversidad y la producción (Newbold et al., 2016).

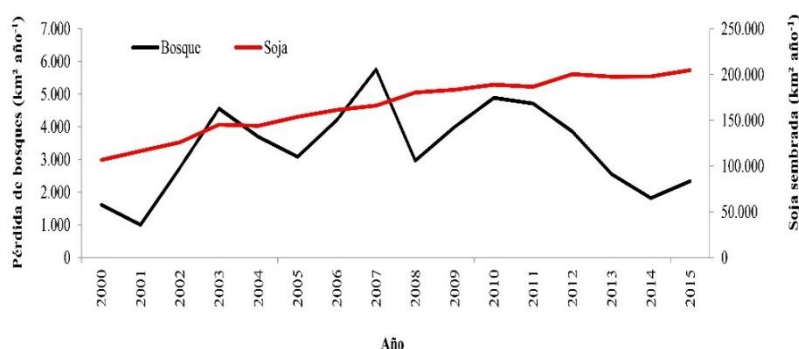


Figura 1.6. Correspondencia entre la producción de soja (línea roja) y la pérdida de bosque (línea negra) basado en IDE del Ministerio de Agroindustria de Argentina y Hansen et al. (2013).

De modo que entre la conservación y la producción forestal se suelen presentar extremos “blanco y el negro” (Lindenmayer y Franklin, 2002), donde lo blanco implica aprovechar todo el ecosistema (ej. manejo intensivo de un predio) y lo negro conservar toda la naturaleza (ej. parques nacionales) (Figura 1.7). En este sentido, el color blanco representa la producción intensiva (ej. empresas), el negro la conservación estricta (ej. ONGs), y el gris un equilibrio entre las partes, donde también se puede hacer conservación en ambientes de producción. Claramente este paradigma genera discrepancias entre actores sociales ligados a la conservación y la producción, pues los primeros tienden a preferir el negro y los segundos el blanco (Gamondès Moyano et al., 2016); y, entre medio, los técnicos forestales. En efecto esto genera la necesidad de crear matices entre ambas partes, donde se producen bienes y servicios y se conserva menos biodiversidad, pero se conserva. Pero ¿cuánto menos se conserva la biodiversidad? Para saberlo es imperativo primero entender cómo funciona cada uno de los sistemas forestales (Franklin et al., 1997) y posteriormente, generar propuestas de manejo y conservación (Franklin et al., 2007; Lindenmayer et al., 2006, 2016).

En este contexto, la retención de elementos originales de los paisajes multifuncionales (ej. parches de bosques), como estrategia de manejo, es un aspecto fundamental que se ha propuesto como camino para acercar la producción y la conservación hacia un ámbito social y políticamente aceptables (Franklin et al., 1997; Gustafsson et al., 2012; Lindenmayer et al., 2012; Martínez Pastur et al., 2013a). Bajo esta premisa, los paisajes multifuncionales son aquellos donde se logran combinar múltiples propósitos en un mismo lugar (Lovell y Johnston, 2009), como la producción de forraje, de madera, conservación, turismo y recreación. Esto contrasta con los paisajes monofuncionales, los cuales tienden a priorizar la producción, donde pocas personas están involucradas y los beneficios fluyen a un pequeño conjunto de actores privilegiados (Fischer et al., 2017); en consecuencia, la multifuncionalidad de los paisajes se ha considerado relevante en otros lugares del mundo, como se plantea en la Estrategia de Biodiversidad de la Unión Europea (UE) y en la Estrategia Nacional de Japón para la Diversidad Biológica. El conocimiento del ensamble de especies y las propiedades de los diferentes elementos originales del paisaje permiten, además, comprender el potencial multifuncional de los ecosistemas involucrados (O'Farrell y Anderson, 2010; Fischer et al., 2014), pues la producción de servicios ecosistémicos básicos se soporta en la biodiversidad, que fortalece la capacidad de recuperación ante presiones externas (por ej. cambio climático) (Fischer y Lindenmayer, 2007; Martínez Pastur et al., 2017).



Figura 1.7. Esquema del paradigma de producción y conservación.

Connotaciones del uso de la tierra en bosques de *Nothofagus* de Tierra del Fuego

En la historia del aprovechamiento de los bosques de *Nothofagus* el hombre ha sido considerado como un factor clave en el crecimiento del uso de los espacios naturales desde la conquista europea, antes ocupados por los aborígenes (ej. Selk'nam y Yamanas) que también hacían uso del ecosistema, pero de manera empírica conservacionista (Gusinde, 1951). Desde la colonización europea, las actividades productivas (ej. aprovechamiento forestal y ganadería) se han realizado principalmente en bosques de *N. pumilio* y *N. antarctica* (Martínez Pastur et al., 2000, 2013a; Gea-Izquierdo et al., 2004; Peri et al., 2016a). Los bosques de *N. pumilio* están apuntados a servicios de provisión (principalmente madera, y en menor medida como ambiente para la cría de bovinos) (Martínez Pastur et al., 1999, 2009, 2013a; Soler et al.,

2012), aunque recientemente han tomado auge los servicios culturales y de recreación (Martínez Pastur et al., 2012b, 2017a). En ellos se puede desarrollar un proceso de producción muy simple donde es posible simular la dinámica natural de disturbio que permita la regeneración del bosque y desarrollar técnicas que puedan ser aplicadas en otros lugares (Martínez Pastur et al., 2013a, 2013b; Cellini, 2010); estos bosques, a diferencia de los de *N. antarctica*, se regeneran en menos tiempo (~20-30 años) y la madera es apreciada (Martínez Pastur et al., 2009, 2013a). Sin embargo, más allá de la simplicidad del bosque, es muy interesante la historia de la industria forestal de *N. pumilio* en Tierra del Fuego, que ha experimentado distintos conductores de cambio durante las últimas décadas (~50 años) (Tabla 1.1). En este contexto, las administraciones cambiaron de nacionales a provinciales, y los sistemas de regeneración de tala rasa a sistemas más modernos con retenciones; estos cambios han permitido reconocer los fracasos y aciertos del pasado para el manejo adaptativo del presente, permitiendo desarrollar técnicas aplicables en otros lugares (Gea-Izquierdo et al., 2004; Martínez Pastur et al., 2009).

Tabla 1.1. Dinámica de la política forestal y tecnológica de Tierra del Fuego (periodo 1960-2000) (Gea-Izquierdo et al., 2004).

Década	Oficina forestal	Tratamiento de regeneración	Planes de manejo forestal	Tierras maderables	Sistema de aprovechamiento	Tecnología de aserradero
1960	ANB	Tala rasa y Corta de selección	Estatat	Estatat y privada	Bueyes	Bajo
1970	IFONA	Tala rasa y Corta de selección	Estatat	Estatat y privada	Bueyes y Skidders	Bajo
1980	IFONA	Corta de selección y cortes sucesivas	Estatat	Estatat	Skidders	Alto
1990	DB-TDF	Cortes sucesivas	Privado	Estatat	Skidders	Alto
2000	DB-TDF	Cortes sucesivas, y retención dispersa y agregada	Privado	Estatat y privada	Skidders	Alto

El ciclo natural de la *N. pumilio* se observa en la Figura 1.8, donde esencialmente en los bosques primarios monoespecíficos prevalece un estrato (Rebertus y Veblen, 1993; Martínez Pastur et al., 2004), pero hay algunos árboles suprimidos y algunos muertos (Schmidt y Urzúa, 1982; Uriarte y Groose, 1991; Martínez Pastur et al., 1997, 2004); en una dinámica natural se producen claros de dosel que van a generar pequeños grupos de árboles que volverán a regenerar el bosque por parches (Schmidt y Urzúa, 1982); cuando van creando nuevamente pequeñas aberturas y mortalidades de algunos individuos, el ciclo natural se repite (Schmidt y Urzúa, 1982; Martínez Pastur et al., 2012a, 2013a, 2014). En este vaivén, el manejo forestal tradicional propone conducir la regeneración del bosque natural a través de aperturas de dosel (Schmidt y Urzúa, 1982; Martínez Pastur et al., 2000, 2013a, 2014); estas facilitan abundante rebrote y

remoción de árboles remanentes, para luego volver a instalar el sistema, aprovechamiento que se manejará a través de raleos (Schmidt y Urzúa, 1982; Martínez Pastur et al., 2009; Cellini, 2010); con esta silvicultura se configura una alternativa donde los individuos no se bifurcan y el bosque rejuvenece (Schmidt y Urzúa, 1982); sin embargo, los niveles funcionales y de biodiversidad del aprovechamiento serán significativamente distintos al del bosque original (Lencinas et al., 2005, 2008a, 2008b, 2011). Por el contrario, en los tratamientos con cortas de protección, el bosque se aprovecha, pero se mantiene una copa que genera estabilización del microclima y producción de semilla (Martínez Pastur et al., 1999b, 2014; Caldentey et al., 2001; Cellini, 2010). A lo largo del ciclo de manejo existen fluctuaciones entre el número de especies de distintos grupos (ej. aves, insectos, plantas), que reflejan en definitiva grados de impacto con respecto al bosque primario (Deferrari et al., 2001; Spagarino et al., 2001; Martínez Pastur et al., 2013a; Lencinas et al., 2011) (Figura 1.9). Así, en una corta inicial aumenta el número de aves por mayor disponibilidad de alimento (ej. más plantas con frutos) (Deferrari et al., 2001; Lencinas et al., 2005); por ello, los bosques raleados ofrecen mejor opción de hábitat para las aves, pero después de que se van cerrando disminuye la oferta alimenticia (Lencinas et al., 2005). Por consiguiente, en la dinámica temporal de los bosques manejados se ofrecen recursos para la fauna, con distintos niveles de conservación, para un mismo lugar geográfico (Martínez Pastur et al., 1999a, 2012c; Spagarino et al., 2001; Lencinas et al., 2005, 2008a, 2008b, 2009, 2017a). Otro ejemplo son los guanacos (*Lama guanicoe*), pues su cantidad varía de acuerdo con la condición del bosque (ej. abierto, semiabierto o cerrado) (Martínez Pastur et al., 2016a).

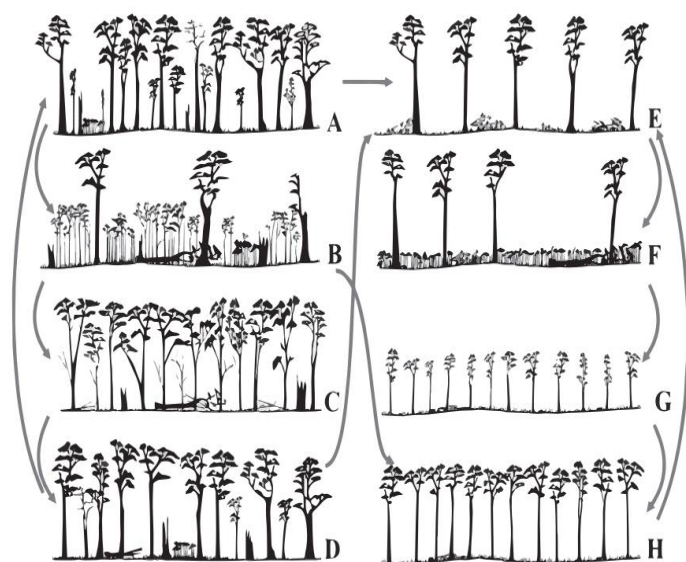


Figura 1.8. Dinámica natural y propuesta de cortas de protección para bosques de *N. pumilio*: (A) fase de desmoronamiento, (B) fase de desmoronamiento con regeneración avanzada, (C) fase de crecimiento óptimo, (D) fase de envejecimiento, (E) cortas de protección, (F) bosque regenerado mediante cortas de protección, (G) bosque secundario con raleo y poda, y (H) bosque manejado con cobertura de árboles secundarios (Martínez Pastur et al., 2013a).

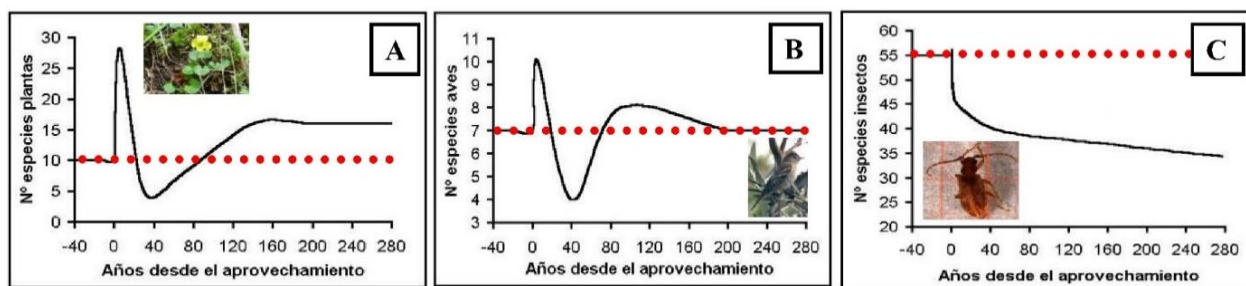


Figura 1.9. Impacto de las cortas de protección en bosques de *N. pumilio*: (A) plantas, (B) aves, (C) insectos (basado en Spagarino et al., 2001 y Lencinas et al., 2003).

Por otro lado, en los últimos años ha sucedido un acelerado cambio de ganadería ovina a bovina en Tierra del Fuego (INTA, 2015), lo que haya llevado a explorar nuevas posibilidades de producción en ambientes marginales y su incidencia en los recursos naturales, como el caso de los bosques de *N. antarctica* o los de *N. pumilio* de aparente productividad forrajera bajo el dosel (Soler et al., 2012). Estudios en Santa Cruz y Tierra del Fuego sugieren que el uso ganadero a los bosques es la dualidad más importante para encontrar un equilibrio entre la producción, el bienestar de los productores y de las comunidades asociadas y la biodiversidad (Peri et al., 2017); existe información teórica de base para lograr un manejo silvopastoril sustentable de algunos de los bosques de *Nothofagus* (principalmente en los deciduos) (Martínez Pastur et al., 2017b). En los últimos años ha crecido el interés por el manejo silvopastoril en predios (estancias) de Tierra del Fuego. El Plan Nacional de “Manejo de Bosques con Ganadería Integrada” (MBGI), surgido de común acuerdo entre el Ministerio de Agricultura, Ganadería y Pesca y la Secretaría de Ambiente y Desarrollo Sustentable de la Nación, y en concordancia con la ley de Bosques 26 331 (ley de presupuestos mínimos de protección ambiental), enfatiza la importancia de considerar las actividades ganaderas realizadas en zonas de bosques nativos incorporadas a una matriz productiva con manejo forestal, así como un marco económico y social sostenible (Peri et al., 2016b; Martínez Pastur et al., 2017b). Sin embargo, a pesar de la aplicación generalizada de MBGI en muchas regiones de Argentina, el concepto es relativamente nuevo, por lo que existen importantes vacíos con respecto a cómo se implementan.

Cabe mencionar que han surgido vacíos para desarrollar herramientas de gestión para el manejo y protección de los ecosistemas forestales bajo uso ganadero en Tierra del Fuego, incluso para definir ensayos científicos y técnicos, pues se tiende a tergiversar, o no son de común acuerdo institucional, conceptos elementales que denotan el uso y manejo ganadero dentro del bosque (ej. ganadería integrada vs. silvopastoril vs. animales dentro del bosque). En la actualidad, productores, gestores y científicos de Tierra del Fuego trabajan para definir con claridad las pautas para el manejo silvopastoril en bosques de *N. antarctica* en un marco de MBGI, en aras de poder elaborar propuestas sólidas dentro de este marco (ej. planes de manejo) y concordantes con la legislación nacional y provincial (ej. un léxico estándar) (Martínez

Pastur et al., 2017b); cabe descartar que se está integrando con mayor fuerza en la isla el uso ganadero en bosques de *N. pumilio*, algunos por encontrarse entremezclados con *N. antarctica* (ej. ambas especies se encuentran en un mismo potrero) (Martínez Pastur et al., 2017b), y otros bosques (ej. puros de *N. pumilio*) por ser utilizados por los bovinos durante el invierno para alimentación adicional (Cellini, 2006; Soler et al., 2012); recomendaciones de manejo análogas a los bosques de *N. antarctica* se encuentran ligadas a los bosques de *N. pumilio* y ambientes asociados (ej. cargas ganaderas, estados y transiciones) (Martínez Pastur et al., 2017b; Lencinas et al., 2017b).

Estrategias de conservación de la biodiversidad en Tierra del Fuego y las escalas espaciales

Los bosques ocupan cerca del 30 por ciento del área terrestre a escala mundial, desempeñando un papel primordial en la mitigación del cambio climático, así como en el suministro de productos y servicios ecosistémicos esenciales para la humanidad (FAO, 2014). Hay evidencia de que la biodiversidad desempeña un papel crucial en la continuidad de los procesos ecosistémicos que mantienen los bosques, y un rol vital para el bienestar de las personas (Rands et al., 2010; Cardinale et al., 2012). Sin embargo, el continuo crecimiento de la población humana y el creciente consumo se han traducido en una explotación insostenible de la diversidad biológica, agravada por el cambio climático y otros impactos ambientales antropogénicos (Rands et al., 2010).

En el mundo se reconocen cinco causas principales de pérdida de biodiversidad (Butchart et al., 2010). Por ejemplo: (1) degradación, fragmentación y pérdida de ecosistemas (Vitousek et al., 1996), (2) sobreexplotación (Dobson et al., 1997), (3) contaminación (Butchart et al., 2010), (4) cambio climático (Stenseth et al., 2002; Martínez Pastur et al., 2019 *inédito*), y (5) la introducción de especies invasoras (Hanski, 2005). En el año 2002, en el marco de la Convención sobre la Diversidad Biológica (CBD), la Organización de las Naciones Unidas (ONU) se comprometieron a reducir significativamente las tasas de pérdida de biodiversidad con meta al año 2010. A pesar de los esfuerzos este compromiso no se logró, y aún es dramática la pérdida de biodiversidad (Butchart et al., 2010). Por esta razón, en el año 2010 varios países adoptaron el Plan Estratégico de la Diversidad Biológica 2011-2020 (PEDB 2011-2020), junto con las 20 metas de Aichi sobre la biodiversidad. Argentina se suscribió al PEDB 2011-2020, comprometiéndose de esta manera a establecer metas nacionales que apoyen aquellas del Aichi, reconociendo además la urgente necesidad de contribuir con la reducción de las tasas de pérdida de biodiversidad en el mundo. Un proceso clave para cumplir con estos compromisos es la elaboración de metas nacionales y su incorporación en estrategias y planes de acción nacionales en materia de la biodiversidad (EPANB). La Estrategia Nacional Argentina sobre Biodiversidad 2014-2020 (ENB) se crea para abordar iniciativas, normativas y procedimientos que, en forma coordinada, logren promover un mayor conocimiento de los bienes y servicios

ambientales, la conservación y protección de la biodiversidad y su utilización en un marco de desarrollos sustentables.

En este sentido, la conservación efectiva de la diversidad biológica que los bosques albergan es fundamental, y es uno de los objetivos del manejo forestal sustentable mantenerla *in situ* (Lindenmayer et al., 2000; Martínez Pastur et al., 2012b). Para ello, un aspecto clave son las estrategias de conservación que deben desarrollarse en forma específica para cada ecosistema. Según Salafsky et al. (2008), estas son definidas como intervenciones llevadas a cabo para alcanzar objetivos de proyectos de conservación. Tradicionalmente, las áreas protegidas (ej. reservas) son la primera, y casi siempre la única, línea de defensa en los esfuerzos para conservar la biodiversidad. Por sí solas no son adecuadas para cumplir con este fin (Lindenmayer y Franklin, 2002), pero a menudo son la piedra angular sobre la que se construyen las estrategias regionales (Margules y Pressey, 2000). Previos estudios en Argentina y Chile han documentado la existencia de reservas ubicadas en zonas limítrofes con fines geopolíticos, y que en ciertos casos poseen algún interés paisajístico-escénico en particular, pero que no fueron creadas para abarcar una cantidad representativa o equitativa de los ecosistemas, y con deficientes criterios ecológicos (Martínez-Harms y Gajardo, 2008; Martínez Pastur et al., 2016b). Por ello, la conservación de los distintos bosques que constituyen las distintas ecorregiones forestales de Argentina presenta diferencial de protección, ej. en proporción un ecosistema como el Espinal tiene protegido un porcentaje ínfimo (<0,05%) de su superficie total comparado con el Bosque Andino-Patagónico que protege el 2.23% de su superficie total (Tabla 1.2). Esto sucede básicamente porque en el Espinal están las zonas donde prevalece el cultivo de soja, y en Patagonia las zonas remotas y de frontera, por lo que es sobredimensionada la protección a gran escala que constituyen enormes parques y reservas nacionales. Por esta razón, la protección que tienen los bosques de *Nothofagus* del bosque Andino-Patagónico es tan grande que los impactos que se generen en ellos no llegarían a ser tan representativos como lo que podría pasar en el Espinal, pues las especies que lo componen se perderán irremediabilmente al no estar consideradas dentro de un sistema de protección. De modo que no está bien distribuida la proporción de los ecosistemas que se protegen en el país.

Tabla 1.2. Área de reservas forestales y bosques nativos considerando las principales regiones forestales de la Argentina (Luque et al., 2011).

Región forestal	Área (Millones Ha.)	Reservas		Bosque nativo	
		(Millones Ha.)	%	(Millones Ha.)	%
Selva Misionera	3,01	0,49	16,1	1,45	48,3
Selva Tucumano Boliviana	5,48	1,50	27,3	3,73	68,0
Parque Chaqueño	67,50	2,46	3,6	23,37	34,6
Espinal	33,00	0,04	0,1	2,66	8,1
Bosque Andino Patagónico	6,45	2,23	34,6	1,99	30,8

Así pues, existen áreas protegidas en Tierra del Fuego que se encuentran principalmente en áreas montañosas y, por lo tanto, protegen principalmente áreas de bosques, glaciares, lagos o algunas estructuras paisajísticas específicas con vistas panorámicas valiosas (Figura 1.10 y Tabla 1.3), y por el contrario, son pocas en áreas de estepas y ñirantal. Esto tiene una implicación en la conservación de la biodiversidad, ya que evidentemente hay muchos ecosistemas donde las especies no están protegidas.

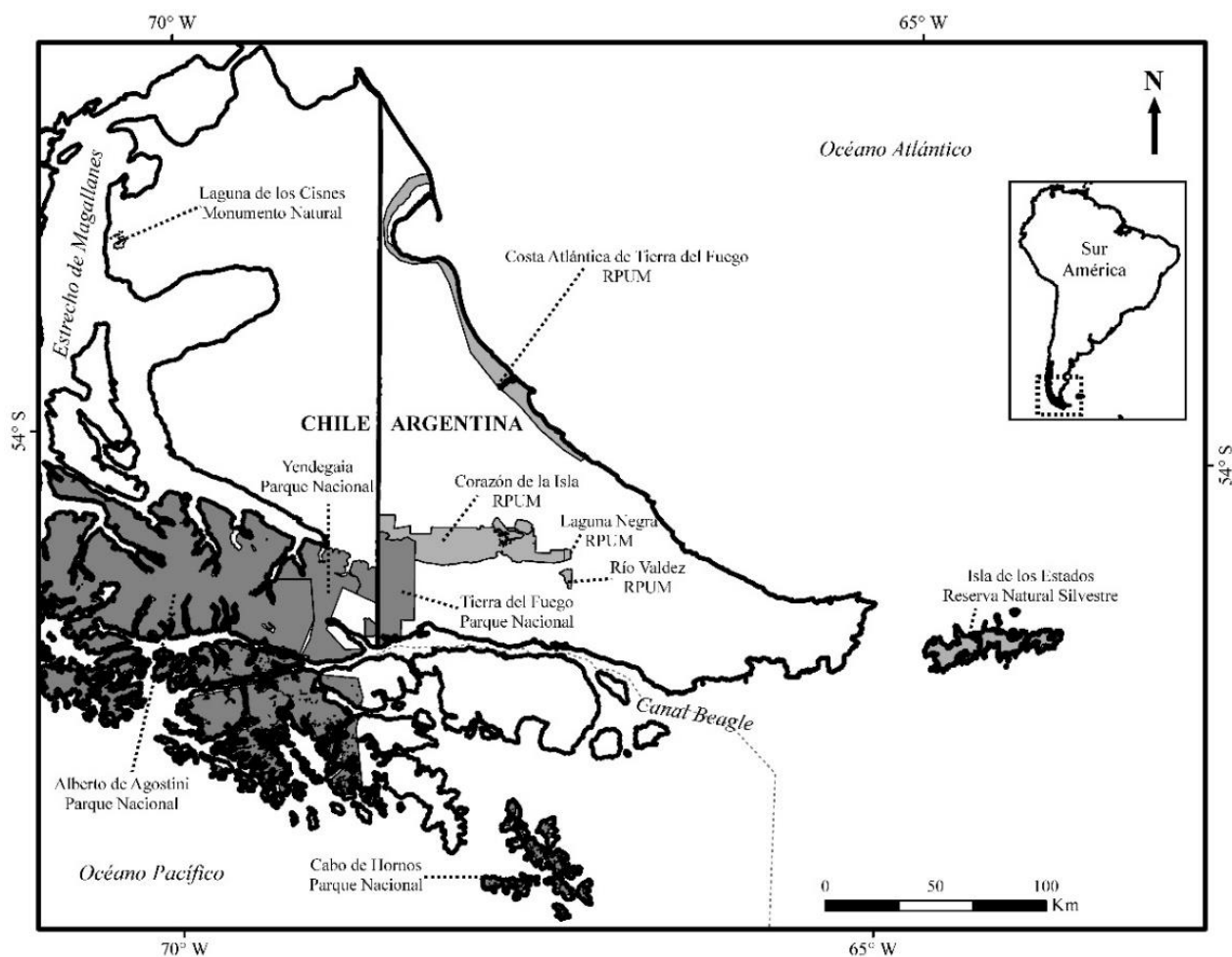


Figura 1.10. Áreas protegidas en Tierra del Fuego de Argentina y Chile (IUCN y UNEP-WCMC, 2018).

Tabla 1.3. Áreas protegidas de Tierra del Fuego.

Área Protegida	País	Categoría	Cobertura terrestre											
			Bosque			Arbustales	Pastizales	Suelo desnudo	Hielo	Urbano	Agrícola	Lagos	Humedales	Total
			NA	NB	NP									
Alberto de Agostini	CL	PN	22,0	821,5	17,9	2142,2	1253,5	874,5	4841,0	29,4	1,5	818,2	207,5	11 029,2
Cabo de Hornos	CL	PN		47,8		103,8	169,2	3,3	0,9			6,1	7,1	338,3
Corazón de la Isla	ARG	RPUM	41,1	27,4	491,4	2,4		216,1				106,5	136,7	1021,6
Costa Atlántica de Tierra del Fuego	ARG	RPUM	43,3			65,8	474,2	7,2				26,4	144,8	761,8
Isla de los Estados	ARG	RNS		231,6				3,3				89,6	159,2	483,7
Laguna de los Cisnes	CL	MN				0,4	0,3	0,5				16,1		17,4
Laguna Negra	ARG	RPUM	0,7		9,6	0,3						2,4	0,4	13,4
Río Valdez	ARG	RPUM	0,2		23,5							2,1	1,6	27,4
Tierra del Fuego	ARG	PN		102,2	158,8			316,1	6,2			103,9		687,2
Yendegaia	CL	PN	2,3	47,1	54,5	239,5	149,7	222,9	228,3	0,9		121,5	24,8	1091,6

País (ARG = Argentina, CL = Chile), categoría (MN = Monumento Natural, RNS = Reserva Natural Silvestre, RPUM = Reserva Provincial de Uso Múltiple, PN= Parque Nacional), y superficie (km²) de la cobertura terrestre (arbustales, pastizal, suelo desnudo, hielo, urbano, agrícola, lagos, humedales) y principales especies arbóreas (NA = *Nothofagus antarctica*, NB = *N. betuloides*, NP = *N. pumilio*) del área terrestre. Fuente de datos: (i) coberturas y metadatos de áreas protegidas (IUCN y UNEP-WCMC, 2018); (ii) cobertura terrestre de Argentina (INTA, 2012) y de Chile (Zhao et al., 2016); (iii) coberturas de especies arbóreas de Argentina obtenidas del inventario forestal provincial de Tierra del Fuego (Collado, 2001) y de Chile obtenidas del catastro de bosque nativo (CONAF, 2011).

En consecuencia, las áreas protegidas cumplen un papel parcial en el mantenimiento de la biodiversidad de la región (Armesto et al., 1998; Burkart et al., 2005; Luque et al., 2011; Martínez Pastur et al., 2016b), y las estrategias gubernamentales solo se implantan a macro-escala y su efectividad es escasamente conocida respecto de otras escalas de paisaje, ya que existe poca información relacionada con las diferencias entre las mismas (Martínez Pastur et al., 2013a). Esto es un vacío importante de conocimiento, pues se sabe poco acerca de los factores que determinan a distintas escalas las variaciones en la diversidad y el ensamble de las plantas vasculares de la región. Además, es clave, pues la cuantificación de la biodiversidad difiere según la escala de paisaje considerada, el tipo de ambiente, la zona geográfica o el tipo de disturbio evaluado (Jelinski y Wu, 1996; Turner et al., 2001), siendo usualmente mayor a escala regional que local, predial o de rodal (Poiani et al., 2000). Esto a menudo depende de la riqueza de ambientes que se incluyan en la región considerada, estando asociada usualmente una mayor diversidad de ambientes con una mayor diversidad de especies (Dufour et al., 2006). En los últimos años se ha propuesto un ordenamiento de los bosques de Tierra del Fuego (ley provincial 869) en el marco de la Ley Nacional 26 331, el cual no tiene fundamentos para la selección de los bosques en términos de conservación de la biodiversidad, sino que se basó en parámetros de pendiente o arbitrarios de acuerdo al uso económico potencial, quedando relegados a las zonas más marginales aquellos bosques señalados como potenciales de conservación (Gautreau, et al., 2014; Martínez Pastur et al., 2019 *inédito*). Esta situación se puede explicar por la falta de herramientas adecuadas para la selección de bosques en función de parámetros de biodiversidad y su correlación con diferentes escalas del paisaje. Por otra parte, cuando las áreas protegidas se promocionan para la protección de algunas especies en particular, estas suelen estar orientadas a las más emblemáticas o carismáticas, sin que se tengan en cuenta otras menos conspicuas, pero igualmente importantes desde el punto de vista de la biodiversidad y los servicios ecosistémicos asociados a ellas, como es el caso de la vegetación del sotobosque (Martínez Pastur et al., 2016b).

Bajo estas perspectivas, en Tierra del Fuego el manejo tradicional (usualmente extensivo y poco planificado), al que históricamente se han sometido los bosques de *Nothofagus*, se reorienta hacia estrategias sustentables (ej. propuestas silvopastoriles) cuya implementación se ha incrementado durante los últimos años (Peri, 2009). Aunque se han realizado algunos estudios de base para evaluar los impactos del manejo forestal, uso pastoril y los sistemas silvopastoriles, se requiere, del mismo modo, analizar el impacto del uso ganadero en los bosques sometidos a distintos grados de uso abarcando distintas escalas del paisaje. Por esa razón en este trabajo se aplicó un enfoque a multiescala (Figura 1.11) para proponer estrategias innovadoras de conservación de la biodiversidad en los bosques de *Nothofagus* de Tierra del Fuego, a los fines de explorar las relaciones entre las semejanzas y diferencias en la composición específica de las comunidades vegetales de fisonomías típicas del paisaje a distintas escalas, resaltando especies comunes y exclusivas de cada ambiente. Dado que las plantas del sotobosque podrían proporcionar indicaciones importantes de

conjuntos bióticos de diferentes taxones (Lencinas et al., 2008b; Mestre et al., 2017), en este trabajo se discute la utilidad potencial del enfoque a múltiples escalas a través de plantas vasculares utilizadas como indicadores de biodiversidad en la Isla de Tierra del Fuego. Se espera que este trabajo contribuya con la posible implementación de las acciones propuestas para la conservación de los bosques en el marco de la Ley 26 331. Asimismo, contribuir a un nuevo panorama científico para comprender procesos globalmente interconectados en una amplia gama de investigaciones en las ciencias forestales, ecología de comunidades de plantas, conservación de la naturaleza y el efecto del cambio climático en los ensambles vegetales.

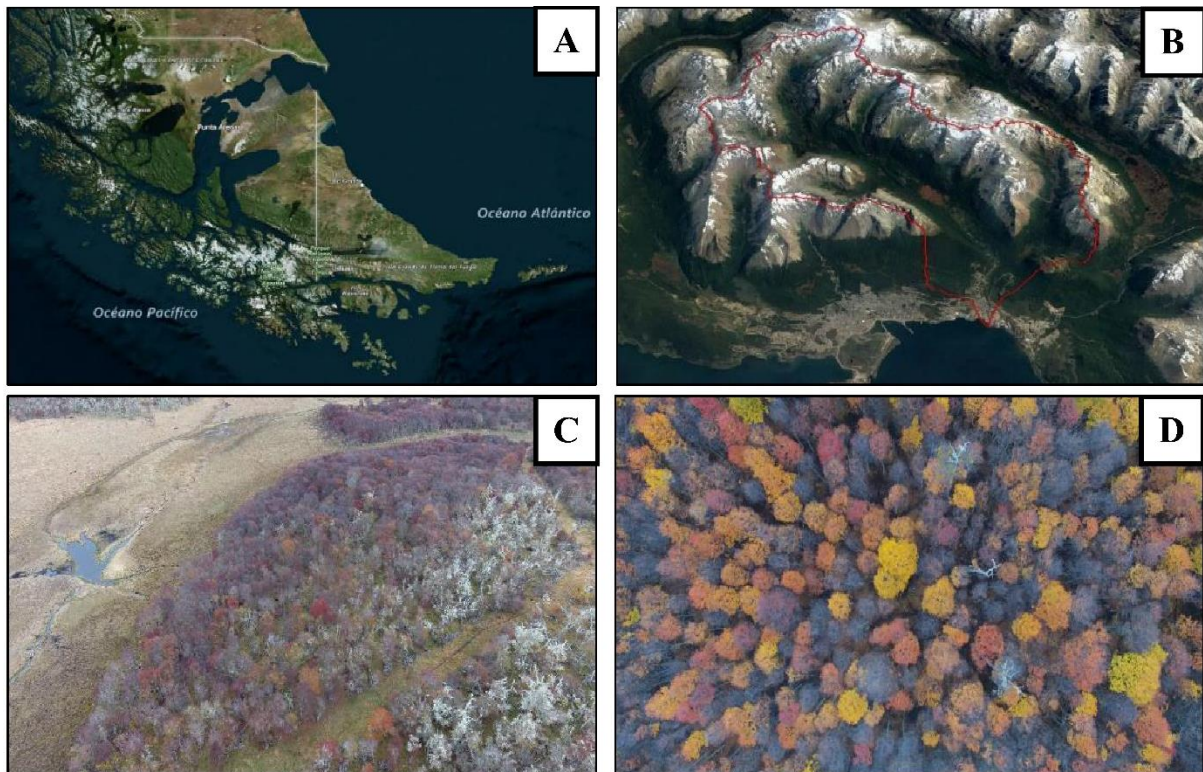


Figura 1.11. Escalas empleadas: Macro-escala o escala regional (A); Meso-escala o de paisaje (B y C); Micro-escala o de rodal (D).

Hipótesis de trabajo

La diversidad y el ensamble de las especies de plantas del bosque de *Nothofagus* en Tierra del Fuego varían a lo largo del paisaje en función de factores y gradientes ambientales regulados principalmente por el clima y la topografía, y que son modificados por las diferentes actividades productivas que en ellos se desarrollan (ej. manejo forestal y ganadería). Las actuales estrategias de conservación son ineficaces para conservar la totalidad de las especies y los ensambles de especies característicos de los diferentes tipos forestales, siendo necesaria la diagramación de alternativas de manejo y conservación para diferentes escalas de paisaje.

Objetivo general

El objetivo general de la presente tesis es analizar los factores que determinan la diversidad y el ensamble de las especies de plantas del bosque de *Nothofagus* en Tierra del Fuego a distintas escalas de paisaje (macro, meso, predial y micro-escala) con el propósito de diseñar estrategias de conservación y manejo forestal integrando cada escala espacial considerada.

Objetivos específicos

Objetivo específico 1: Analizar los principales factores (ej. clima, topografía, latitud) que determinan las diferencias en la diversidad y el ensamble de especies de plantas del sotobosque en una macro-escala (regional) considerando: (i) tipos de bosques de *Nothofagus* (*N. pumilio*, *N. antarctica*, y *N. betuloides*), (ii) zonas geográficas (norte, sur, oeste, este), (iii) estatus de conservación (dentro y fuera Parque Nacional), y (iv) dominio de la tierra (privado o estatal).

Hipótesis objetivo específico 1: A macro-escala (regional), factores como el clima, la topografía y la latitud determinan diferencias en la diversidad y en el ensamble de especies de plantas vasculares del sotobosque de cada tipo de bosque de *Nothofagus* (*N. pumilio*, *N. antarctica*, y *N. betuloides*). Dichas diferencias se manifiestan en la comparación entre zonas geográficas (norte, sur, oeste, este), estatus de conservación (dentro y fuera del Parque Nacional), y dominio de la tierra (privado o estatal).

Objetivo específico 2: Analizar los ensambles de especies de plantas vasculares de los distintos ecosistemas usualmente presentes en predios donde se realiza manejo forestal, evaluando semejanzas y diferencias dentro de tres zonas geográficas (norte, sur y este).

Hipótesis objetivo específico 2: Si bien los ensambles de especies de plantas vasculares de los ecosistemas presentes en predios bajo manejo forestal comparten numerosas especies dada la baja diversidad general existente en Tierra del Fuego, cada ecosistema presenta ensambles particulares que pueden verse afectados directa o indirectamente por actividades productivas. Las diferencias entre los ensambles de los distintos ecosistemas son mayores en zonas con características climáticas más extremas (norte), existiendo mayores similitudes cuando el clima es más atemperado (sur).

Objetivo específico 3: Analizar los principales factores (ej. topografía, gradientes ambientales indirectos, impacto de actividades económicas) que determinan las diferencias en la diversidad y el ensamble de

especies de plantas del sotobosque en una meso-escala, considerando dos estudios de caso: (i) un sistema aislado con bajo impacto (Isla de los Estados), y (ii) una cuenca con historia conocida de uso pasado y actual (Valle de Andorra).

Hipótesis objetivo específico 3: A meso-escala (paisaje), el impacto de las actividades económicas determina las diferencias en la diversidad y en el ensamble de especies de plantas vasculares de bosques y ambientes abiertos, en mayor medida que otros factores, como la topografía y los gradientes ambientales indirectos (ej. altitud, exposición, pendiente).

Objetivo específico 4: Analizar en qué medida las prácticas de manejo forestal que incluyan distintos grados de retención (ej. retención variable) contribuyen a la conservación de los ensambles de plantas vasculares en bosques productivos.

Hipótesis objetivo específico 4: A micro-escala (rodal), la preservación de características estructurales y microambientes del bosque (ej. agregados) mejora la conservación de los ensambles de plantas vasculares dentro de los predios con manejo forestal, en mayor medida respecto de la retención dispersa e independientemente de la zona geográfica donde se encuentren, manteniendo mayor semejanza con los ensambles característicos del bosque bajo dinámica natural y sin aprovechamiento.

Objetivo específico 5: Determinar lineamientos para el desarrollo de estrategias de conservación y propuestas de manejo forestal a diferentes escalas de paisaje (macro, meso, predial y micro-escala), definiendo dichos lineamientos en función de: (i) las diferencias encontradas en el ensamble de la diversidad de plantas vasculares del bosque, y (ii) los principales factores que influyeron sobre dichos cambios.

Estructura de la tesis

En esta investigación se llevaron a cabo múltiples procesos y estudios de caso, los cuales se complementaron entre sí para dar cumplimiento a los objetivos propuestos. Para una mejor comprensión del presente documento se sintetizan las actividades realizadas en la tesis en la Figura 1.12.

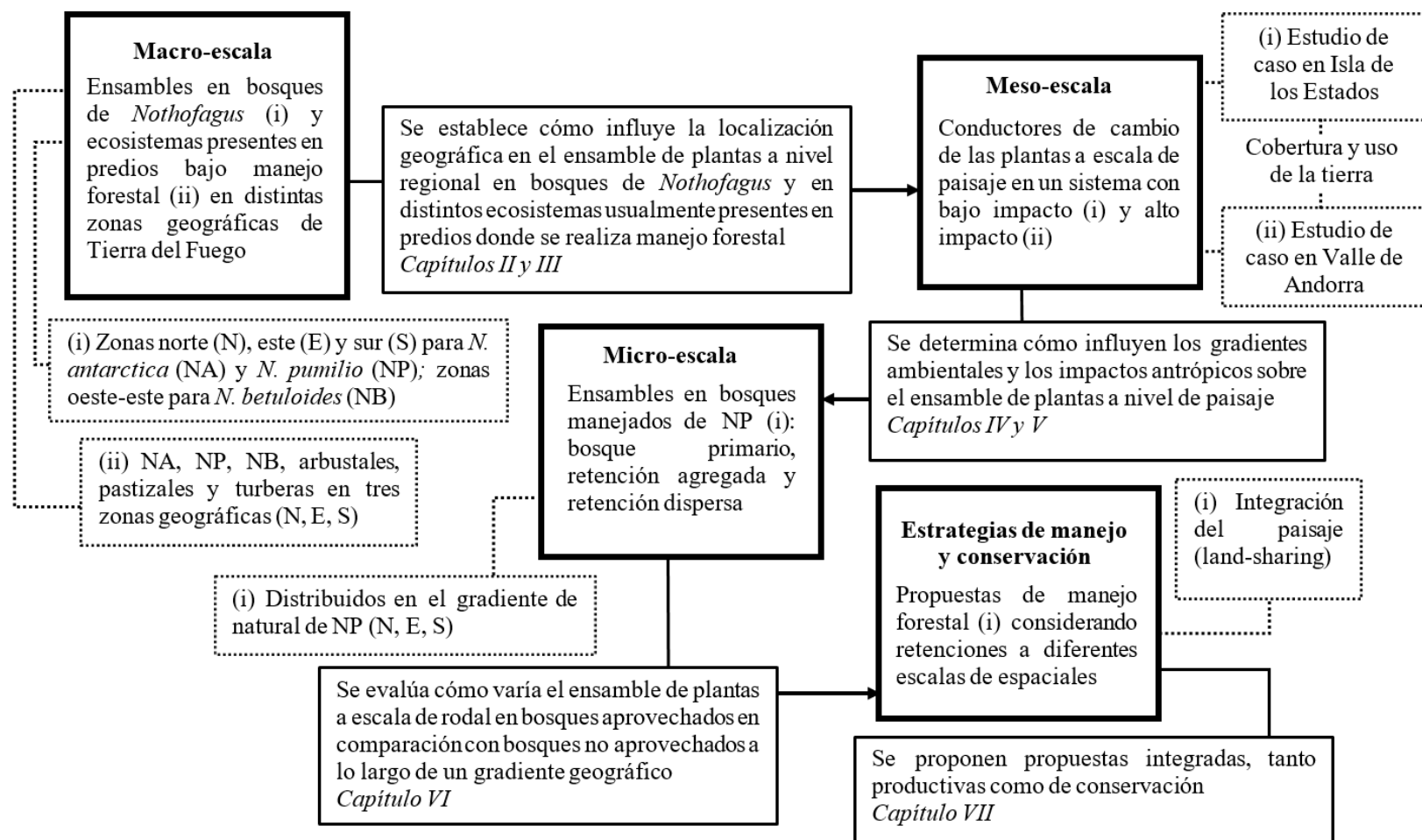


Figura 1.12. Esquema síntesis del desarrollo de la tesis. Cajas con línea continuas gruesas indican la escala de análisis y el capítulo, cajas con líneas continuas delgadas muestran el énfasis del capítulo, y cajas con líneas punteadas indican apartados del capítulo. Las flechas negras presentan conexión entre capítulos (de macro-escala a micro-escala).

CAPÍTULO II

FACTORES QUE DETERMINAN EL ENSAMBLE DE ESPECIES DE PLANTAS VASCULARES A MACRO-ESCALA

Introducción

El manejo de los ambientes naturales y antrópicos es extremadamente complejo (Franklin, 1981, 1993, 2007). Un mismo fenómeno, a distintas escalas, podría dar cuenta de procesos distintos (Franklin, 1981; Lindenmayer y Franklin, 2002; Gustafsson et al., 2012); el cambio climático tiene gran influencia a macro-escala sobre la productividad primaria de los ambientes forestales en Patagonia Sur (Kreps et al., 2012), así como a micro-escala en la productividad del sotobosque a nivel de rodal de Tierra del Fuego (Martínez Pastur et al., 2014), e incluso, se correlaciona con la biomasa de especies de aves (Martínez Pastur et al., 2015). Factores climáticos a nivel regional como la temperatura y precipitación están fuertemente relacionados con los ensambles de la vegetación de los ambientes templados (ej. subantártica), por lo que son imperativos para tener en cuenta en el desarrollo de propuestas de conservación y manejo (Frangi et al., 2005). Por ejemplo, estudios recientes de Martínez Pastur et al. (2019 *inédito*) manifiestan que en el tiempo (registro de al menos 15 años), la dirección de los flujos atmosféricos (precipitación, fenómenos de El Niño y La Niña) y de temperatura influyen y dinamizan el transporte de humedad sobre los ambientes naturales de Tierra del Fuego (Figuras 2.1 A, B y 2.2 A, B), afectando así el desarrollo, umbrales de supervivencia de numerosas especies, ordenamiento de las especies y productividad primaria neta (PPN) de la vegetación subantártica (Figura 2.3 A, B). La PPN se relaciona principalmente con temperatura y precipitación, y en su distribución a lo largo de la fase de crecimiento de las plantas, lo que determina el comportamiento de los ambientes naturales a macro-escala en Patagonia Sur (Martínez Pastur et al., 2019 *inédito*).

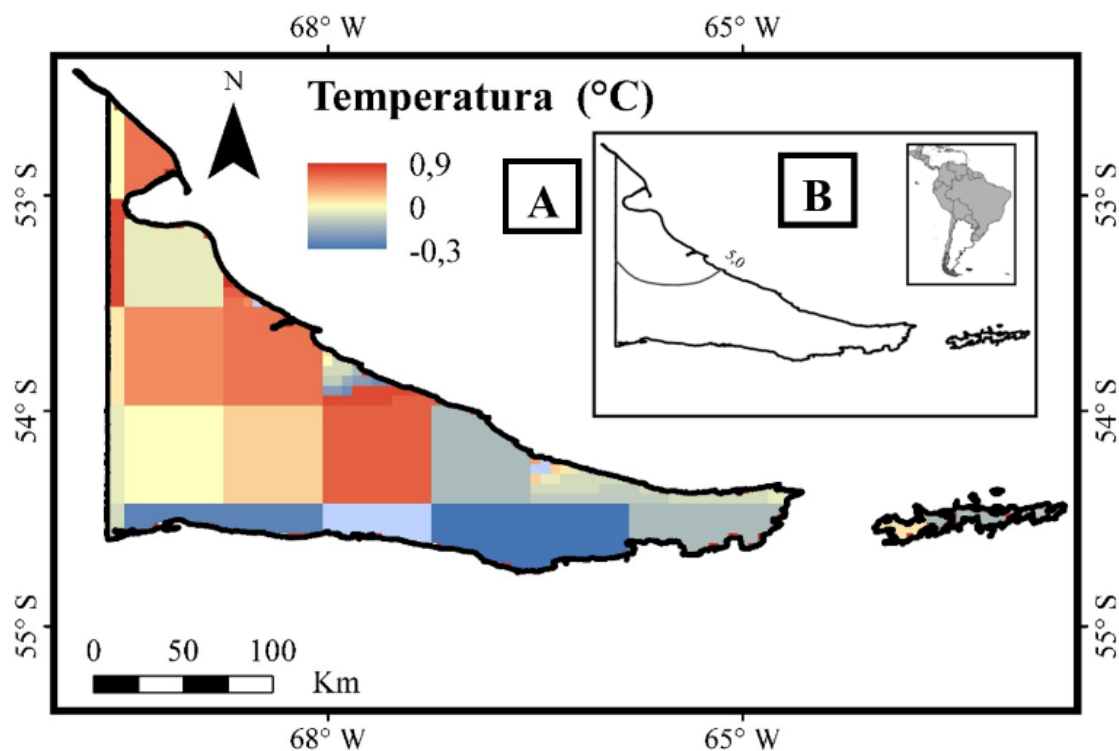


Figura 2.1. Promedio de los desvíos anuales (2001-2015) de la temperatura media anual (°C) de Tierra del Fuego (A) e Isolíneas para el año 2000 (B). Basado en Martínez Pastur et al. (2019 *inédito*).

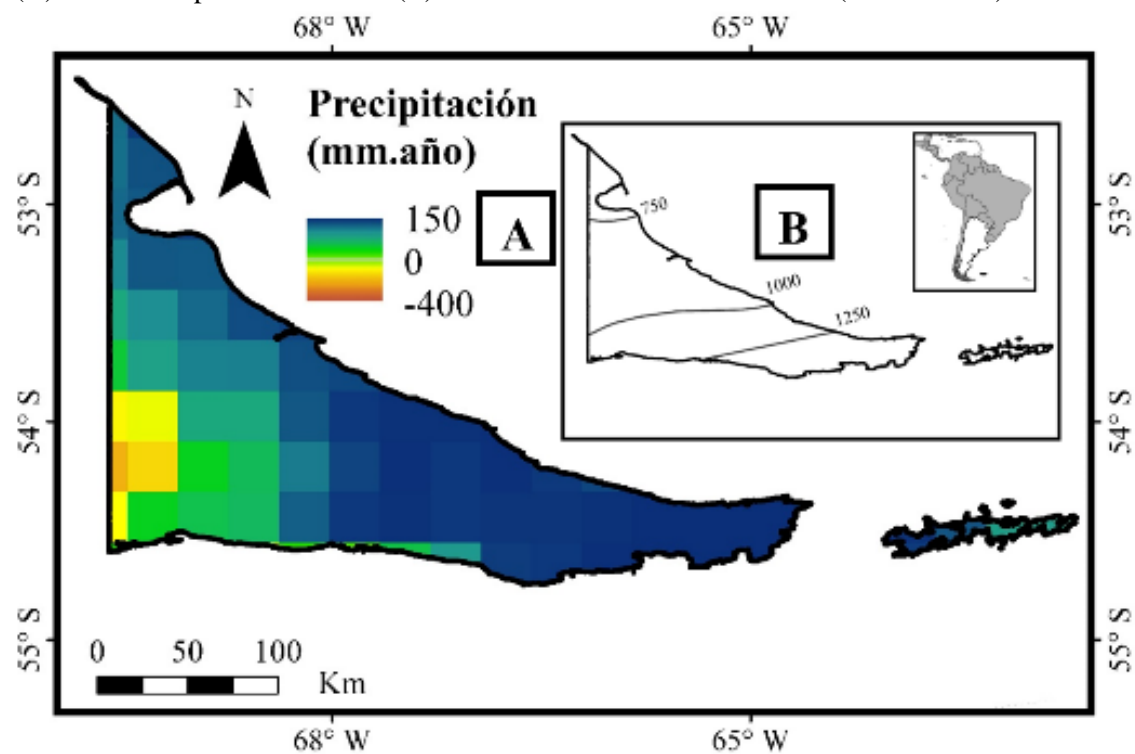


Figura 2.2. Promedio de los desvíos anuales (2001-2015) de la precipitación media anual (mm) de Tierra del Fuego (A) e Isolíneas para el año 2000 (B). Basando en Martínez Pastur et al. (2019 *inédito*).

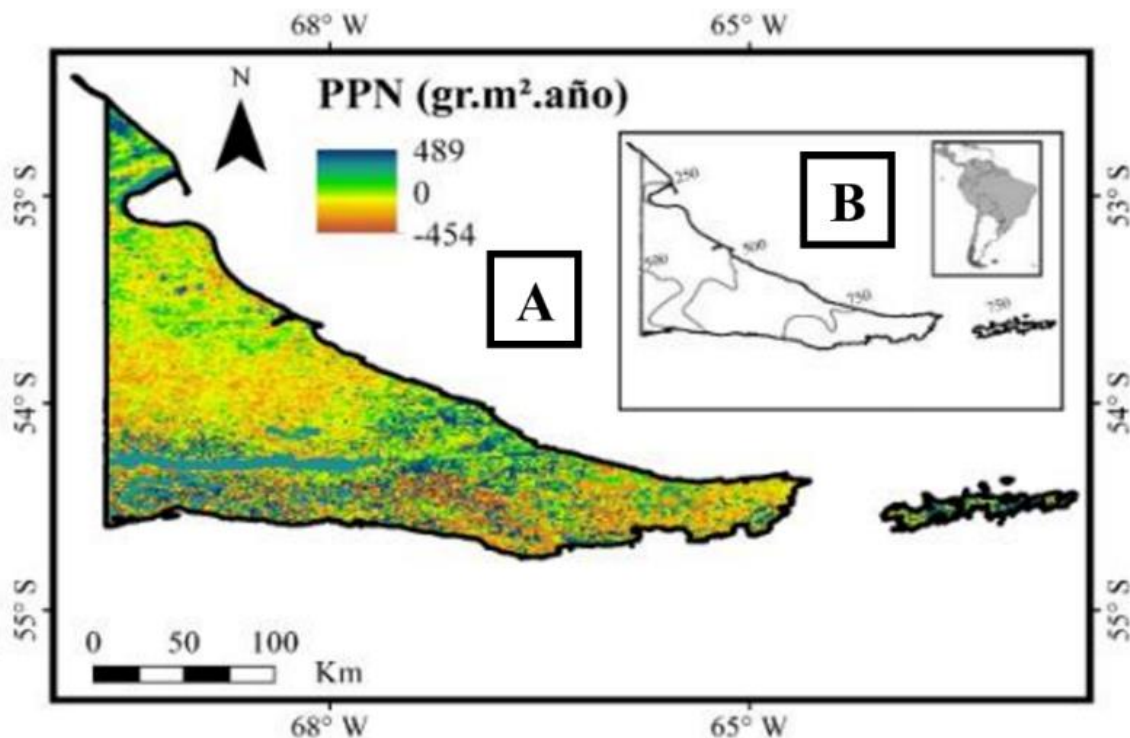


Figura 2.3. Promedio de los desvíos anuales (2001-2015) de productividad primaria neta media anual (gr.m^2) para Tierra del Fuego e Isléneas para el año 2000 (B). Basando en Martínez Pastur et al. (2019 inédito).

Entonces, ¿qué parámetros o qué variables hay que tener en cuenta para definir una escala o una zonificación para el uso y la conservación del medio ambiente? En Tierra del Fuego las variables que han sido tenidas en cuenta son ambiguas (Martínez Pastur et al., 2016b), y se ha optado por las áreas protegidas y el Ordenamiento Territorial de los Bosques Nativos (OTBN), en concordancia con la ley de Bosques 26 331, como principales estrategias para proteger la biodiversidad de los ambientes naturales y asignar áreas para su aprovechamiento (Luque et al., 2011; Gamondès Moyano et al., 2015; Martínez Pastur et al., 2016b). En la práctica, en el OTBN el color rojo indica bosques de muy alto valor de conservación que no se deben transformar, el color amarillo indica bosques de mediano valor de conservación y que se pueden usar para aprovechamiento sostenible, (turismo e investigación científica), y el color verde indica bosques de bajo valor de conservación que pueden transformarse parcialmente o en su totalidad. Sin embargo, ambas acciones se desarrollaron sobre la base de proteger los ambientes forestales con muy bajos niveles de intervención humana (Gamondès Moyano et al., 2015; Martínez Pastur et al., 2016b), lo que denota simplismo y poco conocimiento de cómo funcionan los sistemas forestales y sus ambientes asociados. Por ejemplo, no tiene sustento el desbalance de protección de los bosques de *N. antarctica* con respecto a los bosques de *N. pumilio* y de *N. betuloides* (Figura 2.4). Nótese la desproporcionada delimitación de los bosques de mayor potencial de producción (amarillo y verde) y los ubicados en zonas remotas (ej. montañas)

respecto a las zonas geográficas del norte y este de la isla, o que algunas áreas de alto valor de conservación sean tan pequeñas que actúan como islas que no tienen la capacidad de mantener los ambientes naturales o noveles (o emergentes), principalmente por encontrarse inmersas en una matriz antrópica (Martínez Pastur et al., 2012d; 2016d). Sin embargo, más allá de que en ambas estrategias los lineamientos de conservación y de manejo forestal no consideraron cómo se estructuran los ensambles de biodiversidad de los bosques para protegerlos o delimitar polígonos de distintas categorías de conservación, se infiere un desafío metodológico: determinar una escala apropiada de análisis y manejo de los ambientes naturales y aprovechados, ya que no cualquier escala siempre será la correcta para dilucidar los criterios ecológicos para conservar la biodiversidad.

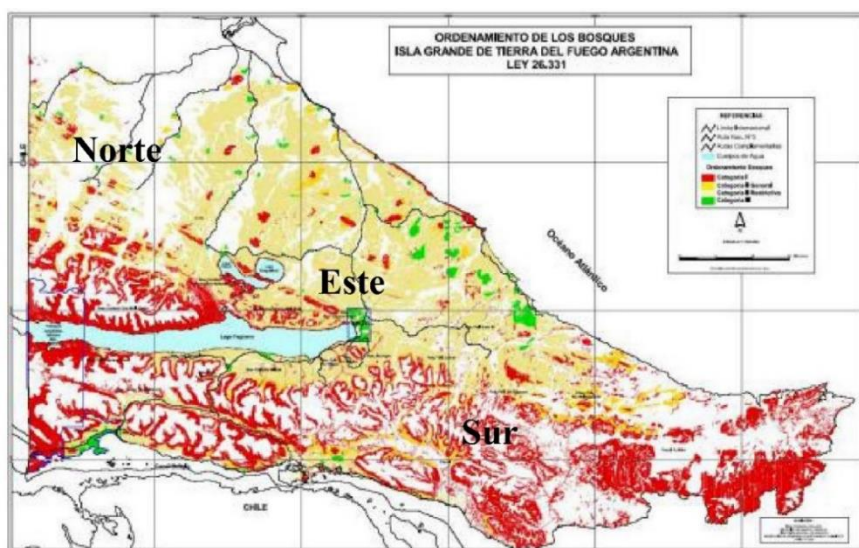


Figura 2.4. Mapa del ordenamiento territorial de los bosques nativos en Tierra del Fuego (OTBN). Fuente: Poder Legislativo Provincia de Tierra del Fuego, Antártida e Islas del Atlántico Sur (2012).

En este contexto, es un desafío caracterizar atributos, como el grado de agregación de elementos de ambientes naturales en un rango de escalas espaciales, desde posiciones individuales (ej. ordenamiento basado en especies particulares) hasta grandes paisajes (ej. estrategias por tipos de bosque) (Lindenmayer y Franklin, 2002; Binkley et al., 2018). Por ello es imperativo, en primera instancia, identificar y comprender mejor las relaciones entre las semejanzas y diferencias en la composición específica de las comunidades vegetales a macro-escala, pues a partir de ello se explica una parte de las relaciones ecológicas a escalas menores. En los ecosistemas templados los ensambles de plantas vasculares pueden ser indicadores útiles para comprender dichas relaciones en ambientes forestales y abiertos (Lencinas et al., 2011, 2017; Cáceres et al., 2012), de manera que, como aporte a la investigación de dinámica la biodiversidad, son una alternativa al muestreo de toda una comunidad en los ambientes subantárticos de Tierra del Fuego (ej. se correlacionan con otras taxa como aves, mamíferos e insectos) (Martínez Pastur et al., 2015, 2016a; Lencinas et al., 2017).

Materiales y métodos

Área de estudio

El área de estudio comprendió la distribución natural de los bosques fueguinos de la Isla Grande de Tierra del Fuego en cuatro zonas geográficas a lo largo de gradientes latitudinales-longitudinales (norte, sur, este y oeste), las cuales abarcaron la totalidad de los bosques puros de *N. pumilio*, bosques puros de *N. antarctica* y bosques de *N. betuloides*.

Diseño experimental

La toma de datos se llevó a cabo en 84 parcelas de *N. antarctica*, 305 en *N. pumilio* y 56 en *N. betuloides*. Estas 445 parcelas son permanentes y hacen parte de la Red PEBANPA (Parcelas de Ecología y Biodiversidad de Ambientes Naturales en Patagonia Austral), que representan todos los ambientes forestales y abiertos asociados del género *Nothofagus* de Tierra del Fuego (también de la provincia de Santa Cruz). Cada una de estas parcelas se clasificó de acuerdo con su zona geográfica (norte, sur, oeste, este) (Figura 2.5), estatus de conservación (dentro y fuera del Parque Nacional Tierra del Fuego) y dominio de la tierra (privado o estatal). Las parcelas se definieron sobre una fisonomía similar y formaciones de vegetación relativamente homogéneas. Este estudio no incluyó las áreas junto a otros tipos de ecosistemas para minimizar el efecto de borde, y se excluyeron las áreas afectadas por otra huella antropogénica (por ejemplo, áreas de exploración de petróleo o bosques afectados por castores). En cuanto a lo vegetacional, es importante aclarar que las denominaciones de las zonas para cada uno de los tipos de bosques no implican que sean exactamente las mismas, pues están en relación a la distribución natural de los mismos en Tierra del Fuego. Es decir, que la zona norte de *N. pumilio*, donde también ocurren bosques de *N. antarctica*, se extiende hasta más al norte que la considerada para esta otra especie, dependiendo de la ubicación de los muestreos realizados. Por ello, para efectos prácticos del análisis a esta escala, las diferentes zonas son entendidas como variaciones geográficas y se dividen en: norte, este y sur para *N. pumilio* y *N. antarctica*, y oeste-este para *N. betuloides*. La zona norte tiene fuerte influencia de los vientos del norte y del oeste, principalmente del océano Pacífico, debido a la baja altura de las montañas de los Andes que no actúan como barreras geográficas. La zona este para *N. pumilio* y *N. antarctica* es la más protegida de vientos debido a la cercanía de las cadenas montañosas de altura media en la parte central de la isla, lejos de las costas. La zona sur para *N. pumilio* y *N. antarctica* está controlada por los vientos y tormentas del este con la influencia del océano Atlántico, por su proximidad a la costa y la falta de barreras al norte y al este. En esta misma zona, dentro de la cual se compara este y oeste del área de distribución natural de *N. betuloides*,

se destaca una mayor protección de los vientos al este, que se encuentra más influenciada grandes masas de agua como el propio Canal de Beagle y los grandes lagos, mientras que la zona del oeste se encuentra fuera de la protección que genera el Canal y compuesta mayormente por parcelas asociadas a la costa, con una fuerte influencia desde el Atlántico.

Para el censo de vegetación se consideraron plantas vasculares (dicotiledóneas, monocotiledóneas, helechos), determinándose a nivel de especie en parcelas de un cuadrado de 20 m × 50 m (1000 m²); este tamaño de parcela permite comparaciones regionales en factores asociados a la biodiversidad para los amplios tipos de ambientes (ej. bosques). La cobertura de vegetación se estimó utilizando una escala de Braun-Blanquet modificada (Clarke, 1986; Lencinas et al., 2011). Para una identificación precisa de las plantas se realizaron los censos durante el período de floración (primavera-verano), siguiendo la taxonomía descrita en Moore (1983) y Correa (1969-1998).

Análisis de datos

Para determinar si existen relaciones unilaterales en el ensamble de especies de cada ambiente forestal estudiado, zona geográfica y estatus de conservación a macro-escala, se realizó un análisis de ordenamiento de escalamiento multidimensional no métrico (NMS, por sus siglas en inglés) con datos de abundancia de las especies, ordenando los ensambles de plantas con base en la distancia de Bray-Curtis. Posteriormente, para probar diferencias estadísticas de la composición de especies de los ambientes forestales y la zona geográfica (grupos de muestra) se aplicaron pruebas de procedimiento de permutación multi-respuesta (MRPP, por sus siglas en inglés) con medidas de distancia de Sorensen (Bray-Curtis). Para la caracterización del sotobosque de acuerdo a los distintos tratamientos, se realizaron análisis de solapamiento de especies a fin de analizar las diferencias en composición de especies entre las distintas zonas geográficas y tipos de bosques (Willott, 1999), donde se agrupó la zona sur (oeste-este) para una mejor interpretación. Para encontrar especies asociadas significativamente en cada ambiente forestal, zona geográfica y estatus de conservación se utilizó el análisis de especies indicadoras (ISA, por sus siglas en inglés) (Dufrêne and Legendre, 1997; Bakker, 2008). El máximo valor del indicador (IndVal) entre los grupos (tipos de bosque y zona, por separado) se evaluó para determinar su significación estadística ($p < 0,05$) usando una prueba de permutación Monte Carlo (número de ejecuciones 4999); siguiendo a Tejeda-Cruz et al. (2008), las especies con $\text{IndVal} \geq 50$ y los valores de $p < 0,05$ se consideraron como especies indicadoras; las especies indicadoras difieren de las asociaciones de especies en que son indicativas de grupos particulares de sitios (Dufrêne and Legendre, 1997; Legendre y Legendre, 2012), por ello las buenas especies indicadoras deberían encontrarse principalmente en un solo grupo de una tipología y estar presentes en la mayoría de

los sitios pertenecientes a ese grupo (Legendre y Legendre, 2012). Todos los análisis estadísticos se realizaron usando PC-Ord (McCune y Mefford, 1999).

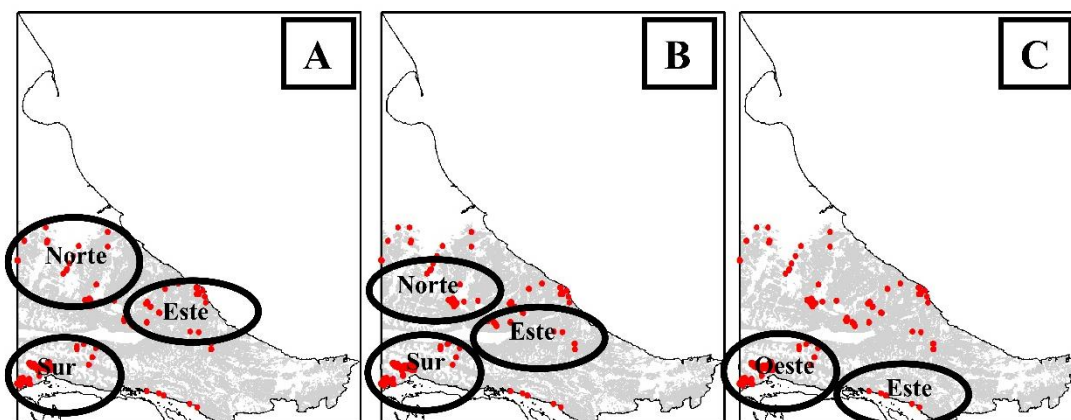


Figura 2.5. Zonas geográficas (círculos negros) de los tipos bosques de *Nothofagus* en Tierra del Fuego. Zonas norte, este y sur para *N. antarctica* (A), zonas norte, este y sur para *N. pumilio* (B), y zonas oeste-este para *N. betuloides* (C). Los puntos rojos representan puntos de muestreo.

Resultados

El método de ordenamiento de escalamiento multidimensional no métrico (NMS) muestra que existen agrupamientos y una marcada disimilitud de ensambles de especies entre los bosques estudiados (Figura 2.6). Los bosques de *N. antarctica* presentaron diferencias en las tres zonas estudiadas, donde los ensambles de plantas del norte y el este son disímiles entre ellos, pero aún más con respecto a los del sur (Figura 2.6 A). Cuando se consideran los bosques de *N. pumilio*, se presentan ensambles significativamente disímiles en el norte con respecto al sur, y los del este se presentan en un contexto intermedio (Figura 2.6 B). En los bosques de *N. betuloides* hubo diferencia entre los del este y oeste (Figura 2.6 C); sin embargo, si bien algunos bosques de *N. betuloides* tienen extremos, una gran parte se localiza en el sector oeste. Cuando se analizó el estatus de conservación y dominio de la tierra (Figura 2.7), el NMS indicó que una parte de la biodiversidad está representada dentro y fuera del Parque, pero una gran cantidad está fuera y no representada en el Parque. El análisis de MRPP mostró diferencias altamente significativas ($p < 0,001$) entre todos los grupos de vegetación definidos (Tabla 2.1).

De un total de 143 especies de plantas vasculares relevadas, el análisis de superposición indicó que un 38% de las especies son exclusivas en la zona sur (Figura 2.8), mientras que un 16% la zona norte y 4% la zona este. Mientras que el 20% fueron especies comunes entre todas las comparaciones, y el 22 % en comparaciones entre zonas. Para el caso de los tipos de bosque, *N. pumilio* y *N. antarctica* presentaron el mayor porcentaje de especies exclusivas, 23% y 10% respectivamente. El porcentaje de especies

compartidas entre los tres tipos de bosques fue de 27%, donde *N. antarctica* y *N. pumilio* compartieron un 18% de las especies, y 11% *N. pumilio* y *N. betuloides*. Entre los bosques de *N. antarctica* y *N. betuloides* se comparte el menor porcentaje de especies (<10%). Las plantas más frecuentes (Anexo 1) fueron *Poa pratensis*, *Taraxacum officinale*, *Nothofagus pumilio*, *Acaena magellanica*, *Phleum alpinum*, *Osmorhiza depauperata* (40-51% frecuencia de ocurrencia). Solo el 6% (n = 8) fueron especies indicadoras de los ambientes forestales estudiados cuando estos se consideraron todos en conjunto (general), donde los bosques de *N. antarctica* presentaron la mayor cantidad especies indicadoras (5 en total, 2 de ellas exóticas: *Poa pratensis* y *Taraxacum officinale*), seguido de los bosques de *N. betuloides* con 2 especies indicadoras (*N. betuloides* y *Rubus geoides*) y los bosques de *N. pumilio* con 1 especie indicadora (*N. pumilio*) (Tabla 2.2). Cuando se compara a escala geográfica, *N. antarctica* también contienen mayor número de especies indicadoras. En la zona norte el 90% (n = 9) de estas especies se encuentran en *N. antarctica* y solo el 10% (n = 1) en el bosque de *N. pumilio*. En la zona este es más equitativo, donde el 52% de las especies indicadoras se encuentran en bosques de *N. antarctica* (n = 11) y el 48% en bosques de *N. pumilio* (n = 10). Cabe destacar que, tanto en el norte como en el este, las exóticas *P. pratensis* y *T. officinale* forman parte de las especies indicadoras de *N. antarctica*. En la zona sur se presentan menos especies indicadoras con respecto al norte y este (en total 6), donde 2 son especies indicadoras por cada uno de los ambientes forestales. Ninguna especie exótica resultó indicadora de los bosques del sur.

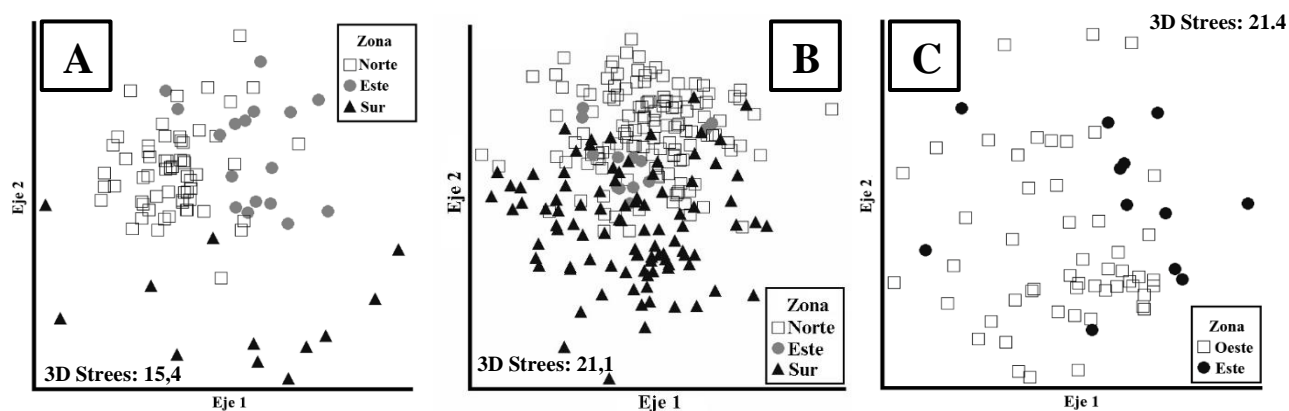


Figura 2.6. Ordenamientos de especies de plantas vasculares en distintos tipos de bosques de *Nothofagus* a macro-escala. Ensamblajes de acuerdo con la zona geográfica (norte, sur, este y oeste) para: (A) *N. antarctica*, (B) *N. pumilio* y (C) *N. betuloides*.

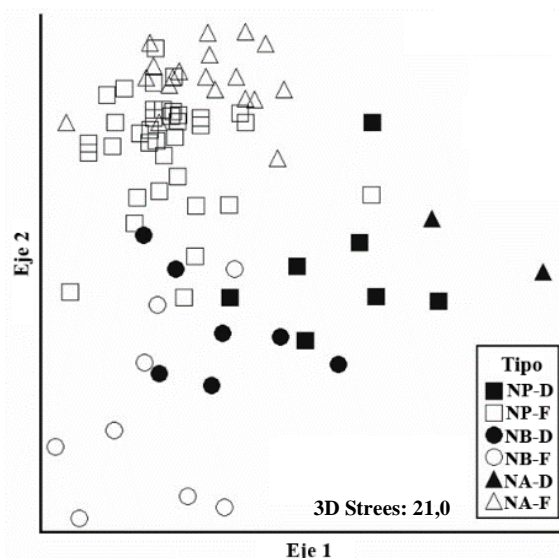


Figura 2.7. Ensamblajes de biodiversidad de plantas y dentro (símbolos negros-D) y fuera (símbolos blancos-F) del Parque Nacional Tierra del Fuego considerando tipos bosques de *N. pumilio* (NP), *N. betuloides* (NB) y *N. antarctica* (NA).

Tabla 2.1. Resultados de las pruebas de procedimiento de permutación multi-respuesta (MRPP) para tipos de bosques de *Nothofagus* (NP = *N. pumilio*, NA = *N. antarctica*, NB = *N. betuloides*) de acuerdo con su zona geográfica (N = norte, E = este, S = sur).

Tipo de bosque	Comparación de grupos	<i>T</i>	<i>A</i>	<i>p</i>
NP	General	-50,124	0,064	<0,001
	N vs. E	-10,866	0,019	<0,001
	N vs. S	-59,553	0,056	<0,001
	E vs. S	-17,642	0,003	<0,001
NA	General	-24,751	0,092	<0,001
	N vs. E	-16,897	0,053	<0,001
	N vs. S	-21,104	0,072	<0,001
	E vs. S	-10,963	0,084	<0,001
NB	General	-8,711	0,038	<0,001

T es el estadístico de MRPP, *A* es la concordancia dentro del grupo corregido por azar, y *p* es la probabilidad asociada con *T*.

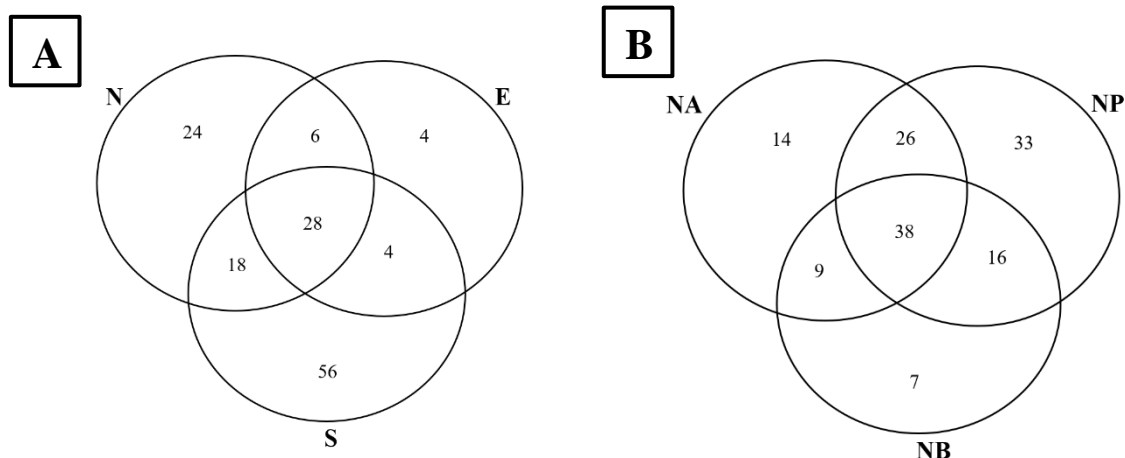


Figura 2.8. Solapamiento de especies exclusivas y compartidas en (A) zonas geográficas (N = norte, E = este, S = sur) y (B) tipos de bosques (NA = *Nothofagus antarctica*, NP = *N. pumilio*, NB = *N. betuloides*).

Tabla 2.2. Especies de plantas indicadoras de los tipos de bosques de *Nothofagus* (NP = *N. pumilio*, NA = *N. antarctica*, NB = *N. betuloides*) de acuerdo con su zona geográfica (norte, este, sur).

Nivel de análisis		Especie	Tipo de bosque		
			NA	NP	NB
General		<i>Cotula scariosa</i>	64,2 (<0,001)		
		<i>Nothofagus betuloides</i>			90,1 (<0,001)
		<i>Nothofagus pumilio</i>		61,9 (<0,001)	
		<i>Poa pratensis</i>	59,6 (<0,001)		
		<i>Schizeilema ranunculus</i>	53,1 (<0,001)		
		<i>Taraxacum officinale</i>	54,9 (<0,001)		
		<i>Nothofagus antarctica</i>	51,8 (<0,001)		
		<i>Rubus geoides</i>			51,2 (0,002)
		<i>Berberis buxifolia</i>	60,0 (<0,001)		
		<i>Bromus unioloides</i>	50,6 (<0,001)		
Zona	Norte	<i>Cotula scariosa</i>	75,0 (<0,001)		
		<i>Festuca magellanica</i>	55,9 (<0,001)		
		<i>Galium fuegianum</i>	51,9 (<0,001)		
		<i>Nothofagus antarctica</i>	52,4 (<0,001)		
		<i>Nothofagus pumilio</i>		81,1 (<0,001)	
		<i>Poa pratensis</i>	66,8 (<0,001)		
		<i>Schizeilema ranunculus</i>	62,5 (<0,001)		
		<i>Taraxacum officinale</i>	52,6 (0,002)		
	Este	<i>Adenocaulon chilense</i>		81,8 (<0,001)	
		<i>Berberis buxifolia</i>	60,0 (0,006)		
		<i>Cerastium arvense</i>	52,8 (0,009)		
		<i>Cotula scariosa</i>	76,5 (<0,001)		
		<i>Dysopsis glechomoides</i>		61,5 (<0,001)	

Tabla 2.2 (continuación).

Nivel de análisis		Especie	Tipo de bosque		
			NA	NP	NB
Zona	Este	<i>Elymus agropyroides</i>	58,8 (0,001)		
		<i>Galium aparine</i>	88,2 (<0,001)		
		<i>Lycopodium magellanicum</i>		53,8 (0,001)	
		<i>Marsippospermum grandiflorum</i>		53,8 (0,001)	
		<i>Nothofagus antarctica</i>	76,5 (<0,001)		
		<i>Nothofagus pumilio</i>		92,3 (<0,001)	
		<i>Osmorhiza chilensis</i>	64,3 (0,001)		
		<i>Osmorhiza depauperata</i>		67,9 (0,007)	
		<i>Poa pratensis</i>	75,2 (<0,001)		
		<i>Pratia repens</i>	64,7 (0,002)		
		<i>Rubus geoides</i>		69,2 (<0,001)	
		<i>Senecio acanthifolius</i>		53,8 (0,001)	
		<i>Taraxacum officinale</i>	84,6 (<0,001)		
		<i>Trisetum spicatum</i>	65,9 (0,036)		
		<i>Uncinia lechleriana</i>		82,8 (<0,001)	
		<i>Viola magellanica</i>		52,0 (0,001)	
	Sur	<i>Blechnum penna-marina</i>	50,9 (0,002)		
		<i>Chilotrichum diffusum</i>	55,5 (<0,001)		
		<i>Nothofagus betuloides</i>			88,8 (<0,001)
		<i>Nothofagus pumilio</i>		53,9 (0,002)	
		<i>Rubus geoides</i>			52,7 (0,002)
		<i>Senecio acanthifolius</i>		50,4 (0,002)	

Discusión

Los análisis indican que a macro-escala los ensambles de especies de plantas en los tres tipos de bosques fueron significativamente distintos y su comportamiento estuvo de acuerdo con su zona geográfica. En concordancia con Frangi et al. (2005), esto se puede deber al grado de heterogeneidad de los bosques estudiados y sugiere que las condiciones biofísicas (ej. componentes que otorgan especificidad climática a Tierra del Fuego), asociada con latitud y altitud, afecta los ensambles de especies de manera diferencial, incluso en bosques monoespecíficos. Evidentemente los efectos de latitud, altura y condiciones biofísicas sobre la variabilidad de las temperaturas y precipitaciones, en términos de uso y manejo de la biodiversidad, implica que un solo parque nacional o reserva no protege toda la biodiversidad de los bosques si éste se localiza en una determinada zona de la isla (ej. la zona sur). El caso más notorio es el bosque de *N. antarctica*, que requiere un parque o reserva en múltiples zonas geográficas y no cuenta con ninguna de ellas. Por esta razón los ambientes forestales en conjunto presentan menos especies indicadoras que cuando se considera cada una de las zonas geográficas. A este nivel de análisis, todos los ambientes forestales tienen

sus especies particulares; puede haber algunas compartidas, pero los ensambles entre ellos son muy distintos. En este sentido, *N. antarctica* presentó muchas más especies indicadoras que los otros ambientes forestales, lo que sugiere que a macro-escala *N. pumilio* y *N. betuloides* tienen una parte de los ensambles de *N. antarctica* (sub-muestras). En efecto, es posible que el uso histórico al que han estado sometidos los bosques de *N. antarctica* (ej. ganadería) haya generado mayor heterogeneidad espacial que se denota en nuevos y marcados ensambles de especies fuertemente asociados este bosque, pero no a *N. pumilio* y *N. betuloides*, ej. existen especies exóticas indicadoras de *N. antarctica* (ej. *T. officinale*) que se desarrollan mucho mejor en estos tipos de ambientes forestales (ej. por sombreamiento o competencia con otras especies), lo que sumado al cambio climático implicaría nuevos ensambles de especies en ambientes emergentes. Una implicación de esto en otros ecosistemas forestales es la posibilidad de promover recomendaciones explícitas para minimizar los impactos no solo en bosques manejados sino también en bosques intactos (Lindenmayer et al., 2012; Watson et al., 2018). Se ha documentado en bosques templados del hemisferio norte la trascendencia de las interpretaciones de los patrones de escala (ej. regional), donde las definiciones y delimitaciones de los ecosistemas estudiados para comprender las diferencias entre ellos es esencial tanto para la investigación ecológica como para la gestión y la conservación de la naturaleza (Whittaker, 2010; Chytrý et al., 2011). Entonces, diseñar acciones de conservación y manejo de algún tipo de bosque y ecosistema que contemplen toda la vegetación se ha vuelto cada vez más importante a nivel global (Binkley et al., 2018; Peter y Harrington, 2018). La comprensión de la heterogeneidad de los bosques y ecosistemas asociados a diferentes escalas es fundamental para comprenderlas (Díaz-Varela et al., 2016; McGarigal et al., 2016).

Las diferencias observadas en los ensambles de plantas vasculares del sotobosque de los distintos tipos de bosque analizados según la zona geográfica en la que desarrollan, nos lleva a cuestionarnos respecto de la utilidad de conservar bosques en zonas geográficas particulares. Es decir, ¿cuán determinante es el Parque Nacional Tierra del Fuego que protege la biodiversidad de la Provincia, y sobre el cual se ejecutan los principales esfuerzos de conservación a macro-escala de los bosques subantárticos de Argentina? ¿Es suficientemente efectiva la conservación de los bosques subantárticos sólo en parques y reservas? Los resultados de estos análisis tenderían a demostrar que la red de parques y reservas ya establecidos no es suficiente para conservar todo el ensamble de la biodiversidad. Por ello, se infiere que las estrategias de conservación a macro-escala implementadas en Tierra del Fuego y gran parte de Patagonia Sur no llegan a proteger a toda la biodiversidad, pues las áreas protegidas, por grande que sean (ej. el Parque Nacional Tierra del Fuego tiene una superficie ~70 000 ha), dejan por fuera ensambles de especies propios de distintos ambientes asociados (ej. ambientes abiertos) que, sin tener aún categorías vulnerables o críticas de conservación, podrían rápidamente serlo (ej. a causa del cambio climático). Esto concuerda con estudios en otras partes del mundo donde se ha demostrado que los Parques y Reservas no deben ser tratados como islas

o hábitats naturales. Por ejemplo, en el sudeste de Australia, estudios realizados por Lindenmayer et al. (2011) demostraron como una especie común (*Petauroides volans*), sin problemas de conservación, fue susceptible a una rápida declinación de su población y no pudo evitar su extinción local (en tan solo tres años) al ser conservada exclusivamente en una reserva, pues no se consideraba el paisaje a macro-escala, ya que también existen factores en la matriz que están influyendo en la reserva. Entonces, un aspecto clave de para el manejo sustentable son las escalas espaciales. En efecto, no es lo mismo analizar a una escala toda una provincia, pues se pueden requerir las mismas o distintas acciones de manejo-conservación. En consecuencia, las áreas protegidas no son una solución absoluta a todos los problemas de conservación. Además, se debe prestar atención a lo que sucede fuera de las áreas protegidas (conservación “off reserve”), pues la idea de una protección completa dentro de una reserva no garantizará la conservación de toda la biodiversidad (Lindenmayer y Franklin, 2002), y esto implica que en un predio o estancia se pueden crear pequeñas reservas a media escala (ej. retenciones dentro de las áreas de aprovechamiento forestal y uso ganadero con prácticas de manejo menos intensivas en zonas identificadas de alto valor de conservación) que en sumatoria contribuyen significativamente al total de la biodiversidad a macro-escala. Esta es una estrategia factible a macro-escala que forja un intermedio entre la conservación biológica y el uso de los recursos naturales en función del cambio climático, con la que se puede llegar a ciertos tipos de recomendaciones regionales; ej. ordenamiento regional de los ambientes naturales (ej. forestales) donde la unidad mínima cartografiada a macro-escala no sea más pequeña que las superficies agregadas relevantes (ej. ensamble de especies en ambientes forestales).

Cabe destacar que, el alcance a macro-escala de los resultados aquí presentados soportan la necesidad de establecer cambios en el OTBN y la estrategia de conservación del Parque Nacional en Tierra del Fuego considerando que cada zona geográfica estudiada presentó una biodiversidad particular, por lo que sería interesante poder diseñar y desarrollar estudios que permitieran cuantificar la superficie necesaria para dedicar a la conservación y lograr un balance con la producción (ej. del OTBN), pues esto no solo permitiría calcular el desbalance actual, sino que sería muy útil para legislar o negociar con productores y funcionarios acerca de la superficie que se debería destinar a la conservación.

Conclusiones particulares

Cada uno de los tipos de bosques de *Nothofagus* a macro-escala contienen ensambles de especies de plantas particulares a largo del gradiente geográfico de Tierra del Fuego. De esta manera se cumple la hipótesis puesta a prueba para este capítulo (Hipótesis 1) y afirmar que los factores abióticos (temperatura y precipitación) influyen significativamente sobre la biodiversidad e impone un patrón de ensamble de especies en forma unilateral a macro-escala en los ambientes naturales de la isla. Por ello, las estrategias de

conservación y manejo de los recursos naturales no pueden ser simplemente basarse en aspectos que desconozcan estos gradientes. Es por esta razón que las actuales áreas protegidas en general, y en el OTBN en particular, no están representados todos los ensambles de especies, ni todos los ambientes forestales como los bosques de *N. antarctica* y de pastizales. Naturalmente que, con una perspectiva de los ambientes a multiescala, es muy importante mostrar en términos prácticos que estos factores (temperatura y precipitación) influyen de forma diferencial entre tipos forestales y usos de la tierra de acuerdo con su zona geográfica, pero son necesarias acciones de conservación y manejo a una menor escala.

CAPÍTULO III

EL ENSAMBLE DE ESPECIES DE PLANTAS VASCULARES: PARTICULARIDADES DE LOS ECOSISTEMAS Y COMPARACIÓN ENTRE ZONAS GEOGRÁFICAS

Introducción

En el capítulo anterior se analizaron a macro-escala los ensambles de plantas vasculares en tres tipos de bosques de *Nothofagus*, y se concluyó que todos ellos son distintos a lo largo de diferentes zonas geográficas. O sea, por ejemplo, no fue distinto el ensamble de especies del bosque de *N. pumilio* en el norte que en el sur de la isla, y así en los otros tipos de bosques. De manera que, para un conocimiento integral sobre los ensambles de las plantas vasculares a escala regional, es necesario comprender no solo el componente forestal, sino el de los otros ecosistemas asociados. En este sentido, como se muestra en la Figura 1.12, el presente capítulo detalla las particularidades de los ensambles de especies vasculares que ocurren en distintos ecosistemas (ej. bosques, pastizales, arbustales, turberas) de Tierra del Fuego presentes usualmente en predios donde se realiza manejo forestal, siguiendo la misma línea del Capítulo II.

Distintos ecosistemas de una localización geográfica usualmente presentan ensambles vegetales característicos y diferentes entre sí, pues su composición depende de la distribución de las plantas según factores ambientales y antrópicos que actúan como limitantes (ej. sombreadamiento) (Ferreyra et al., 1998; Frangi, 2005; Lencinas et al., 2017). Sin embargo, algunas de ellas están ampliamente distribuidas y adaptadas a variados ambientes, siendo posible encontrarlas tanto en los bosques como en los ambientes abiertos (ej. *Phleum alpinum*; Moore, 1983). Esto es más notorio en Tierra del Fuego dada la baja biodiversidad general existente en casi todos los taxa (ej. plantas, aves, mamíferos) (Deferrari et al., 2001; Lencinas et al., 2008b; Peri et al., 2016a), lo cual es determinado principalmente por las características climáticas extremas (Ferreyra et al., 1998), la corta duración de la estación de crecimiento (Roig et al., 2002) y la relación con el estrato arbóreo (Martínez Pastur 2011a; Mestre et al., 2017). Por otra parte, los predios fiscales (ej. provinciales) y privados (ej. estancias) de Tierra del Fuego, y en general de toda Patagonia, son de gran extensión, por lo que incluyen diversos ecosistemas boscosos y no boscosos naturales y antrópicos, algunos entremezclados, de distinto potencial de aprovechamiento e historia en una única unidad discreta de manejo (ej. potreros, rodales) (Gusinde, 1951; Gea-Izquierdo et al., 2004; Martínez Pastur et al., 2016b). A diferencia de otras provincias de Argentina, donde el tamaño promedio de un predio no supera 500 ha, como en la de Buenos Aires, en Tierra del Fuego las estancias suelen abarcar superficies entre 5000 a 10 000 ha, mientras que un potrero para ganadería o un parche de bosque pueden abarcar superficies mayores

a 1000 ha. Otro aspecto notable de las estancias de Tierra del Fuego es que, pese a haber recibido por poco más de cien años de intervención antrópica (Gusinde, 1951; Orquera et al., 2012), vinculadas a la ganadería y aprovechamiento forestal (ej. en el sector centro y norte de la isla) (Martínez Pastur et al., 2013a; Peri et al., 2016a), algo que en cualquier otra provincia del país habría ocasionado una transformación total de los ecosistemas, han seguido funcionando como sistemas productivos con una mezcla de ambientes poco afectados por la acción humana (“prístinos”) (Haene et al., 2011; Gamondès Moyano et al., 2016; Martínez Pastur et al., 2016b). Sin embargo, en términos actuales de conservación y manejo sustentable de los recursos naturales, las características de las comunidades vegetales deberían ser consideradas con más detalle en la planificación del uso y la conservación del paisaje.

En Tierra del Fuego, la planificación del manejo forestal de los bosques productivos de *N. pumilio* no incluye a todos los ambientes boscosos y no boscosos que conforman el paisaje donde estos se insertan, aun cuando los mismos pueden ser directa o indirectamente disturbados durante y posteriormente al aprovechamiento (ej. en la construcción de caminos, con la dispersión de especies invasoras) (Martínez Pastur et al., 2013a). El paisaje, como se muestra en la Figura 3.1A (corresponde a la Estancia Los Cerros), puede estar ocupado en una alta proporción de bosque, pero existe una importante superficie ocupada por ambientes abiertos (se tiene un 78% de bosques y un 22% de ambientes abiertos). A su vez, dentro del bosque, no todo es productivo; en este caso, a partir de la categorización del paisaje, es posible dilucidar que la mitad del bosque es de producción y la otra mitad no lo es en términos de manejo forestal. Y, se pueden subdividir aún más, por ejemplo, en bosques de *N. antarctica*, *N. pumilio*, turberas, etc. (Figura 3.1B). Las diferencias en biodiversidad entre los bosques productivos *N. pumilio* y sus ambientes asociados, incluyendo bosques de protección por elevada pendiente, bosques de *N. antarctica*, bordes entre bosques y pastizales, humedales boscosos y orillas de arroyos dentro del bosque, ha sido evaluada respecto de plantas vasculares del sotobosque (Lencinas et al., 2008b), insectos (Lencinas et al., 2008c; 2017a) y aves (Lencinas et al., 2005). Sin embargo, estos estudios fueron realizados en un solo predio, y sin analizar los ensambles propios de los ambientes no boscosos.

Los gestores y administradores de los recursos forestales usualmente minimizan los impactos de las prácticas de manejo forestal sobre la conservación de la biodiversidad argumentando que las especies que habitan los bosques productivos también lo hacen en otros ambientes boscosos no productivos, en sus ambientes asociados, y/o en otros ambientes no boscosos cercanos. Sin embargo, se desconoce en detalle cuán semejante o diferente es la biodiversidad de esos ensambles entre sí. Además, en los predios donde se realiza aprovechamiento forestal, ya sean fiscales o privados, también pueden y suelen realizarse otras actividades económicas (ej. ganadería, explotación minera de turba o hidrocarburos, turismo y recreación) que generan sus propios impactos directos e indirectos, actuales y futuros, los que tampoco se consideran

en la planificación del manejo forestal (como si esas otras actividades no se realizaran ni fueran a realizarse en los mismos predios).

Las preguntas que surgen de estas observaciones son: (i) ¿En qué medida los ensambles de plantas vasculares del sotobosque de los bosques productivos, que podrían ser afectados por el manejo forestal, se asemejan a los que ocurren en otros ecosistemas o ambientes no afectados por el mismo?; (ii) ¿Existen ensambles de plantas vasculares que ocurren exclusivamente fuera de los bosques productivos, los cuales podrían ser directa o indirectamente afectados por el manejo forestal (o por otras actividades económicas) aun cuando no se incluyan esos ambientes en la planificación?; y (iii) ¿Existen diferencias en estos aspectos entre zonas geográficas? En este capítulo se intenta responder a estos interrogantes analizando los ensambles de especies de plantas vasculares en distintas zonas geográficas (norte, este y sur), comparando los mismos entre los ecosistemas boscosos y no boscosos existentes en cada zona geográfica.

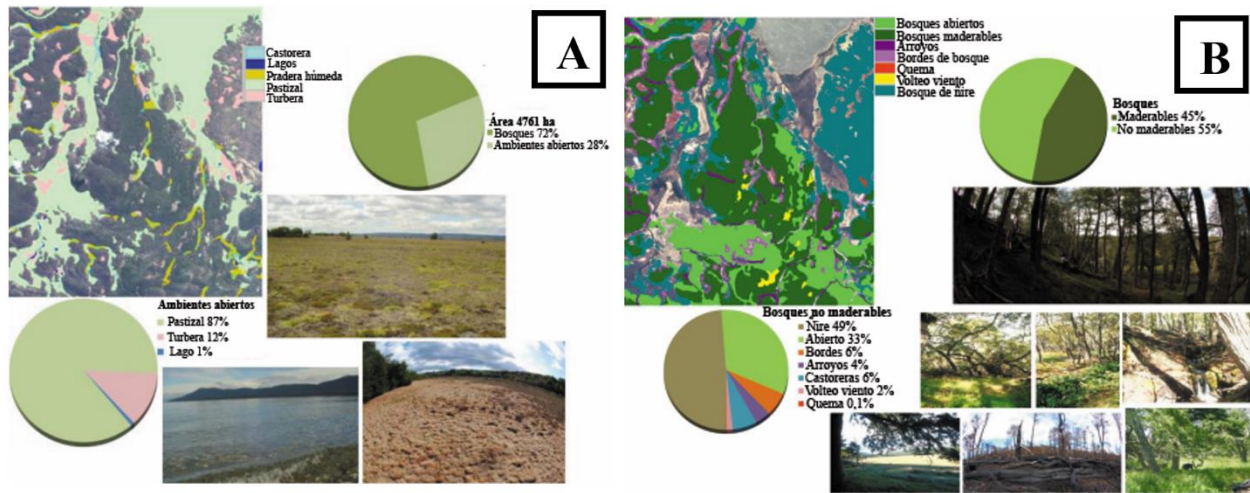


Figura 3.1. Retención a escala predial: (A) coberturas y usos terrestres y tipos de disturbios; (B) subdivisión de las coberturas por tipo de ambiente. Fuente: Martínez Pastur et al., 2013a

Materiales y métodos

Área de estudio

El área de estudio comprendió seis tipos de ecosistemas (bosques de *N. antarctica*, *N. pumilio*, *N. betuloides*, arbustales, pastizales y turbales), en el norte, este y sur de Tierra del Fuego (Figura 3.2). Los bosques estudiados de *Nothofagus* se caracterizaron por ser maduros monoespecíficos, los arbustales compuestos por *Mulguraea tridens* (mata negra) y/o *Berberis buxifolia* (calafate), los pastizales dominados por vegetación graminífera como *Festuca*, *Poa*, o *Calamagrostis* entre otras especies, y las turberas mayormente dominadas por *Sphagnum magellanicum*.

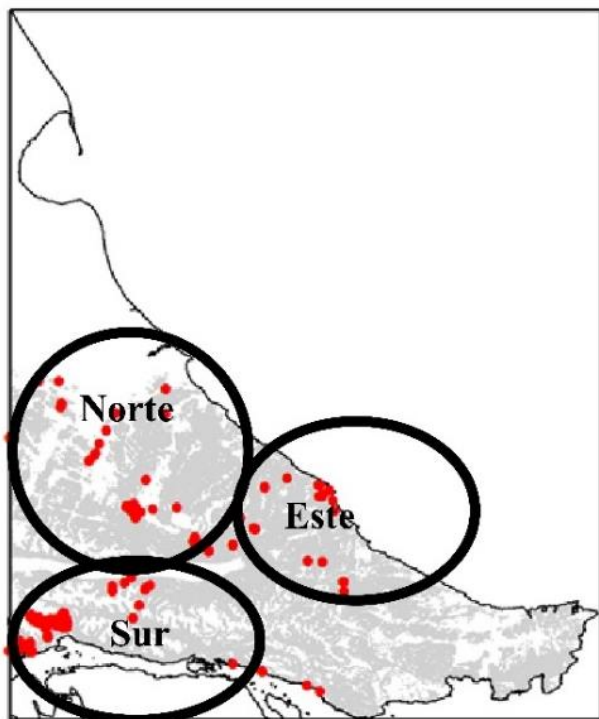


Figura 3.2. Zonas norte, este y sur (círculos negros) de seis tipos de ecosistemas (bosques estudiados de *Nothofagus*, arbustales, pastizales y turbales) en Tierra del Fuego. Puntos rojos representan puntos de muestreo.

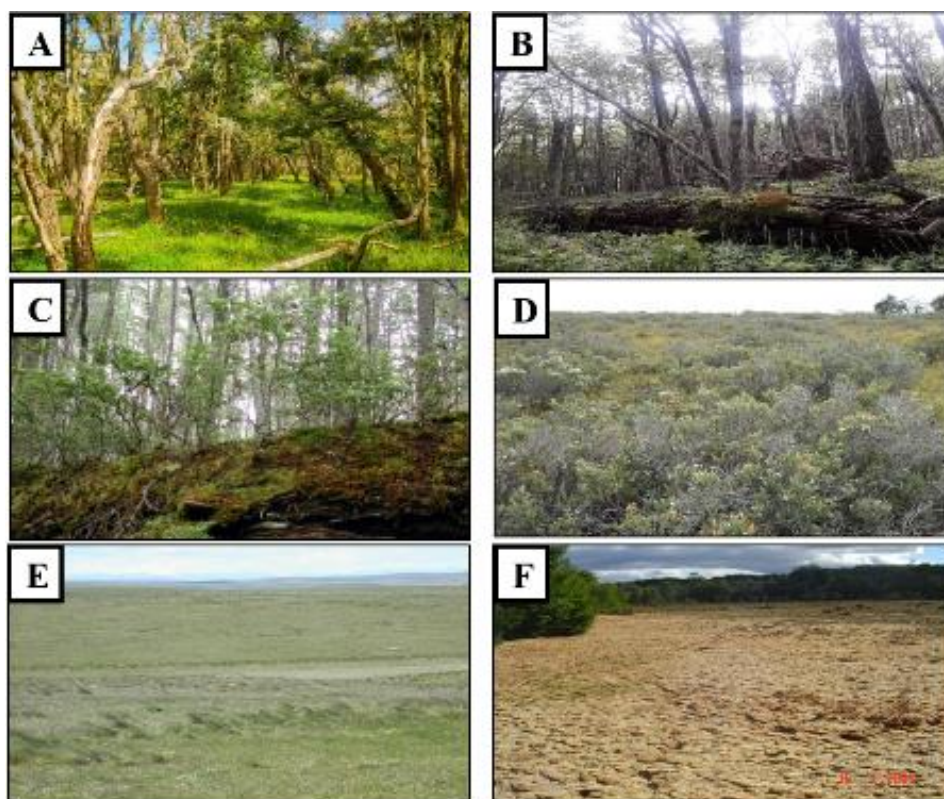


Figura 3.3. Ecosistemas estudiados: bosques de *N. antarctica* (A), bosques de *N. pumilio* (B), bosques de *N. betuloides* (C), arbustales (D), pastizales (E) y turberas (F).

Diseño experimental

Se utilizaron 535 censos vegetacionales abarcando distintas zonas geográficas de Tierra del Fuego (255 parcelas en la zona norte, 41 en la este, y 239 en la sur), discriminando seis tipos de ecosistemas (Figura 3.3): bosques de *N. antarctica*, *N. pumilio*, *N. betuloides*, arbustales, pastizales y turbales (Tabla 3.1).

Tabla 3.1. Parcelas empleadas por tipo de ecosistema y zona geográfica.

Tipo de ecosistema	Cantidad de parcelas			
	Norte	Este	Sur	Total
Bosques <i>N. antarctica</i>	61	17	12	90
Bosques <i>N. pumilio</i>	131	13	96	240
Bosques <i>N. betuloides</i>			64	64
Arbustales	7	1	21	29
Pastizales	45	9	34	88
Turbales	11	1	12	24

Estas parcelas incluyeron diferentes muestreos realizados en el marco de la Red PEBAMPA, donde se midió la riqueza y cobertura de las especies en cuadrantes de 20 m × 50 m (1000 m²) (Peri et al., 2016a). Todos los cuadrantes se evaluaron al menos una vez durante el período de floración (primavera-verano) para una identificación precisa de las plantas. A partir de ello, se obtuvo la riqueza de plantas superiores, y la cobertura por especie de plantas superiores, briófitas, además de residuos leñosos, suelo desnudo y árboles en pie, analizándose el porcentaje de la cobertura de especies vegetales relativizadas al 100% en todos los casos, y la frecuencia de ocurrencia (%) en el sotobosque. La cobertura de cada especie se estimó usando una escala de Braun-Blanquet (1979) modificada. La clasificación taxonómica de las plantas siguió la bibliografía de Moore (1983) y Correa (1969-1998). Para más detalles ver Peri et al. (2016).

Análisis de datos

Se calculó la riqueza específica total y promedio por parcela, y la cobertura vegetal, siguiendo a Lencinas et al. (2008a). Los resultados de riqueza y cobertura de especies (plantas vasculares y helechos) se analizaron mediante métodos multivariados (escalamiento multidimensional no métrico o NMS), evaluando diferencias estadísticas mediante el procedimiento de permutación multi-respuesta (MRPP), y especies asociadas mediante Análisis de Especies Indicadoras (ISA). Los detalles de estos análisis son los mismos ya presentados en el Capítulo II (macro-escala).

Resultados

Los resultados de ordenamiento del NMS indicaron que para las tres zonas geográficas (norte, este, sur) los ensambles de los ecosistemas terrestres consideradas son distintos, básicamente entre los ambientes abiertos y los bosques (Figura 3.4). La ubicación de los bosques de *N. pumilio* (NP) entre *N. betuloides* (NB) y *N. antarctica* (NA), así como de pastizales (PA) junto a turbales (TU), resaltó la similitud entre ambientes con fisonomía similar. Sin embargo, los bosques de *N. antarctica* se asemejaron a la formación de pradera. Los turbales fueron el ambiente que más se diferenció de la formación de bosque. En el norte, los bosques de *N. pumilio* presentaron ensambles más agregados que otros ecosistemas (Figura 3.4A), ej. con respecto a *N. antarctica*, que están más entremezclados con los ambientes abiertos, mientras que en la zona este, los ensambles de los ecosistemas son relativamente similares entre sí (tienen una composición bastante similar), siendo más evidente en los ambientes de bosque que en los abiertos (Figura 3.4B). En la zona sur, Figura 3.4C, en los que se incluyen los bosques de *N. betuloides*, los ensambles de especies fueron más semejantes entre bosques caducifolios (NP y NA) y ecosistemas abiertos (PA y TU) y semi-abiertos (arbustales = AR) que entre los bosques siempreverde (NB) y cualquiera de los otros ecosistemas estudiados.

El MRPP arrojó que entre los distintos tipos de ecosistemas y entre las zonas geográficas existen diferencias significativas ($p < 0,001$) (Tabla 3.2), con excepción entre los turbales y arbustales en la zona norte. El tamaño del efecto de A en las comparaciones a nivel general indicó que los tratamientos eran distintos composicionalmente ($A = 0,106$ el norte; $A = 0,185$ en el este; $A = 0,096$ en el sur). Sin embargo, en las comparaciones entre ecosistemas, el pequeño tamaño del efecto de A derivado de MRPP en distintas comparaciones entre ambientes abiertos y semi-abiertos (ej. $A = 0,009$ entre TU y AR en la zona Norte) o de bosque (ej. $A = 0,009$ entre NA y NP en la zona Sur) sugirió una amplia gama de variación en la composición de las comunidades del sotobosque dentro de ecosistemas estudiados. Además, los valores más altos de A considerando las zonas geográficas fueron observadas en el este, y considerando los tipos de ecosistemas se observó que A fue generalmente mayor en las distintas comparaciones de a pares con los pastizales (PA), principalmente las comparaciones con los bosques (ej. en el este NP vs. PA). A su vez, en los grupos donde se presentó mayor homogeneidad (A cerca de 0) también estaban los ambientes abiertos, principalmente pastizales (ej. en el norte PA vs. TU, y en el sur NA vs. PA), sugiriendo variaciones sustanciales de composición dentro de cada combinación.

Figura 3.4. Ordenamientos del ensamble de especies plantas para tipos de ecosistemas (NA = *N. antarctica*, NP = *N. pumilio*, NB = *N. betuloides*, PA = pastizales, TU = turberas, AR = arbustales) considerando tres zonas geográficas: (A) norte, (B) este y (C) sur.

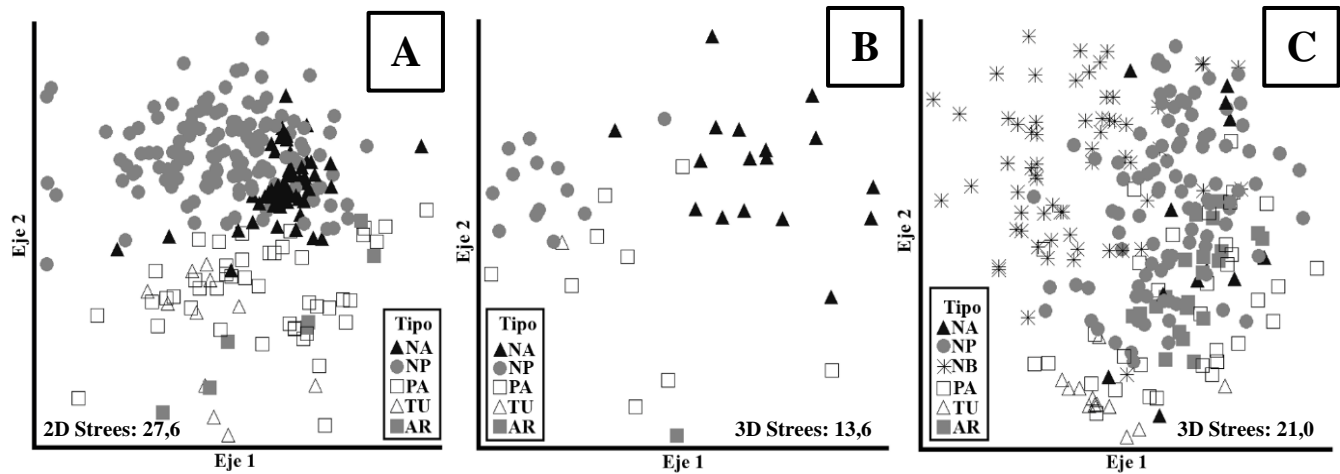


Tabla 3.2. Resultados del procedimiento de permutación multi-respuesta (MRPP) para tipos de ecosistemas (NA = *N. antarctica*, NP = *N. pumilio*, NB = *N. betuloides*, PA = pastizales, TU = turberas, AR = arbustales) considerando tres zonas geográficas (norte, este y sur).

Zona	Comparación de grupo	<i>T</i>	<i>A</i>	<i>P</i>	Significancia
Norte	General	-60,314	0,106	<0,001	**
	NA vs. NP	-45,511	0,058	<0,001	**
	NA vs. PA	-42,984	0,103	<0,001	**
	NA vs. TU	-24,373	0,090	<0,001	**
	NA vs. AR	-16,543	0,063	<0,001	**
	NP vs. PA	-51,755	0,066	<0,001	**
	NP vs. TU	-21,113	0,036	<0,001	**
	NP vs. AR	-12,746	0,023	<0,001	**
	PA vs. TU	-1,450	0,024	0,087	NS
	PA vs. AR	-2,813	0,014	0,017	*
	TU vs. AR	-2,019	0,009	0,044	*
Este	General	-17,586	0,185	<0,001	**
	NA vs. NP	-15,082	0,167	<0,001	**
	NA vs. PA	-8,612	0,092	<0,001	**
	NP vs. PA	-10,837	0,179	<0,001	**

Tabla 3.2 (continuación).

Zona	Comparación de grupo	<i>T</i>	<i>A</i>	<i>P</i>	Significancia
Sur	General	-52,693	0,096	<0,001	**
	NA vs. NP	-4,913	0,009	<0,001	**
	NA vs. NB	-10,704	0,038	<0,001	**
	NA vs. PA	-4,201	0,017	0,002	**
	NA vs. TU	-7,379	0,080	<0,001	**
	NA vs. AR	-5,217	0,034	<0,001	**
	NP vs. NB	-39,448	0,054	<0,001	**
	NP vs. PA	-20,693	0,029	<0,001	**
	NP vs. TU	-19,459	0,037	<0,001	**
	NP vs. AR	-30,268	0,054	<0,001	**
	NB vs. PA	-27,833	0,068	<0,001	**
	NB vs. TU	-18,466	0,067	<0,001	**
	NB vs. AR	-31,047	0,109	<0,001	**
	PA vs. TU	-9,518	0,048	<0,001	**
	PA vs. AR	-14,674	0,059	<0,001	**
	TU vs. AR	-15,348	0,142	<0,001	**

T es el estadístico de MRPP. *A* es la concordancia dentro del grupo corregido por azar. *P* es la probabilidad asociada con *T*. NS diferencias no significativas; * diferencias significativas ($p < 0,05$); ** diferencias altamente significativas ($p < 0,01$).

Del total de plantas vasculares analizadas ($n = 202$), el análisis de superposición indicó, por zona geográfica, que es mayor el porcentaje de exclusivas (55%) que las comunes (45%), donde se destacan las zonas sur (37%) y norte (18%) (Figura. 3.5). Considerando los tipos de ecosistemas (Tabla 3.3), los bosques de pastizales presentan el mayor porcentaje de especies exclusivas (27%), seguido por los bosques de *Nothofagus antarctica* (18%). Entre ecosistemas, el análisis mostró que entre el bosque de *N. antarctica* y los pastizales existe un alto porcentaje de especies comunes (7%). El 24% de las especies se solapan entre todos los ecosistemas tuvo un 24% de especies. Las plantas más frecuentes (Anexo 2) fueron *Osmorhiza depauperata*, *Poa pratensis*, *Taraxacum officinale*, *Phleum alpinum*, *Festuca magellanica* y *Acaena magellanica* (40-56% frecuencia de ocurrencia).

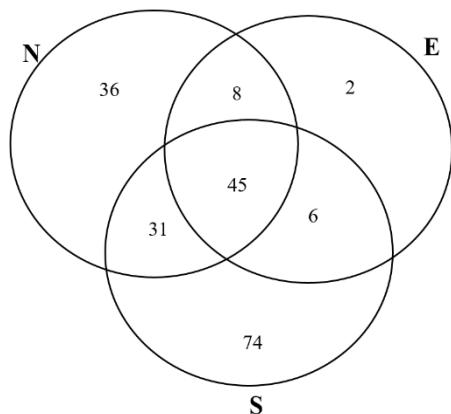


Figura 3.5. Solapamiento de especies exclusivas y compartidas en zonas geográficas (N = norte, E = este, S = sur).

Tabla 3.3. Solapamiento de especies exclusivas y compartidas en zonas geográficas entre tipos de ecosistemas (NA = *N. antarctica*, NP = *N. pumilio*, NB = *N. betuloides*, PA = pastizales, TU = turbales, AR = arbustales).

Ecosistema	Número de especies
<i>Exclusivas</i>	
NA	36
NP	3
NB	3
PA	55
TU	1
AR	4
<i>Comunes</i>	
NA-NP	1
NA-NB	2
NP-NB	2
NA-AR	1
NA-TU	3
NA-PA	16
NP-AR	4
NP-TU	8
NP-PA	6
NB-AR	3
NB-TU	2
NB-PA	3
TU-PA	2
TU-AR	1
AR-PA	2
<i>Comunes todos</i>	48
Total	202

Hubo una especie indicadora para cada uno de los tipos de ecosistemas a nivel general (considerándolas todas en conjunto), donde los árboles de las especies de *Nothofagus* fueron indicadoras de las coberturas boscosas que representan (ej. *N. pumilio* fue indicadora de NP y *N. betuloides* de NB) con excepción de *N. antarctica*, pues la especie indicadora de este tipo bosque a nivel general fue el arbusto *Cotula scariosa* (IndVal = 55,1, $p < 0,001$) (Tabla 3.4).

Considerando las zonas geográficas, en el norte NA presentó la mayor cantidad de especies indicadoras (3 especies), seguidos por los bosques de NP (1 especie, *N. pumilio*) y AR (1 especie, *C. diffusum*), pero en el primer caso (en NA) la especie indicadora tampoco fue arbórea *N. antarctica*, sino los arbustos *C. scariosa*, *Galium fuegianum* y *Schizeilema ranunculus*. En la zona geográfica del este se concentró la mayor

cantidad de especies indicadoras de todo el análisis, principalmente en las coberturas de NP (9 especies) y NA (7 especies), seguidas por PA (4 especies). A este nivel de análisis se destaca, entre otras cosas, la ausencia de *N. antarctica* como especie indicadora de la cobertura NA y la ausencia de especies indicadoras en las coberturas de TU y AR. En la zona sur se presentó la menor cantidad de especies indicadoras (en total 5), donde las coberturas de NB y TU presentaron 2 especies indicadoras cada una (*N. betuloides* y *R. geoides* indicadoras de NB, y *Empetrum rubrum* y *Tetroncium magellanicum* de TU) y AR presentó 1 especie (*C. diffusum*). En el sur, NA y NP no presentaron especies indicadoras. Este análisis mostró además que solo una especie exótica es indicadora, la ampliamente distribuida *T. officinale*, indicadora de las coberturas NA en la zona este. En ninguna otra zona se presentó una especie exótica como indicadora.

Tabla 3.4. Análisis de especies indicadoras (IndVal y probabilidad) para comparaciones entre tipos de ecosistemas (NA = *N. antarctica*, NP = *N. pumilio*, NB = *N. betuloides*, PA = pastizales, TU = turbales, AR = arbustales) de acuerdo con su zona geográfica (norte, este, sur).

Nivel de análisis		Especie	Tipos de ecosistemas				
			NA	NP	NB	PA	TU
General		<i>Chiliotrichum diffusum</i>					70,9 (<0,001)
		<i>Cotula scariosa</i>	55,1 (<0,001)				
		<i>Nothofagus betuloides</i>			86,1 (<0,001)		
		<i>Nothofagus pumilio</i>		57,3 (<0,001)			
		<i>Pernettya pumila</i>				51,6 (<0,001)	
Por zona	Norte	<i>Chiliotrichum diffusum</i>					55,8 (<0,001)
		<i>Cotula scariosa</i>	68,8 (<0,001)				
		<i>Galium fuegianum</i>	51,9 (<0,001)				
		<i>Nothofagus pumilio</i>		80,5 (<0,001)			
		<i>Schizeilema ranunculus</i>	58,7 (<0,001)				
	Este	<i>Achillea millefolium</i>		81,8 (<0,001)			
		<i>Alopecurus magellanicus</i>				77,8 (<0,001)	
		<i>Berberis buxifolia</i>	60,0 (0,001)				
		<i>Blechnum penna-marina</i>	50,9 (0,009)				
		<i>Carex curta</i>				66,7 (<0,001)	
		<i>Cotula scariosa</i>	71,4 (<0,001)				
		<i>Deschampsia flexuosa</i>				53,5 (0,004)	
		<i>Dysopsis glechomoides</i>		61,5 (<0,001)			
		<i>Galium aparine</i>	88,2 (<0,001)				
		<i>Macrachaenium gracile</i>		53,8 (0,001)			
		<i>Nothofagus pumilio</i>		92,3 (<0,001)			
		<i>Osmorhiza chilensis</i>	64,3 (<0,001)				
		<i>Osmorhiza depauperata</i>		67,9 (<0,001)			
		<i>Pernettya pumila</i>				50,4 (0,001)	
		<i>Rubus geoides</i>		69,2 (<0,001)			
		<i>Senecio acanthifolius</i>		53,8 (0,001)			

Tabla 3.4 (continuación).

Nivel de análisis	Especie	Tipos de ecosistemas					
		NA	NP	NB	PA	TU	AR
Este	<i>Taraxacum officinale</i>	65,9 (0,001)					
	<i>Trisetum spicatum</i>	62,0 (0,007)					
	<i>Uncinia lechleriana</i>		82,8 (<0,001)				
	<i>Viola magellanica</i>		52,0 (0,001)				
Sur	<i>Chiliotrichum diffusum</i>						66,0 (<0,001)
	<i>Empetrum rubrum</i>					59,7 (<0,001)	
	<i>Nothofagus betuloides</i>			83,0 (<0,001)			
	<i>Tetroncium magellanicum</i>					56,9 (<0,001)	
	<i>Rubus geoides</i>			50,2 (0,002)			

Discusión

Los resultados indican que existen diferencias entre el ensamble de especies de plantas entre los distintos tipos de ecosistemas analizados considerando cada una de las zonas geográficas (norte, este y sur) (Tabla 3.1). Sin embargo, no solo las localizaciones determinan los ensambles de plantas, sino también las propiedades intrínsecas de los ecosistemas forestales y ecosistemas abiertos asociados. Por ejemplo, es interesante que en el sur existe una marcada separación entre el bosque de *N. betuloides*, los bosques caducifolios de *N. pumilio* y *N. antarctica* y los ecosistemas abiertos (ej. turbales y pastizales), pero en los bosques de *N. antarctica* se presentó una especie indicadora que no corresponde al propio árbol. Esto podría deberse a la escasa regeneración de individuos encontrada en algunos de estos bosques, donde hubo parcelas en lugares con escasa regeneración, o porque a escala regional la configuración espacial semi-abierta predominante en ellos y la presencia de rodales con individuos en envejecimiento o desmoronamiento crean escenarios que favorecen significativamente a las especies del sotobosque por sobre el árbol, donde la especie *Cotula scariosa* (de bajo requerimiento hídrico) se destaca. Esto resalta la importancia ecológica de reconocer a los bosques de *Nothofagus* más allá de la dominancia estructural de los árboles.

Coincidiendo con Lencinas et al. (2008c, 2011, 2014, 2015, 2017a), los bosques productivos tienen una biodiversidad que es única, para lo cual si se quieren conservar todas las especies es necesario llevar a cabo acciones a una escala aún menor, pues no toda la biodiversidad que está representada en el bosque productivo estaría protegida en otros ecosistemas asociados. Estudios en otros bosques templados (Francia) han documentado que las densidades de microhábitats en bosques no manejados podrían explicar estas diferencias de biodiversidad con los bosques manejados y otros ecosistemas (Vuidot et al., 2011). También se han encontrado particularidades entre los ensambles de plantas en ecosistemas forestales y asociados de Francia (ecosistemas de tierras bajas y de montaña), develándose, además, cambios latitudinales y altitudinales en la distribución del ensamble de especies explicado por el cambio climático (Bertrand et al., 2011). Este patrón, relacionado también con factores climáticos a escala regional (ej. temperatura y la precipitación), se ha documentado recientemente para ensambles de plantas en los bosques del este de los Estados Unidos (Fei et al., 2017). De manera que el mantenimiento de la integridad de los ecosistemas forestales y ambientes asociados debe ser un componente esencial de las estrategias proactivas de los ecosistemas globales y regionales, junto con los esfuerzos actuales apuntados a detener la deforestación y promover la reforestación (Watson et al., 2018). Otros estudios han demostrado que distintas zonas a escala regional no deben considerarse islas o hábitats naturales, ya que los factores de la matriz influyen en los ecosistemas (Lindenmayer et al., 2011; Mendenhall et al., 2014).

En otras palabras, por más que se destine un 50% de superficie terrestre en protección no es suficiente para proteger toda la biodiversidad del otro 50%. En este contexto, un ejemplo importante de gestión de los

ecosistemas es el marco que distingue entre la separación (land-sparing, en inglés) y a integración (land-sharing, en inglés) de los sistemas de producción con conservación de la naturaleza (Phalan et al., 2011). En un escenario de separación, la tierra en un paisaje se divide en algunas áreas enfocadas en producir intensamente productos agropecuarios, y otras se dedican exclusivamente a mantener la biodiversidad y los servicios del ecosistema (ej. mantener y proteger áreas de especial interés), mientras que el escenario de integración del territorio se encuentra bajo una producción de menor intensidad (ej. aprovechamiento forestal o uso ganadero). La mayor superficie de tierra en producción compensa su menor rendimiento, y la disminución en la intensidad permite conservar la biodiversidad en todo el paisaje (Phalan et al., 2011; Gabriel et al., 2013). Sin embargo, se producen compensaciones entre los diferentes objetivos de gestión (ej. aprovechamiento forestal vs. conservación) y los diferentes servicios ecosistémicos que el paisaje ofrece a la sociedad (Martínez Pastur et al., 2017a; Peri et al., 2017a). Por ello, en Tierra del Fuego, para cualquier estrategia o política nacional o provincial que busque alcanzar un equilibrio entre conservación y producción (ej. programas de sustentabilidad y competitividad forestal) es imperativo dividir los ambientes a una escala menor (ej. bosque, pastizal, lagos, turbera, castoreras, etc.) y analizar la distribución de plantas contenidas en ellos, además de reconocer el contexto particular de los sistemas socio-ecológicos de la provincia, tanto en terreno fiscal como privado, y probar en primera instancia que la estrategia empleada garantiza la integridad de los ambientes forestales (ej. la biodiversidad que estos ambientes alberga) y de producción, pero primero hay que demostrarlo. Se puede encontrar más sobre esta discusión en el Capítulo V.

Entonces, ¿estas diferencias son suficientes para dirigir estrategias de conservación que apunten a conservar distintos ambientes? A priori parecería que sí, pues las especies que existen en la cobertura terrestre de *N. antarctica* protege solo una pequeña parte de la biodiversidad que tiene la de *N. pumilio*, y los ambientes abiertos son prácticamente distintos. Esto se repite tanto en el norte como en la zona este de la isla, pero en la zona sur un comportamiento completamente diferente. Además, la mayoría de especies indicadoras tuvieron preferencia por la cobertura terrestre de *N. antarctica*, principalmente en la zona este. Sin embargo, también hubo muchas otras en *N. pumilio* y demás coberturas terrestres a lo largo de Tierra del Fuego que indican preferencias por determinados tipos ambientes y geografía (algunas de ellas exóticas). Entonces, ¿Este tipo de diagnóstico simple no debería ser elemental en la gestión de áreas productivas y diseño de reservas? Claramente sí, pues bosques no están completamente representados en los ambientes abiertos y viceversa. De modo que, para mantener todos los ensambles de biodiversidad se debe proteger una porción de cada ambiente en cada zona geográfica.

Con base en los ordenamientos, la biodiversidad de los bosques productivos, por ejemplo, los de *N. pumilio*, podría estar más afectada en la zona este de la isla, pues aquí se presentaron ensambles menos semejantes entre los ecosistemas considerados en comparación con las otras zonas geográficas. Además de un mayor número de especies indicadoras de los ecosistemas estudiados (Tabla 3.2). En este sentido,

ecosistemas cercanos a *N. pumilio* (ej. turbales y pastizales y otros bosques) podrían verse más afectados en el este que en las otras zonas geográficas (Figura 3.4). En concordancia con estudios previos de Lencinas et al. (2008a, 2011), esto se debe a la configuración espacial y características particulares de los ecosistemas estudiados (ej. bosques de *N. antarctica* en los bordes con los turbales y pastizales). Por ejemplo, zonas de ecotono entre dos tipos de ambientes (ej. entre bosque de *N. antarctica* y turbales) que puede tener características particulares de lo que puede ser un ecosistema puro (ej. bosque de *N. antarctica*, *N. pumilio* o *N. betuloides* puro; o el pastizal o el turbal puro); o las márgenes de los arroyos que pueden tener sus particularidades en los distintos ecosistemas (Lencinas et al., 2008a, 2017a). Entonces, en una fisionomía dominante de bosque o de pradera pueden encontrarse distintos ensambles, pero muchos de ellos pueden ser semejantes por características ambientales (ej. especies generalistas) (Lencinas et al., 2008b), como en ambientes donde exista disponibilidad de agua (borde de arroyos) o ambientes de borde (ej. ecotonos), y otros con ensambles particulares únicos.

Conclusiones particulares

A partir de los resultados obtenidos, se podría aceptar la hipótesis planteada en este capítulo (Hipótesis 2) y afirmar que en Tierra del Fuego los tipos ecosistemas tienen sus particularidades (ej. cada ecosistema presenta ensambles particulares), guardando cada uno ensambles de especies características, donde se presentan en distintas localizaciones geográficas mosaicos de ensambles semejantes en distintos ambientes naturales. Estas conclusiones se suman a las del Capítulo II ya que las diferencias son visibles en distintas zonas de la isla. De esta manera, para alcanzar un equilibrio entre la producción y conservar plenamente la biodiversidad de los distintos ambientes de Tierra del Fuego, y en general de Patagonia Sur, es imperativo considerar la estructura de los ensambles de todos los ecosistemas (bosques y pastizales), por lo que son necesarias acciones de conservación y manejo aún a una menor escala (ej. escala de paisaje, que se abordan en los Capítulos IV y V).

CAPÍTULO IV

ANÁLISIS A MESO-ESCALA. CASO DE ESTUDIO (I): LA DIVERSIDAD Y EL ENSAMBLE DE ESPECIES DE PLANTAS EN UN PAISAJE CON BAJO IMPACTO ANTRÓPICO

Introducción

Las decisiones efectivas de manejo para la conservación de la biodiversidad son esenciales para mantener el bienestar humano y los procesos de los ambientes naturales (Rands et al., 2010), principalmente considerando los escenarios futuros de cambio climático (Hole et al., 2009). Como parte de la protección de la biodiversidad y mitigación del cambio climático, los esfuerzos en la ciencia de la conservación deben considerar la organización de la biodiversidad a nivel de paisaje para diseñar redes robustas de áreas protegidas o la comprensión de los procesos que mantienen grupos de especies en los ambientes naturales (Socolar et al., 2016). En este sentido, estrategias ligadas a la conservación de la naturaleza pueden desarrollarse utilizando enfoques de escala múltiple (ej. mediciones de diversidad α , β y γ), así como estudios que mejoran la comprensión de las respuestas de los conjuntos de especies a los gradientes ambientales, pues los valores de biodiversidad pueden variar significativamente en el paisaje para un mismo tipo de ecosistema (ej. bosques de *Nothofagus*) (Martínez Pastur et al., 2016c, 2017a).

Una atención más reciente se ha centrado en estas mediciones de biodiversidad en diferentes niveles espaciales para analizar los impulsores del cambio en la riqueza y el ensamble de especies, e informar a la opinión pública (ej. gestores y tomadores de decisiones) para desarrollar mejores políticas de conservación global y del uso de la tierra. El proyecto PREDICTS (Proyectando respuestas de diversidad ecológica en sistemas terrestres cambiantes), que es una gran base de datos de biodiversidad, es un buen ejemplo de cómo se pueden usar estas mediciones (ej. diversidad α , β y γ) para comprender mejor cómo la naturaleza o los impactos humanos se relacionan con la influencia del uso de la tierra sobre los ensambles de especies a múltiples escalas; que en efecto puede afectar negativamente el funcionamiento de los ambientes (ej. bosques con y sin aprovechamiento o uso ganadero) y la sostenibilidad de las sociedades humanas (Newbold et al., 2016; Hudson et al., 2017). Otro ejemplo es la Red PEBANPA, donde indicadores biológicos y ambientales de parcelas permanentes y semi-permanentes brindan orientación a los investigadores científicos y tomadores de decisiones sobre ecología, conservación biológica y gestión sostenible de la tierra a diferentes escalas espaciales (Peri et al., 2016a).

En este contexto, este capítulo tiene como propósito evaluar los impulsores ambientales (ej. gradientes ambientales) que determinan las diferencias en la diversidad y el ensamble de especies de plantas del sotobosque, a meso-escala, en un sistema aislado con bajo impacto antrópico, como la Isla de los Estados en el Océano Atlántico Sur (Argentina), para mejorar la comprensión sobre los factores que influyen en la coexistencia de las especies (objetivo específico 3). Asimismo, se busca responder las siguientes preguntas: (i) ¿La riqueza y el ensamble de plantas cambia con el tipo de ambiente y con los gradientes altitudinales y longitudinales? y (ii) ¿Es posible identificar áreas con mayor valor de conservación entre los distintos tipos de ambientes y características geográficas (fiordos) dentro de isla empleando índices de diversidad con un enfoque a escala múltiple? El presente capítulo corresponde un estudio de caso (Figura 1.12).

Materiales y métodos

Área de estudio

El estudio se realizó en la Reserva Natural Silvestre Isla de los Estados (Administración de Parques Nacionales), ubicada al este del archipiélago de Tierra del Fuego (54°38' a 54°54' SL, 64°45' a 63°47' OL (Figura 4.1). Se eligió esta área de estudio para minimizar la influencia del impacto humano, debido a que es una gran isla aislada en el Océano Atlántico Sur. Esta isla presenta características únicas de conservación, que ofrece una gran variedad de entornos naturales de oeste a este con fiordos de montaña (característicos de la geografía del archipiélago fueguino). Estos ambientes de montaña incluyen pendientes abruptas con un gradiente altitudinal desde el nivel del mar hasta el *tree-line*. Esto permite evaluar respuestas ecológicas en distancias cortas (Körner, 2007). La isla cubre aproximadamente 520 km² de paisaje de montaña, con una altitud máxima de 800 m.s.n.m. (Ponce y Fernández, 2014). Los fiordos y bahías conforman las costas (Dudley y Crow, 1983), y los ambientes protegidos de tierras bajas están colonizados por bosques siempreverdes de *N. betuloides*, mientras que las áreas abiertas están compuestas por pastizales o praderas magallánicas (Moore, 1983). El principal tipo de suelo es el inceptisol (Cruzate y Panigatti, 2007), siendo extremadamente húmedo en las altitudes bajas e intermedias, mientras que en las cumbres de las montañas están formadas casi en su totalidad por rocosas y suelo desnudo. El clima es predominantemente subpolar (Kottek et al., 2006), donde la temperatura media mensual varía entre 8.3°C (verano) y 3.3°C (invierno), la precipitación media anual alcanzada a 1450 mm.año⁻¹ con fuertes vientos frecuentes de 95-140 km.h⁻¹ (Dudley y Crow, 1983), y los fuertes vientos llegan de 95-140 km.h⁻¹.

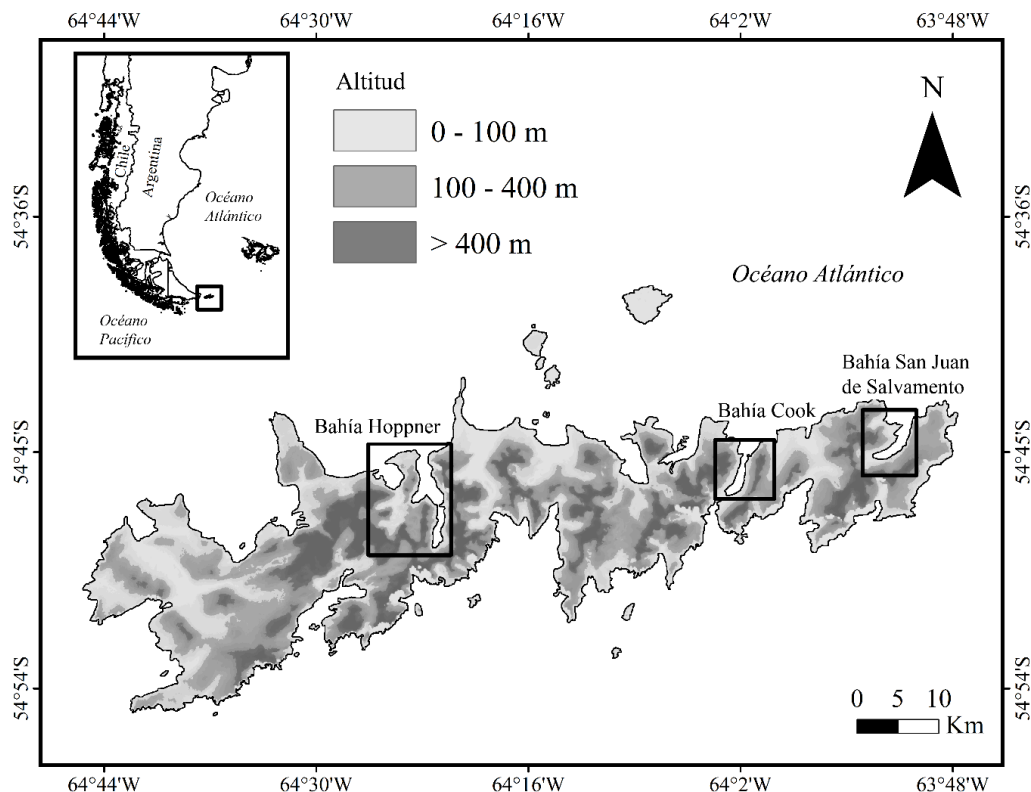


Figura 4.1. Área de estudio en Isla de los Estados: Bahía Hoppner (fiordo del oeste), Bahía Cook (fiordo del centro) y Bahía San Juan de Salvamento (fiordo del este). La escala de grises representa la altitud (m.s.n.m.).

Diseño experimental

La recolección de datos se realizó durante noviembre de 2014 en 3 fiordos que se extienden de oeste a este: (i) Bahía Port Hoppner (fiordo del oeste), Bahía Port Cook (fiordo del centro) y Bahía Port San Juan de Salvamento (fiordo este) (Figura 4.2).

Los fiordos fueron elegidos por su accesibilidad, y debido a que eran las zonas geográficas más típicas con paisajes de montaña en la isla (Körner et al., 2011). Los paisajes en cada fiordo se clasificaron de acuerdo con el tipo de cobertura vegetal (forestal y pastizal) y la altitud en tierras bajas (0-100 m.s.n.m.) y en tierras altas (300-400 m.s.n.m.), dando como resultado cuatro tipos de ambientes (Figura 4.3): pastizales a baja altitud (P-B), pastizales a alta altitud (P-A), bosques de *N. betuloides* a baja altitud (NB-B) y bosques de *N. betuloides* a alta altitud (NB-A). Definimos estos umbrales altitudinales basados en Barrera et al. (2000) y Kreps et al. (2012).



Figura 4.2. Fiordos estudiados: (A) Bahía Port Hoppner (fiordo del oeste), (B) Bahía Port Cook (fiordo del centro) y (C) Bahía Port San Juan de Salvamento (fiordo del este).

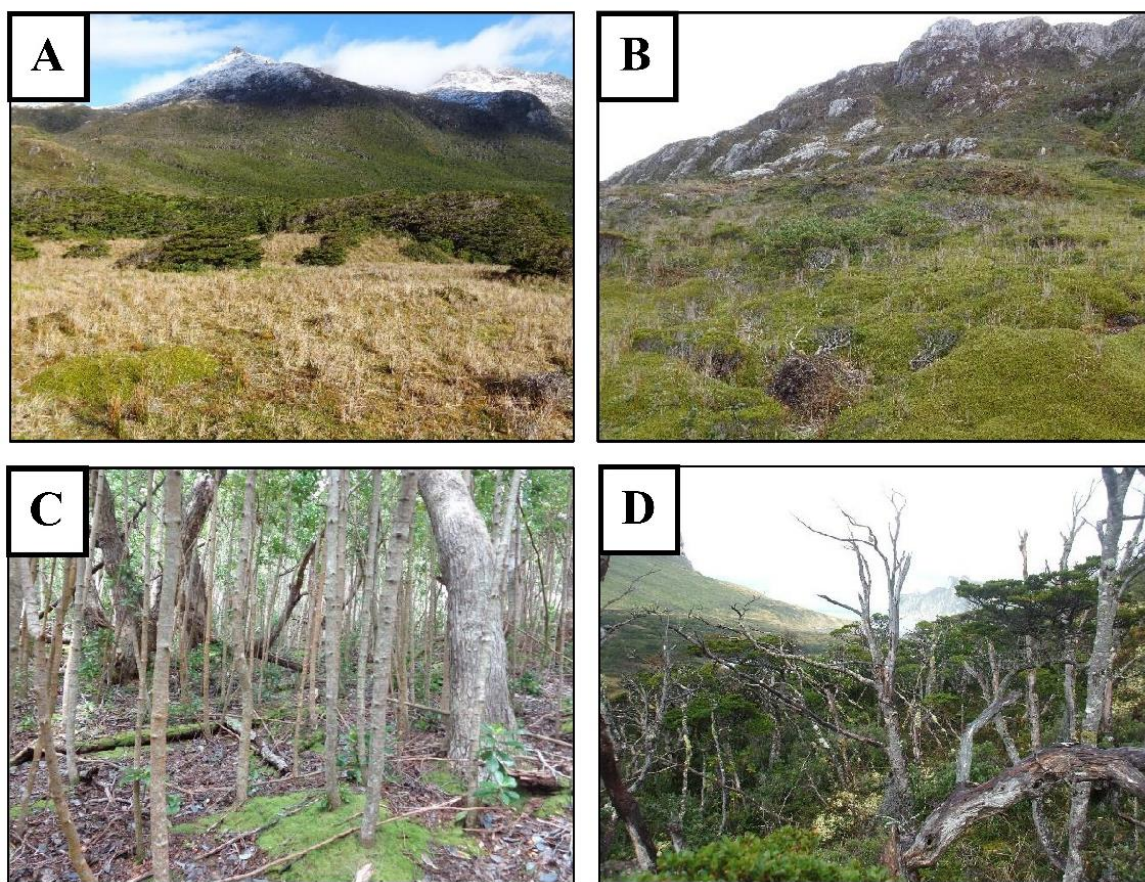


Figura 4.3. Ambientes estudiados: (A) P-B = pastizales a baja altitud, (B) P-A = pastizales a alta altitud, (C) NB-B = bosques de *N. betuloides* a baja altitud y (D) NB-A = bosques de *N. betuloides* a alta altitud.

Se seleccionaron un total de 60 áreas de muestreo (3 fiordos x 2 tipos de ambientes x 2 altitudes x 5 réplicas) de acuerdo con su homogeneidad, accesibilidad y tamaño (parches de hasta 5 ha cada uno). Cada área se estableció al menos 500 m una de la otra. En el centro de cada parche, se estableció un punto de muestreo donde se midió la vegetación y la estructura forestal. El censo de vegetación, considerando plantas

vasculares (dicotiledóneas, monocotiledóneas, helechos), se determinó por especie en 1 ha en cada parcela, siguiendo la taxonomía propuesta por Moore (1983), mientras que las plantas no vasculares (briófitas) se consideraron como un grupo diferente. Se definieron las formas de crecimiento de las plantas con base en su morfología visible siguiendo a Dale et al. (2002) y Faber-Langendoen et al. (2014), como árbol (ARB), arbusto (AR), hierba postradas (HP), hierbas erectas (HE), gramínea cespitosa (GC), gramínea rizomatosa (GR) y helechos (H), en el caso de las no vasculares como briófitas (B). Tanto la cobertura de vegetación vascular como no vascular se estimó utilizando una escala de Braun-Blanquet modificada (Clark, 1986; Lencinas et al., 2011). Además, también se estimó la cobertura de suelo desnudo (CD), el suelo rocoso (SR) y residuos leñosos (RL).

La estructura forestal se caracterizó por dos métodos diferentes: en NB-B el método de muestreo de puntual (Bitterlich, 1984) utilizando un Criterion RD-1000 (Laser Technology, EE.UU.) con una BAF (factor de área basal entre 6 y 9) fue empleado, mientras que en NB-A se utilizaron parcelas fijas de 200 m² (transectas de 50 x 4 m) debido a la presencia de árboles *krummholz*. Se identificó cada especie de árbol, y el diámetro normal a la altura del pecho (DAP) se midió con una forcípula. Además, se midió la altura dominante (AD) usando un Trupulse 360 (Laser Technology, EE. UU.). Con estos datos, se calculó el área basal (AB), la densidad arbórea (DEN) y el índice de homogeneidad (IH) como la relación entre AB total de la parcela y AB de *N. betuloides*, debido a que es la principal especie representativa de los bosques de la isla. Los especímenes de herbario se depositaron en el Laboratorio de Recursos Agroforestales (CADIC-CONICET) en la ciudad de Ushuaia.

Análisis de datos

La representatividad florística de los muestreos se determinó utilizando curvas de acumulación de especies con el software EstimateS 9.0 (Colwell et al., 2012) (Figura 4.4 A, B), mientras que la frecuencia de ocurrencia de cada especie (número total de parcelas de muestreo en las que ocurrió una especie) considerando los tipos de ambientes y los fiordos permitieron determinar la importancia y la variación de cada especie a nivel de tratamiento (P-B, P-A, NB-B, NB-A) y zona geográfica (oeste, centro y este). La cobertura total del sotobosque y clasificada por sus formas de crecimiento (ARB, AR, HP, HE, GC, GR, H), así como la cobertura del suelo (CD, SR, RL), se examinaron mediante análisis de varianza (ANDEVA) multifactoriales considerando los tipos de ambientes (P-B, P-A, NB-B, NB-A) y los fiordos (oeste, centro, este) como factores principales. La estructura forestal (AD, AB, DEN, DAP, IH) se analizó con ANDEVA multifactoriales considerando los ambientes forestales (NB-B, NB-A) y los fiordos (oeste, centro, este) como factores principales. Para algunos análisis, las formas de crecimiento se agruparon para una mejor interpretación de los datos de la siguiente manera: hierbas postradas y erectas (HPE), gramíneas cespitosas

y rizomatosas (GCR), helechos y briófitas (HB). En todos los casos, se usaron los métodos de Shapiro-Wilk y Levene para probar la normalidad y la homogeneidad, respectivamente. Cuando no se cumplieron los supuestos, las variables de respuesta se transformaron logarítmicamente para normalizar sus distribuciones, pero se muestran los datos promedio no transformados. Finalmente, utilizamos la prueba post hoc de Tukey ($p < 0,05$) para separar los valores significativos medios.

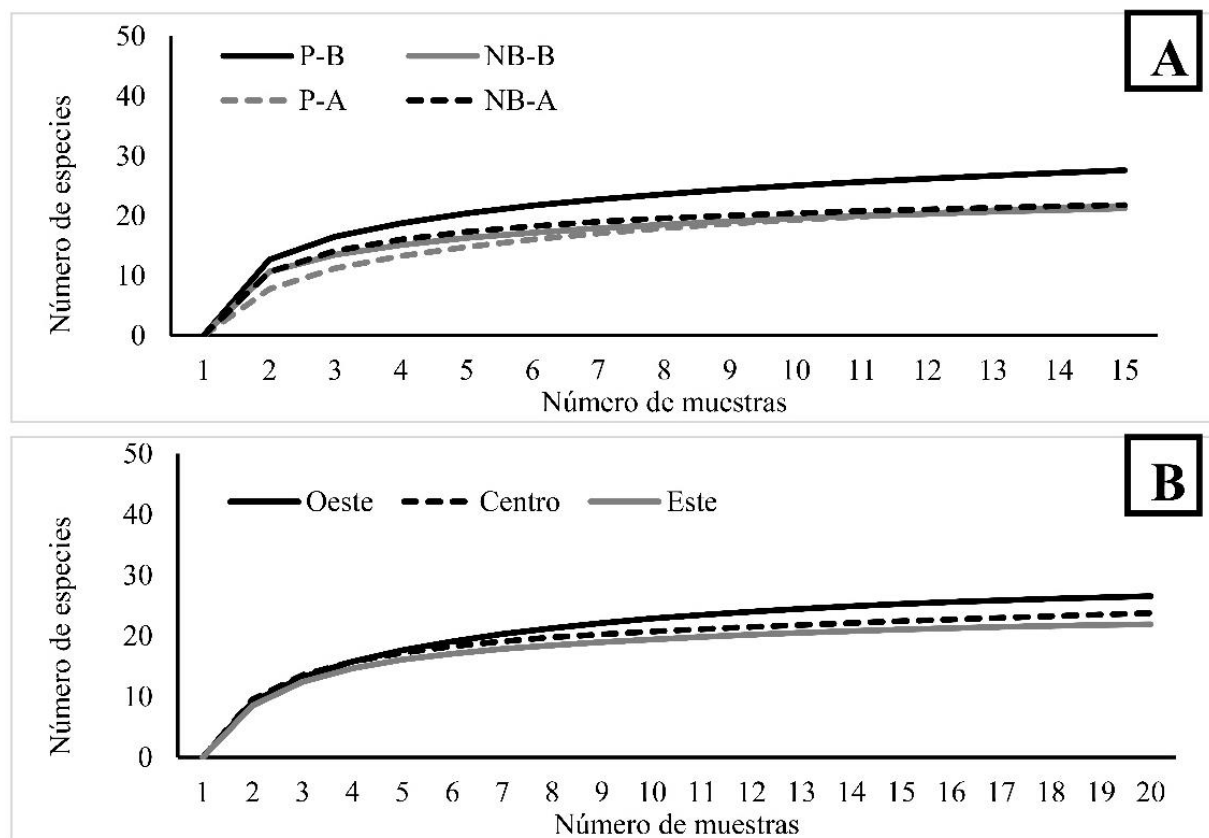


Figura 4.4. Curvas de acumulación de especies para (A) tipos de ambientes descritos en la Figura 4.3 y (B) fiordos estudiados.

Se realizaron análisis multivariados con base en la cobertura de las especies vegetales para analizar los tipos de ambientes (P-B, P-A, NB-B, NB-A) y fiordos (este, centro, este): (i) se realizaron análisis de conglomerados utilizando el método de vinculación de Ward con medición de distancia euclidiana para unir el ensamble plantas a los gradientes estudiados, y (ii) se realizaron análisis de correspondencia sin tendencia (DCA) para evaluar la heterogeneidad en la composición de las especies. Para los análisis multivariados, las matrices de cobertura de especies se usaron de acuerdo con los pasos necesarios de cada uno de los análisis (ej. el orden de las filas y columnas de las matrices). En el caso de los conglomerados, se crearon dos matrices por separado para los tipos de ambientes y fiordos, mientras que para el DCA se utilizó una única matriz principal de especies y dos matrices secundarias (ambientes y fiordos). Para DCA, primero

probamos los datos para decidir qué método de ordenamiento debe usarse (lineal o unimodal), donde la longitud del gradiente obtenido fue mayor a cuatro desviaciones estándar (SD), indicando la conveniencia del método unimodal (ter Braak y Šmilauer, 2015). También se eligió DCA debido a que proporciona análisis simultáneos de unidades de especies y muestras (Hill y Gauch, 1980), lo que permite el examen de las interrelaciones ecológicas entre ellos en un análisis de un solo paso (Ludwig y Reynolds, 1988). Los análisis se basaron en la matriz de cobertura relativa de la especie sin reducción del peso para las especies raras y con el reajuste del eje (Hill, 1979). Las diferencias estadísticas entre los tipos de ambientes y los fiordos (grupos de muestra) se probaron utilizando el procedimiento de permutación multi-respuesta (MRPP) con las medidas de distancia de Sorensen (Bray-Curtis) (Peck, 2010). Todos los análisis estadísticos se realizaron usando PC-Ord (McCune y Mefford, 1999).

Finalmente, los tipos de ambientes y los fiordos se caracterizaron a través de su diversidad alfa (α), beta (β) y gamma (γ), para comprender los conjuntos de plantas del sotobosque tanto a nivel local como paisajístico. Se consideró que α caracteriza cada tratamiento en cada área estudiada, β cuantifica el grado de diferenciación de los tratamientos a lo largo de los gradientes ambientales estudiados, y γ resulta del grado de diferenciación entre α y β (Whittaker, 1972). Medimos la diversidad con base en: (i) la riqueza específica (número de especies, S) y (ii) la contribución de la especie (índice de dominancia de Simpson, SDI) (Moreno, 2001). Para mediciones de diversidad basadas en S : (i) α se calculó como la media de la riqueza de especies registrada en las parcelas de cada tipo de ambiente o fiordo; (ii) β se estimó como $\sum_j q_j (S_T - S_j)$, donde q_j es el peso proporcional de cada tratamiento j (asignando un peso del 25% a cada tipo de ambiente y un peso de 33.3% a cada fiordo), S_T es el número total de especies relevadas en todas las parcelas de cada tratamiento, y S_j es el número de especies registradas en el tratamiento j ; y (iii) γ se calculó como $\tilde{\alpha} + \beta$. Para mediciones de diversidad basadas en SDI: (i) α se calculó como $SD = 1 - \lambda$, siendo $\lambda = \sum p_i^2$, con p_i como la abundancia proporcional de i especies; (ii) β se calculó como $\sum_j q_j \lambda_j - \sum_i P_i^2$, y (iii) γ se calculó como $\alpha + \beta$.

Resultados

La altura dominante, el área basal y el DAP variaron significativamente con la altitud, disminuyendo en magnitud cuando la altitud aumenta (Tabla 4.1). El área basal y el DAP también presentaron diferencias significativas entre los fiordos, donde las tendencias de ambos valores aumentaron de oeste a este. La densidad de árboles y el índice de homogeneidad no presentaron diferencias significativas ni en la altitud ni en los fiordos. Las interacciones entre factores solo fueron significativas para el área basal ($p = 0,031$) debido a que en todos los fiordos los bosques en altitudes más bajas (NB-B) tenían valores similares, pero los bosques en altitudes más altas (NB-A) eran diferencias significativas solo en el este (Figura 4.5).

Toda la flora registrada fue nativa, incluyendo 22 dicotiledóneas (3 árboles, 9 arbustos, 8 hierbas postradas, 2 hierbas erectas), 8 monocotiledóneas (2 hierbas postradas, 1 hierba erecta, 2 gramíneas cespitosas, 3 gramíneas rizomatosas) y 5 helechos (Anexo 3). Las plantas más frecuentes para todo el muestreo incluyen dos árboles (*N. betuloides* y *D. winteri*), dos arbustos (*C. diffusum* y *Pernettya mucronata*) y una hierba postrada (*Luzuriaga marginata*). Las curvas de acumulación de especies mostraron que los muestreos fueron suficientes para capturar la mayor parte de la riqueza de los tipos de ambientes y fiordos estudiados, que fue mayor en P-B y en el fiordo oeste (Figura 4.4A y 4.4B).

Tabla 4.1. Análisis de varianza (ANDEVA) doble para la estructura forestal considerando la altura dominante (AD), área basal (AB), densidad arbórea (DEN), diámetro normal a la altura del pecho (DAP), y el índice de homogeneidad (IH) del bosque de *N. betuloides*, donde el tipo de ambiente forestal (A) y los fiordos (B) fueron los factores principales, y A x B sus interacciones.

Factores	AD	AB	DEN	DAP	IH
A: Ambiente forestal					
NB-B	9,1 b	57,7 b	3912,8	23,7 b	0,6
NB-A	3,5 a	41,5 a	3783,7	11,3 a	0,8
<i>F</i>	76,21	19,00	0,01	78,75	3,37
<i>P</i>	<0,001	<0,001	0,906	<0,001	0,078
B: Fiordo					
Oeste	6,2	38,4 a	4094,1	16,2 a	0,6
Centro	5,9	53,6 b	3031,9	15,3 a	0,7
Este	6,9	56,8 b	4418,8	21,1 b	0,8
<i>F</i>	0,86	9,79	0,57	4,78	2,27
<i>P</i>	0,434	<0,001	0,570	0,017	0,122
Interacción: A x B					
<i>F</i>	3,35	3,98	0,62	0,90	0,70
<i>P</i>	0,050	0,031	0,545	0,419	0,506

F = prueba de Fisher, *p* = nivel de significancia. Las letras indican diferencias significativas (Tukey $p < 0,05$). NB-B = bosques de *N. betuloides* a baja altitud, NB-A = bosques de *N. betuloides* a alta altitud.

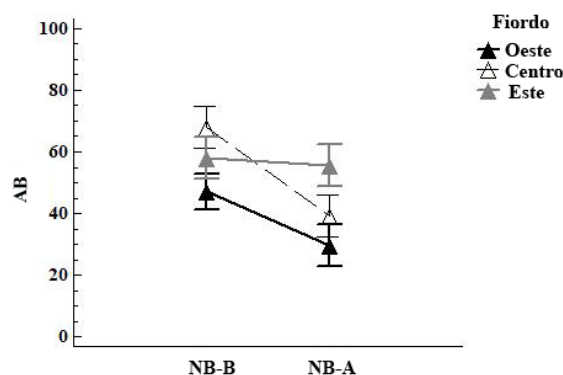


Figura 4.5. Interacciones del ANDEVA para el área basal (AB) entre los ambientes forestales de la Tabla 4.1. Las barras de error son prueba de Tukey a $p < 0,05$.

Las variables de la cobertura vegetal y del suelo fueron significativamente entre los tipos de ambientes (Tabla 4.2). En los bosques bajos (NB-B) los datos presentaron 7,0% de suelo desnudo debido a un mayor cierre del dosel y, en las altitudes más altas, los datos de pastizales (P-A) presentaron mayor presencia de afloramientos rocosos (10,1%) y 1,0% de suelo desnudo debido a la exposición al viento y las limitaciones climáticas para el desarrollo total de la vegetación. Como era de esperar, los residuos leñosos fueron más altos dentro de los bosques (4,0%) que en los ambientes abiertos. Las interacciones entre el tipo de ambiente \times fiordo fueron significativas para el suelo desnudo ($p = 0,023$) debido a que los bosques en las altitudes más bajas tenían valores significativamente más altos en los fiordos este y oeste (Figura 4.6). Para el suelo rocoso ($p = 0,003$), la interacción se produjo debido a que los ambientes abiertos en las altitudes más altas presentaron valores significativamente más altos en el este que los otros tratamientos. No se detectaron interacciones para residuos leñosos.

Tabla 4.2. Análisis de varianza (ANDEVA) doble para la cobertura del suelo (%) (CD = cobertura de suelo desnudo, SR = suelo rocoso y RL = residuos leñosos) y cobertura de plantas (%) clasificadas según sus formas de crecimiento (ARB = árbol, AR = arbusto, HPE = hierbas postradas y erectas, GCR = gramíneas cespitosas y rizomatosas, HB = helechos y briófitas, y TOTAL = vegetal total), donde el tipo de ambiente (A) y los fiordos (B) fueron los factores principales, y A \times B sus interacciones.

Factores	CD	SR	RL	ARB	AR	HPE	GCR	HB	TOTAL
A: Ambientes									
P-B	0,0 a	1,4 a	0,0 a	16,6 ab	20,0 a	21,2	26,9 c	13,8 a	98,5 b
NB-B	6,7 c	0,7 a	4,5 b	9,7 a	35,1 b	11,7	0,1 a	31,3 b	88,1 a
P-A	1,1 ab	10,1 b	0,2 a	23,3 b	10,7 a	20,2	19,1 bc	15,4 a	88,6 a
NB-A	0,0 a	0,1 a	3,9 b	11,2 a	52,1 c	7,8	6,3 ab	18,7 a	96,1 ab
<i>F</i>	3,81	9,18	14,22	3,92	20,44	2,97	12,98	7,63	4,67
<i>P</i>	0,015	<0,001	<0,001	0,014	<0,001	0,040	<0,001	<0,001	0,006
B: Fiordo									
Oeste	0,1	2,4 ab	0,9 a	15,8 ab	26,8	12,8 ab	13,5	27,7 b	96,6 b
Centro	1,5	0,8 a	2,8 b	8,7 a	32,7	23,2 b	12,5	17,8 a	94,9 b
Este	4,3	6,0 b	2,7 ab	21,7 b	29,0	9,8 a	13,2	14,0 a	87,0 a
<i>F</i>	2,12	4,03	3,74	5,20	0,75	4,57	0,03	7,91	5,82
<i>P</i>	0,131	0,024	0,031	0,009	0,479	0,015	0,977	0,001	0,005
Interacción: A \times B									
<i>F</i>	2,72	3,94	1,64	3,30	3,58	3,14	1,54	1,81	2,31
<i>P</i>	0,023	0,003	0,156	0,008	0,005	0,011	0,186	0,115	0,048

F = prueba de Fisher, *p* = nivel de significancia. Las letras indican diferencias significativas (Tukey $p < 0,05$). P-B = pastizales a baja altitud, NB-B = bosques de *N. betuloides* a baja altitud, P-A = pastizales a alta altitud, NB-A = bosques de *N. betuloides* a alta altitud.

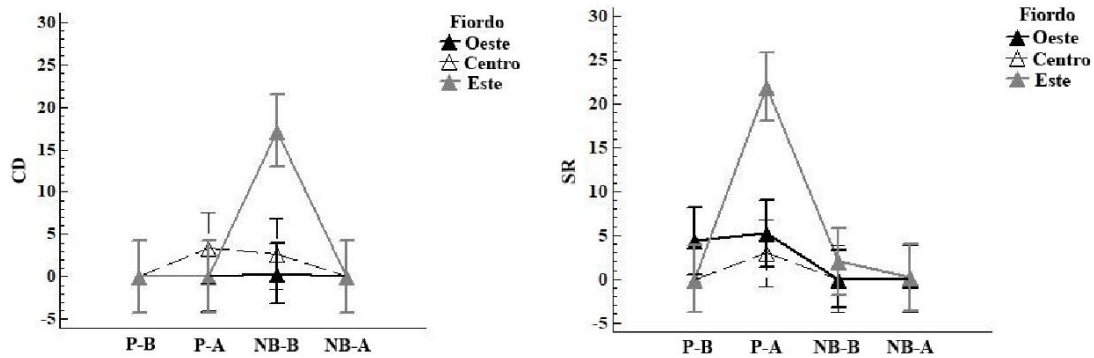


Figura 4.6. Interacciones del ANDEVA para la cobertura de desnudo suelo (CD) y suelo rocoso (SR) entre los ambientes terrestres P-B = pastizales a baja altitud, NB-B = bosques de *N. betuloides* a baja altitud, P-A = pastizales a alta altitud, NB-A = bosques de *N. betuloides* a alta altitud. Las barras de error son prueba de Tukey a $p < 0.05$.

La cobertura vegetal total varió con la altitud, siendo mayor en pastizales que en bosques a altitudes más bajas (P-B vs. NB-B) y por el contrario mayor en bosques que en pastizales en altitudes más altas (NB-A vs. P-A). Además, el ensamble de formas de crecimiento varió con el tipo de ambiente considerado. Como era de esperar, los pastos (19-27%) eran más altos en los pastizales, sin embargo, la regeneración de árboles también fue más alta aquí (17-23%), lo que muestra un avance potencial de los bosques en estos ambientes abiertos. Contrariamente a lo esperado, los arbustos fueron mayores en los bosques (35% en NB-B y 52% en NB-A) que en pastizales (11-20%). Los helechos fueron mayores en NB-B (31%) que en los otros ambientes (14-19%). Finalmente, las hierbas mostraron diferencias significativas ($p = 0.040$), pero la prueba post hoc no encontró diferencias entre los tratamientos (pastizales > bosques). La cobertura de plantas y suelo también cambió significativamente entre los fiordos para la mayoría de las variables estudiadas. El suelo rocoso fue mayor en el este, mientras que los residuos leñosos fueron más bajos en el oeste. En consecuencia, la vegetación total fue más baja en el este con un ensamble diferente de formas de crecimiento a través de los fiordos. La regeneración de los árboles fue mayor en el este, las hierbas fueron más grandes en el centro, y los helechos y las plantas inferiores fueron más grandes en el oeste. Las interacciones entre los factores fueron significativas para los árboles ($p = 0.008$) debido a sus valores más altos en los pastizales del fiordo oriental que en otros fiordos (Figura 4.7). Se observaron patrones similares de árboles en relación con la altitud en los bosques en altitudes más altas en el oeste. Por lo tanto, las diferencias no significativas entre los tipos de ambiente ocurrieron solo en el centro. Las interacciones en arbustos ($p = 0.005$) ocurrieron por valores significativamente más altos en el bosque a mayor altitud que en otro tipo de ambiente en el fiordo del centro. Para las hierbas ($p = 0.011$) la interacción se llevó a cabo debido a una cobertura significativamente más alta en pastizales de altitudes más bajas y más altas que en los ambientes forestales

en el fiordo del centro. Las interacciones en la cobertura total plantas ($p = 0,048$) ocurrieron debido a que los pastizales en baja y bosques en altas altitudes tuvieron valores significativamente más bajos en el fiordo del este que en los otros tratamientos. No se detectaron interacciones entre los residuos leñosos, los helechos y briófitas y las gramíneas rizomatosas.

Los análisis multivariados presentaron los mismos patrones que se describieron anteriormente (Figura 4.8 y Figura 4.9). Los análisis de conglomerados mostraron una mayor similitud entre pastizales de altitudes bajas y altas, así como también entre bosques de altitudes bajas y altas. Los fiordos mostraron un gradiente oeste-este, donde los fiordos del oeste y el centro estuvieron más estrechamente relacionados que el fiordo oriental. El DCA mostró un patrón similar con diferencias significativas (varianza total = 4,683, eje 1 con un autovalor de 0,732 y una longitud de gradiente de 5,440, y eje 2 con un valor propio de 0,388 y una longitud de gradiente de 2,890), donde los pastizales presentaron más similitudes entre los puntos de muestreo que los bosques.

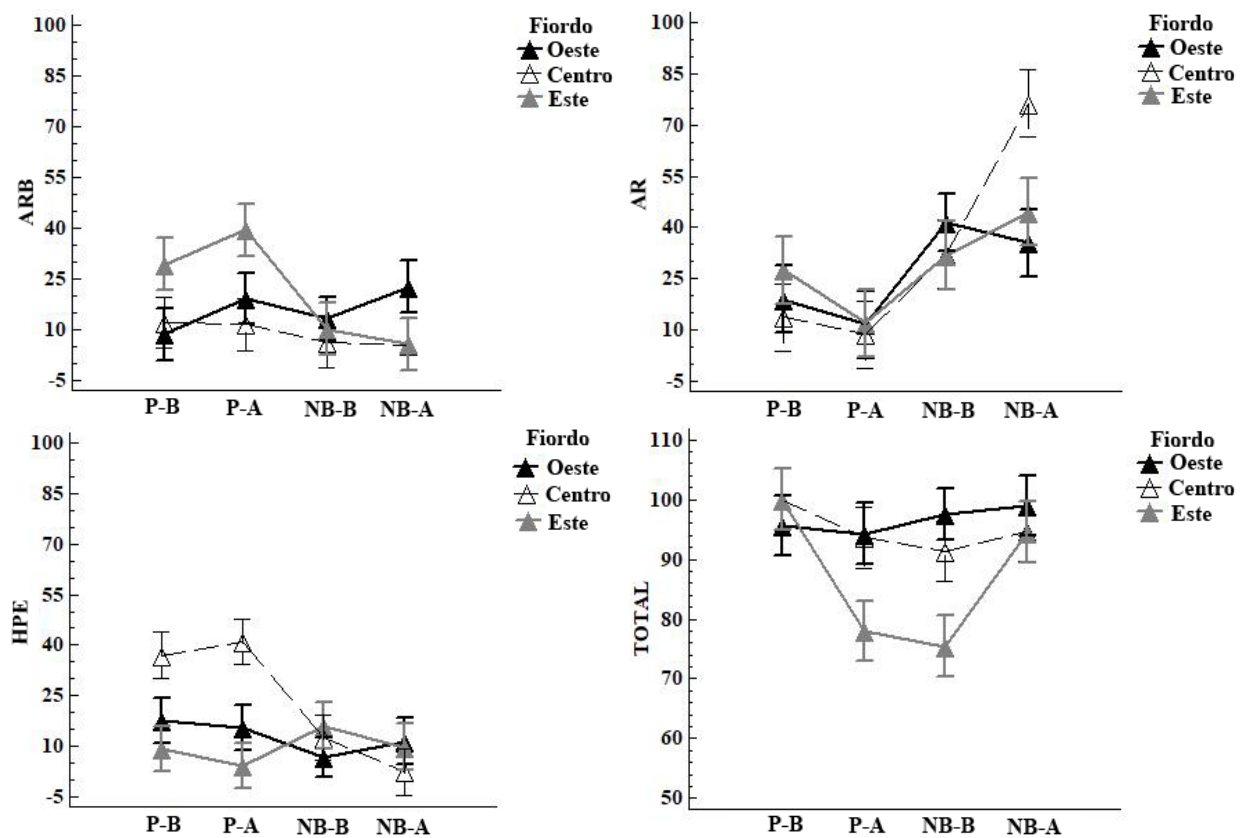


Figura 4.7. Interacciones del ANDEVA para las coberturas de árbol (ARB), arbusto (AR), hierbas postradas y erectas (HPE) y total entre los tipos de ambientes de la Tabla 4.2. Las barras de error son prueba de Tukey a $p < 0,05$.

El análisis de MRPP mostró diferencias significativas entre todos los grupos de ambientes definidos ($T = -21,260$, $A = 0,195$, $p < 0,001$). Las comparaciones por pares indicaron que todas las combinaciones de ambientes eran distintas: P-B vs. NB-B ($T = -16,442$, $A = 0,211$, $p = 0,000$); P-B vs. P-A ($T = -12,502$, $A = 0,157$, $p = 0,000$); P-B frente a NB-A ($T = -2,637$, $A = 0,034$, $p = 0,020$); NB-B frente a P-A ($T = -9,351$, $A = 0,095$, $p = 0,000$), NB-B frente a NB-A ($T = -15,262$, $A = 0,182$, $p = 0,000$); P-B vs. NB-A ($T = -11,691$, $A = 0,141$, $p = 0,000$). Los fiordos presentaron sus parcelas entremezcladas, sin embargo, algunas especies tienen su centroide en el DCA, lo que indica que su distribución está vinculada a una ubicación particular (Figura 4.8 A). El eje 1 de izquierda a derecha indica el gradiente de oeste a este, ej. (i) en el fiordo oeste: *Carpha alpina*, *Cortaderia pilosa*, *Drosera uniflora*, *Gaultheria antarctica*, *Grammitis magellanica*, *Maytenus disticha* y *R. geoides*; (ii) en el fiordo central: *Acaena pumila* y *Caltha dioneifolia*; y (iii) en el fiordo oriental: *Azorella lycopodioides* y *Festuca contracta*. El análisis de MRPP mostró diferencias significativas entre todos los fiordos ($T = -5,345$, $A = 0,037$, $p < 0,001$). Del mismo modo, MRPP confirmó diferencias estadísticas significativas entre todas las comparaciones por pares de fiordos: Oeste vs. Centro ($T = -2,290$, $A = 0,019$, $p = 0,033$); Oeste vs. Este ($T = -3,981$, $A = 0,027$, $p = 0,002$); Centro vs. Este ($T = -4,715$, $A = 0,038$, $p = 0,001$).

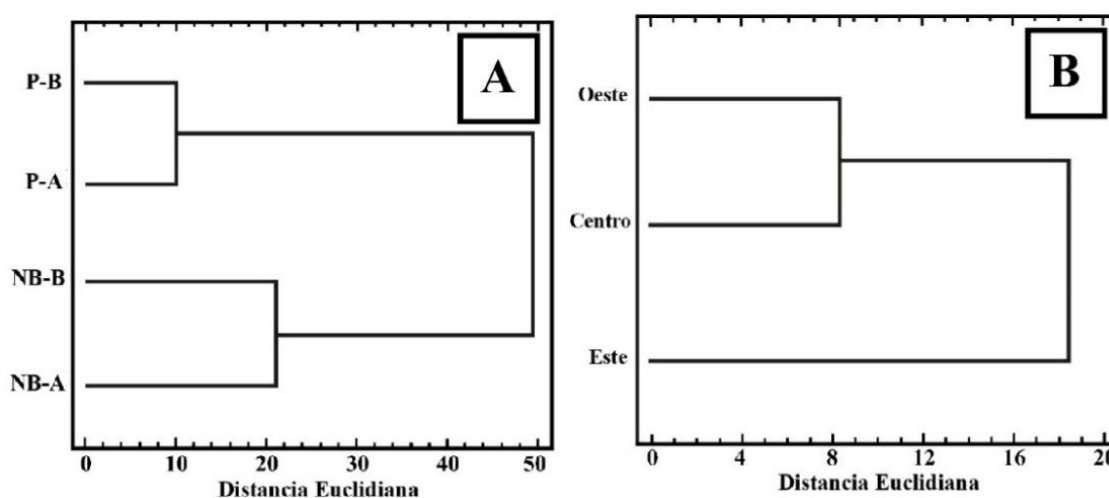


Figura 4.8. Análisis de conglomerados: (A) cobertura de especies de plantas (%) entre los tipos de ambientes descritos en la Figura 4.3 y (B) fiordos estudiados.

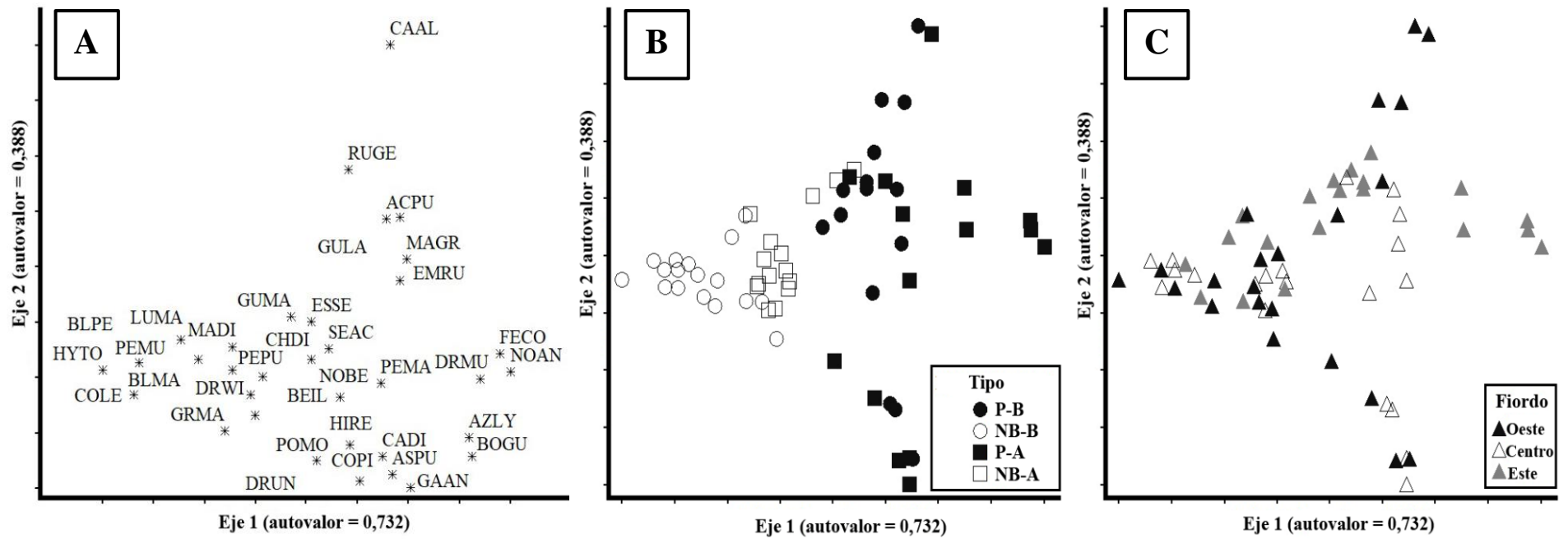


Figura 4.9. DCA comparando ensambles de especies de plantas con base en los puntajes de cada especie (A), y muestras en los tipos de ambientes descritos en la Figura 4.3 (B) y fiordos estudiados (C). Código de las especies se presenta en el Anexo 3.

La diversidad de especies de plantas γ para toda el área de estudio llegó a 37 especies (índice de 0,88 Simpson). Los pastizales en las altitudes más bajas mantienen la mayor riqueza (76% de las especies) y el bosque en las altitudes más bajas la riqueza más baja (49% de las especies), mientras que los fiordos disminuyen en diversidad de oeste a este (78% a 65% de las especies) para todos los ambientes estudiados (Tabla 4.3). La riqueza de especies de plantas β mostró que el 40% de las especies se compartieron para el estudio general, siendo mayor con los pastizales que con los bosques (6 vs. 10-12 especies).

Tabla 4.3. Diversidad de especies de plantas (α , β y γ) para los ambientes y fiordos. Los valores de diversidad se muestran como el número de especies, y el índice de Simpson (valores entre paréntesis) se calculó dentro de cada tipo de ambiente descritos en la Figura 4.3 a lo largo de los fiordos estudiados.

Diversidad	Tratamiento	n	Fiordo			Total
			Oeste	Centro	Este	
α	Ambiente					
	P-B	5	22 (0,84)	20 (0,87)	14 (0,84)	28 (0,88)
	NB-B	5	14 (0,87)	14 (0,81)	11 (0,83)	18 (0,86)
	P-A	5	14 (0,86)	15 (0,74)	12 (0,70)	22 (0,87)
	NB-A	5	18 (0,89)	13 (0,79)	16 (0,88)	22 (0,90)
β	Comparaciones por pares					
	P-B vs. NB-B	10	7 (0,05)	8 (0,06)	3 (0,06)	10 (0,05)
	P-B vs. NB-A	10	6 (0,04)	6 (0,07)	4 (0,03)	10 (0,03)
	P-B vs. P-A	10	5 (0,01)	3 (0,02)	7 (0,08)	10 (0,01)
	NB-B vs. NB-A	10	6 (0,01)	4 (0,07)	5 (0,03)	6 (0,01)
	NB-B vs. P-A	10	6 (0,04)	8 (0,11)	8 (0,11)	12 (0,05)
	NB-A vs. P-A	10	6 (0,03)	5 (0,10)	7 (0,08)	15 (0,04)
	General	20	12 (0,01)	11 (0,01)	11 (0,01)	15 (0,01)
γ	Número total de especies	60	29 (0,86)	26 (0,80)	24 (0,81)	37 (0,88)

Discusión

¿La riqueza y el ensamble de plantas cambia con el tipo de ambiente y con los gradientes altitudinales y longitudinales?

La estructura forestal del área de estudio correspondió a rodales nativos de bosques maduros sin manejo previo, donde *N. betuloides* fue la especie dominante. El análisis a escala múltiple evidencia que la estructura forestal varió con los gradientes altitudinales y longitudinales, afectando a las principales variables relacionadas con la estructura forestal. A nivel de ambiente (P-B, P-A, NB-B, NB-A), se encontró que la altura dominante, el área basal y el DAP variaron significativamente con la altitud, disminuyendo en magnitud cuando aumenta la altitud. En los fiordos (oeste, centro, este) la relación entre la estructura forestal

y los gradientes longitudinales produjo cambios significativos en el área basal y el DAP, donde las tendencias de ambas variables tienen un valor creciente de oeste a este. De manera similar, investigaciones recientes en Tierra del Fuego sugieren que estas diferencias de escala múltiple están asociadas con la altitud o zona de los rodales en el paisaje (Martínez Pastur et al., 2012a; Mestre et al., 2017), las cuales también pueden estar relacionados con el clima a macro-escala (Frangi et al., 2005; Lencinas et al., 2011).

Para los bosques templados, está bien descrito que la estructura forestal contribuye notablemente a la dinámica, la composición y la biodiversidad (Tilman, 1994; Frangi et al., 2005; Barbier et al., 2008; Martínez Pastur et al., 2013a). Trabajos previos en bosques templados del sur han mostrado cómo estas variables estructurales están relacionadas con la temperatura, la radiación y la humedad del suelo, factores críticos que afectan la dinámica de regeneración natural (Heinemann et al., 2000; Martínez Pastur et al., 2011a), la descomposición y ciclos naturales (Barrera et al., 2000), así como también la biodiversidad (Lencinas et al., 2008a, 2008b, 2008c, 2011). En los bosques templados del hemisferio norte, estudios previos han demostrado que la estructura forestal y los gradientes naturales están más relacionados con la peculiaridad de la composición del sotobosque que con los tipos de bosques específicos (Bonari et al., 2017), donde los ensambles de las plantas podrían relacionarse tanto con los principales gradientes ambientales como con los rasgos funcionales particulares de las especies arbóreas (Terwei et al., 2016). Sin embargo, los rasgos de diversidad funcional también pueden influir en el ensamble de plantas. Por ejemplo, Kumordzi et al. (2015) encontraron que la edad de sucesión y la riqueza de especies de las comunidades de vegetación del sotobosque están vinculadas a la coexistencia de especies a través de sus efectos dentro y entre la diversidad funcional de las especies. En nuestro trabajo, tanto los gradientes altitudinales como longitudinales tuvieron un efecto significativo en ensambles de plantas en ambientes con la misma topografía, clima, propiedades del suelo y régimen hídrico. Este hallazgo difiere de Barbier et al. (2008) quienes sugieren que para los bosques templados y boreales la vegetación del sotobosque se ve directamente afectada por el tipo de bosque. Sin embargo, dado que se trata de un sistema con bajo impacto antrópico y toda la flora era nativa, pudimos detectar que los gradientes ambientales (altitudinales y longitudinales) son importantes impulsores del cambio del ensamble de plantas en los ambientes en lugar de tipos específicos de bosque.

Es interesante para la ecología forestal que la interacción entre los factores ambientales estudiados determinó la riqueza de plantas y la forma de crecimiento de los ambientes. En nuestro estudio, esta interacción indicó un avance del bosque sobre ambientes abiertos a lo largo de un gradiente longitudinal. Por lo tanto, aunque no es directamente aparente, este avance del bosque puede ser una prueba importante de la influencia del cambio climático en los tipos de ambientes forestales en el hemisferio sur. Con base en los resultados de la producción primaria neta terrestre (PPN) y los escenarios climáticos del sur descritos por Zhao y Running (2010), Kreps et al. (2012) y Huertas Herrera et al. (2016), una posible explicación de

esto (el avance potencial de los bosques) podría ser que las temperaturas y los niveles más altos de precipitación asociados con el ensamble de la biodiversidad son adecuados para el bosque en el hemisferio sur, permitiendo una ventaja de crecimiento del árbol que otra forma de crecimiento de las plantas (HP, HE, GC, GR, H). Además, *N. betuloides* (componente arbóreo principal de estos bosques) es una especie semi-tolerante a tolerante debido a sus habilidades de colonización y dinámica natural, y exhibe grandes cantidades de plantas de plántulas en el sotobosque (Promis et al., 2010; Martínez Pastur et al., 2012a). En otros bosques templados se reporta que las temperaturas globales ya tenían un impacto negativo en las especies leñosas, con una mortandad elevada y una reproducción en declive que conducen a eventos regionales de decadencia y muerte regresiva en todo el mundo (Jump et al., 2009). En nuestro estudio, encontramos que los bosques templados del sur en realidad podrían beneficiarse de la variabilidad espacial de los recursos a lo largo de los gradientes de las montañas, lo que también puede facilitar sustancialmente su avance en los ambientes abiertos (ej. pastizales). Por lo tanto, este patrón espacial evidenció el papel de los gradientes ambientales en el cambio de ensamble de plantas y demuestra cuán importante es salvaguardar las conexiones entre los bosques y sus entornos asociados.

¿Es posible identificar áreas de mayor valor de conservación a meso-escala?

Se sabe que diferentes procesos ecológicos podrían determinar la biodiversidad de las plantas a diferentes escalas espaciales (Crawley y Harral, 2001). Diferentes autores destacan que los bosques subantárticos de *Nothofagus* rara vez constituyen grandes extensiones continuas y que simultáneamente presentan una marcada variabilidad temporal y espacial de los recursos (Lencinas et al., 2008b; Martínez Pastur et al., 2013a). Dado que las especies que ocurren solo en áreas específicas adquieren mayor importancia ecológica y de conservación, mientras que aquellas con menor especialización de hábitat pierden relevancia para el manejo a escala de paisaje, una gran parte del territorio necesita ser integrado a modelos sostenibles para asegurar la preservación de los ambientes asociados (Lencinas et al., 2008b, 2011). Sin embargo, varios estudios consideran la biodiversidad a escala global y regional, por lo que rara vez se exploran las asociaciones espaciales con los factores del paisaje a otras escalas (Martínez Pastur et al., 2016b, c). Esto puede considerarse como un vacío en nuestro conocimiento sobre la distribución de especies de plantas vinculado al efecto de escala múltiple que ejercen las variables ambientales (Martínez Pastur et al., 2016b). Esto también ha sido una comprensión incompleta del equilibrio natural con consecuencias indeseables para la conservación biológica en el mundo (Hudson et al., 2017). Todos los ambientes en conjunto garantizan la diversidad que otorga mayor resiliencia a todo el sistema (Peri et al., 2016a; Hudson et al., 2017), porque los bosques no realizan todas sus funciones ecológicas solo como un grupo de árboles (Martínez Pastur et al., 2017a).

En nuestro estudio, el gradiente ambiental influyó en los ensambles de especies que cubren su área de distribución natural a meso-escala. El análisis a multiescala mostró que a nivel α , la diversidad de plantas del bosque difiere de los ambientes asociados a pastizales a lo largo del gradiente altitudinal, donde los ambientes abiertos contienen un número mucho mayor de comunidades de plantas que los bosques. Influenciados por suelos rocosos y residuos leñosos, a este nivel α encontramos evidencia de ensambles únicos de plantas y formas de crecimiento a través de los fiordos: (i) ensambles en terrenos abiertos de baja y alta altitud, y (ii) ensambles en bosques de menor y mayor altitud (los ensambles de especies se muestran en el análisis multivariado). Además, algunas especies presentaron preferencias claras para ambientes de alta montaña (alpina) (ej. *B. gummifera*, *Escallonia serrata* y *A. lycopodioides*; Figura 4.10). Estos resultados son consistentes con Martínez Pastur et al. (2017a) quienes observaron cambios significativos en los ensambles de especies forestales de Tierra del Fuego. Sin embargo, cuando consideramos el grado de diferenciación (β), la diversidad de especies de plantas mostró que menos del 50% de las especies se compartieron para el estudio global. Este β puede explicarse debido al alto predominio de plantas inferiores en todos los tipos de ambientes, como fue reportado por Lencinas et al. (2011) para el bosque templado en Tierra del Fuego. En el nivel γ , la relación entre los factores estudiados (altitud vs. longitud) reveló que las diferencias entre los fiordos ocurrían a nivel de cobertura vegetal (forestal y pastizales). Además, el resultado de γ no solo proporcionó una tendencia de menos especies de oeste a este a través de los ambientes estudiados, sino que también indicó que existe una zona de concentración de ensambles únicos de especies y la mayor complejidad de las formas de crecimiento. Con base en este análisis, el fiordo oriental puede ser el área con un mayor valor de conservación entre los diferentes ambientes y fiordos, pues comprende gran parte de los ensambles de plantas.



Figura 4.10. Ejemplo de especies que presentaron preferencias claras para ambientes de alta montaña. Izquierda *B. gummifera*, centro *E. serrata* y derecha *A. lycopodioides*.

Estos resultados refuerzan la idea que la conservación del bosque subantártico a macro-escala debe incluir todos los ambientes abiertos asociados para asegurar la conservación de todas las especies. Se sabe que para Patagonia Sur (Argentina) la estrategia nacional de conservación crea una dicotomía particular

entre la naturaleza y la sociedad (Gamondès Moyano et al., 2015). La protección se refería a los bosques marginales improductivos y los valores de biodiversidad no se incluyen en las estrategias, ej. la legislación nacional (26 331/07) y la red de áreas protegidas de Argentina. Para lograr un equilibrio con los recursos naturales, los administradores forestales y la formulación de políticas deberían tener en cuenta la conservación de los entornos forestales asociados (Lencinas et al., 2008b; Lindenmayer et al., 2008). Proponemos utilizar un enfoque de diversidad a múltiples escalas como una herramienta de decisión para estas estrategias de conservación a nivel regional. Esto puede resolver el problema de la falta de representatividad de las especies de plantas en las áreas protegidas, y mejorar la comprensión sobre las implicaciones del cambio climático sobre los ensambles de especies de plantas múltiples escalas.

Conclusiones particulares

En este estudio se vieron evidencias que, a meso-escala, los gradientes altitudinales y latitudinales son los principales factores que impulsan la diversidad y cambio de los ensambles de especies de plantas de bosques y ambientes abiertos en los paisajes con bajo impacto antrópico de Isla de los Estados. De esta manera, existen suficientes resultados como para aceptar la hipótesis planteada para este capítulo (Hipótesis 2) y afirmar que cada tipo de ambiente, por pequeño que parezca en comparación con grandes ambientes forestales, en realidad tiene una gran importancia para la biodiversidad debido al papel que desempeña en la diversidad regional. El enfoque a múltiples escalas puede tener un cometido central para mejorar la comprensión de los principales impulsores ambientales de la riqueza, diversidad y ensambles de especies de plantas en los bosques de *Nothofagus*, tanto teórico como empírico. Además, hace posible identificar la escala espacial en la que los ambientes presentan mayor valor de conservación. Los resultados de este estudio muestran además que algunas plantas solo ocurren en entornos especiales o son exclusivas de algún lugar. Por otra parte, el cambio climático puede estar beneficiando el avance forestal a lo largo del paisaje montañoso en el hemisferio sur. Los esfuerzos de conservación a nivel regional en los bosques subantárticos de *Nothofagus* deben incluir todos los ambientes abiertos asociados para asegurar la representación de todas las especies.

CAPÍTULO V

ANÁLISIS A MESO-ESCALA. CASO DE ESTUDIO (II): FACTORES QUE DETERMINAN EL ENSAMBLE DE LAS PLANTAS EN UN PAISAJE CON HISTORIA CONOCIDA DE USO PASADO Y ACTUAL

Introducción

Muchos de los problemas ambientales modernos abarcan escalas muy diferentes, desde la gestión de los ecosistemas locales hasta los procesos interconectados en el mundo y su abordaje a través de políticas internacionales (Kueffer et al., 2014). La ocurrencia de especies exóticas es una de las medidas primarias de impacto antropogénico (ej. aquellas que causan pérdida de biodiversidad) de interés práctico para el manejo de los ambientes naturales (ej. land-sharing vs. land-sparing) (Butchart et al., 2010). En el caso de las plantas, la ocurrencia de especies exóticas es ampliamente reconocida por alterar la estructura y función del ecosistema, el ensamble de la comunidad y las interacciones entre especies (Sax, 2001; Lencinas et al., 2011), y puede ser tan extrema que pone en peligro la habitabilidad de sistemas naturales y humanos (ej. redes tróficas, disponibilidad de espacio, competencia por la luz) (Belnap et al., 2012; Peri et al., 2016a). En los paisajes de montaña, el interés en la ocurrencia de especies ha aumentado enormemente durante los últimos años, en parte con el objetivo de obtener una mayor comprensión de los patrones de ocurrencia y los mecanismos que los impulsan a lo largo de los gradientes ambientales (Kueffer et al., 2014). Las montañas proporcionan diversos servicios ecosistémicos a la sociedad humana (Rodríguez-Rodríguez et al., 2011) y generalmente se crean parques nacionales y reservas en estos paisajes (Arpin y Cosson, 2015). Sin embargo, la mayoría de las regiones montañosas son particularmente vulnerables a las presiones socioeconómicas, lo que por supuesto es crucial para una gestión óptima del uso de la tierra para garantizar la disponibilidad de los recursos naturales (Grêt-Regamey et al., 2012).

En Patagonia Sur, los bosques de *Nothofagus* rara vez constituyen grandes masas continuas, más bien, el paisaje generalmente está formado por un mosaico de varios tipos de bosques y terrenos abiertos, donde los aprovechamientos y los bosques improductivos se mezclan (Lencinas et al., 2008b). Estos ambientes forestales tienen especies maderables muy valiosas (Martínez Pastur et al., 2009) y condiciones ambientales favorables al uso de la tierra relacionadas con usos silvopastoriles (Peri et al., 2016a). Consecuentemente, los impactos históricos de los ecosistemas en la Patagonia Sur han ocurrido debido a influencias de impactos antropogénicos como los aprovechamientos y la ganadería (Martínez Pastur et al., 2017a), que de hecho pueden inducir cambios importantes en el ensamble natural de la biodiversidad, ej. tanto los

aprovechamientos forestales como el pastoreo de ganado reduce el sotobosque del bosque maduro y la riqueza de insectos, cambiando significativamente el ensamble de las comunidades originales (Lencinas et al., 2011, 2015, 2017a). Sin embargo, Patagonia Sur hoy está pasando por una nueva amenaza ambiental debido al establecimiento de muchas nuevas especies de plantas exóticas (Soler et al., 2016). La atención más reciente se ha centrado en monitoreo dado que el aumento de especies exóticas es el resultado de impactos antropogénicos (Soler et al., 2016), pero la relación entre las plantas exóticas y los impulsores naturales y antropogénicos todavía es poco conocida en los paisajes montañosos de Tierra del Fuego. En este sentido, las plantas del sotobosque pueden proporcionar importantes indicaciones de los ensambles bióticos de diferentes taxones en un gradiente regional para la planificación de la gestión y conservación (Lencinas et al., 2017a).

Dado que muchos países del Cono Sur de Sudamérica, particularmente Argentina y Chile, basan sus estrategias de conservación en Parques Nacionales ubicados principalmente en áreas remotas, mientras que en el resto del área los cambios en el uso de la tierra aumentan y la demanda mundial de recursos naturales de lugares distantes no cede (ej. alimentos, madera, fibra) (FAO, 2014), la integración del territorio (land-sharing) se convierte en la opción más realista en muchos paisajes montañosos de la Patagonia Sur. En este contexto, comprender los impulsores de cambio de los ensambles de especies, incluyendo plantas exóticas, es de importancia crítica para la conservación de la biodiversidad y la planificación de la tierra.

En este orden de ideas, este capítulo tiene como propósito analizar las relaciones entre gradientes ambientales (ej. altitud, exposición, pendiente) e impactos antropogénicos (aprovechamientos forestales y uso ganadero) que determinan las diferencias en la diversidad y el ensamble de especies de plantas del sotobosque en una meso-escala en bosques y ambientes abiertos, considerando un paisaje de montaña con historia conocida de uso pasado y actual (objetivo específico 4). Asimismo, se busca responder las siguientes preguntas: (i) ¿Cómo cambian el ensamble de plantas dentro de las principales ambientes (forestal y ambientes abiertos)? (ii) ¿Cómo los gradientes ambientales pueden explicar estos ensambles de plantas? (iii) ¿Cómo los impactos antropogénicos, además de las fuerzas ambientales, modifican este ensamble de plantas? y (iv) con base en las respuestas anteriores, ¿Estos impactos antropogénicos son un impulsor para la ocurrencia de especies de plantas exóticas? El presente capítulo corresponde un estudio de caso (Figura 1.12).

Materiales y métodos

Área de estudio

El estudio se realizó en la cuenca del Valle de Andorra (54° 41' a 54° 47' S, 68° 13' a 68° 30' O), en las montañas andinas del sur de la Isla de Tierra del Fuego (Figura 5.1). Abarca una extensión de 12.934 ha y alcanza una altitud promedio de aproximadamente 1400 m.s.n.m.. Los tipos de ambientes dominantes consisten en un paisaje mixto de ambientes abiertos (pastizales y turberas) y bosques siempreverdes y deciduos. La vegetación en tierras de baja y media altitud (<400 m.s.n.m.) está predominantemente conformada por formaciones de praderas de Magallanes –moorlands- (pastizales y turberas), así como bosques siempreverdes de *N. betuloides* y deciduos de *N. pumilio*, mientras que en las tierras altas (>400 m.s.n.m.) el área está dominada por bosques de *N. pumilio* (incluyendo formaciones krummholz) y pastizales alpinos (Moore, 1983). El rango continuo de tierras altas se extiende de oeste a este, y define el relieve y el patrón climático de la cuenca, que está bajo la fuerte influencia de la Antártida (Martínez Pastur et al., 2016b). El relieve consiste en colinas, valles y tierras bajas de origen glacial (Frederiksen, 1988). Aquí, el clima es predominantemente subpolar (Kottek et al., 2006), caracterizado por veranos cortos y frescos e inviernos largos con frecuentes heladas (Brancaleoni et al., 2003). Solo tres meses en el año están libres de temperaturas medias diarias del aire por debajo de 0°C (Kreps et al., 2012), y la temporada de crecimiento de las plantas se extiende aproximadamente de noviembre a marzo (Martínez Pastur et al., 2011a). Las precipitaciones anuales, incluidas las nevadas, son muy variables, desde 550 mm año⁻¹ en tierras de baja y media altitud, y 1190 mm año⁻¹ en tierras altas (Barrera et al., 2000). La velocidad promedio anual del viento fuera de los bosques es de 8 km h⁻¹, con fuertes vientos que alcanzan los 100 km h⁻¹ durante tormentas (Martínez Pastur et al., 2009). El principal tipo de suelo es Inceptisol (Cruzate y Panigatti, 2007), donde el suelo a lo largo de las tierras bajas y medias es húmedo, mientras que las tierras altas consisten casi en su totalidad en rocas y suelo mineral (Barrera et al., 2000; Brancaleoni et al., 2003). Además, los glaciares y las turberas desempeñan un papel importante en la regulación hídrica, donde pequeñas corrientes de agua entre turberas transportan agua subterránea y superficial al río Grande, que es el principal cuerpo de agua que drena la cuenca de oeste a este al canal Beagle (Grootjans et al., 2010). Además, el área de estudio alberga el sitio Ramsar más al sur del planeta, el glaciar Vinciguerra (2.760 ha) (Iturraspe, 2011).

En la cuenca y las áreas circundantes, se produjeron cambios importantes en el paisaje como consecuencia de aprovechamientos forestales en bosques de *N. pumilio* en los últimos 50 años. Se trató de tala de árboles de mediana escala sobre bosques primarios (ej. cortas selectivas), lo que deja la regeneración del bosque bajo una dinámica natural (Martínez Pastur et al., 2004). Sin embargo, con un rápido desarrollo socioeconómico en la década de 1990, el paisaje comenzó a sufrir más impactos antropogénicos.

Actualmente, la cuenca es parte de la expansión suburbana de Ushuaia, la capital de la provincia de Tierra del Fuego, y algunos de sus ambientes abiertos y bosques se utilizan para nuevos aprovechamientos y uso ganadero (principalmente raza Hereford). Estas prácticas de uso de la tierra no implican una gestión técnica, sino que respondieron a una explotación extensa del ambiente natural (Peri et al., 2016a).

Los ambientes de montaña comparten muchas similitudes en diferentes continentes y en diferentes zonas climáticas, y son sistemas de estudio particularmente buenos para desarrollar e investigar un enfoque de investigación transdisciplinaria que respalde las respuestas políticas preventivas y proactivas (Körner, 2007; Kueffer et al., 2014). Esta cuenca de montaña fue seleccionada porque contiene un conjunto de ambientes y usos de la tierra con una historia conocida de cambios en tierras públicas y privadas, y ofrece una amplia variedad de gradientes ambientales que comprenden ensambles de plantas típicas de la Patagonia Sur.

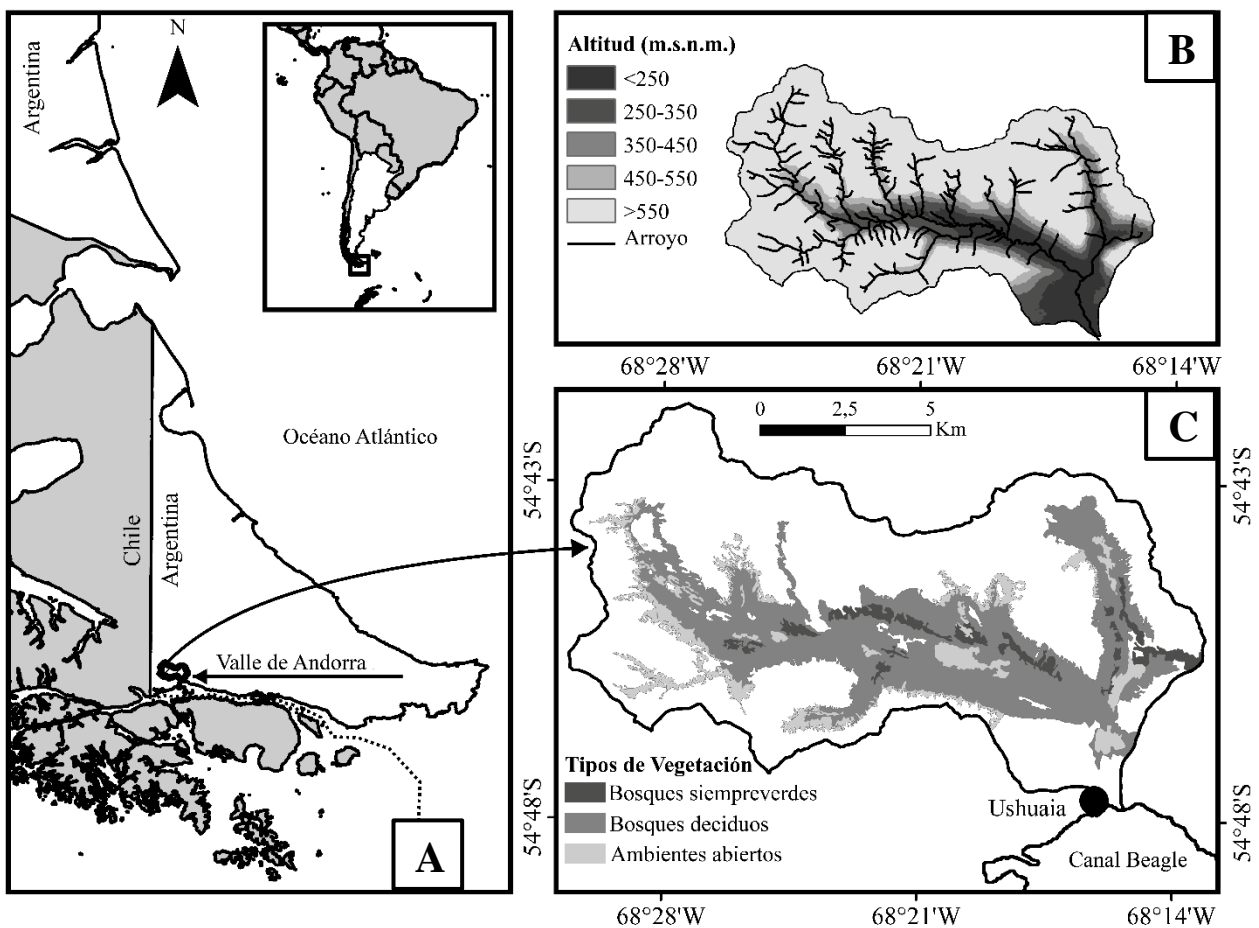


Figura 5.1. Área de estudio: (A) ubicación de la cuenca del Valle de Andorra, (B) principales cursos de agua y altitud (m.s.n.m.), y (C) principales tipos de ambientes.

Diseño experimental

En este estudio, las unidades de paisaje analizadas ocuparon el 36% del área total en la cuenca del Valle de Andorra, que corresponden a superficies con vegetación. El área restante no analizada (64%) correspondió a superficies sin vegetación, como rocas (53%), glaciares (9%), lagos (1%) y asentamientos urbanos (1%). Las unidades de paisaje se clasificaron en tipos de ambiente de acuerdo con los tipos de ambientes (bosques y ambientes abiertos) y los gradientes altitudinales (<400 y >400 m.s.n.m.). En un segundo paso, los tipos de ambiente con impacto antropogénico se clasificaron en tipos de uso de la tierra, según el tipo de uso (aprovechamiento forestal y uso ganadero). Estas clasificaciones se realizaron mediante el análisis de imágenes de resolución espacial media adquiridas para el año 2015 por el sensor de satélite Landsat 8 OLI (resolución de 30 x 30 m) y las mediciones de trabajo de campo. Utilizamos imágenes de Landsat para el análisis de datos espaciales porque están disponibles de forma gratuita y frecuente para la evaluación de la vegetación (Jia et al., 2017) y son apropiadas en el análisis de escala de paisaje (Chen et al., 2015).

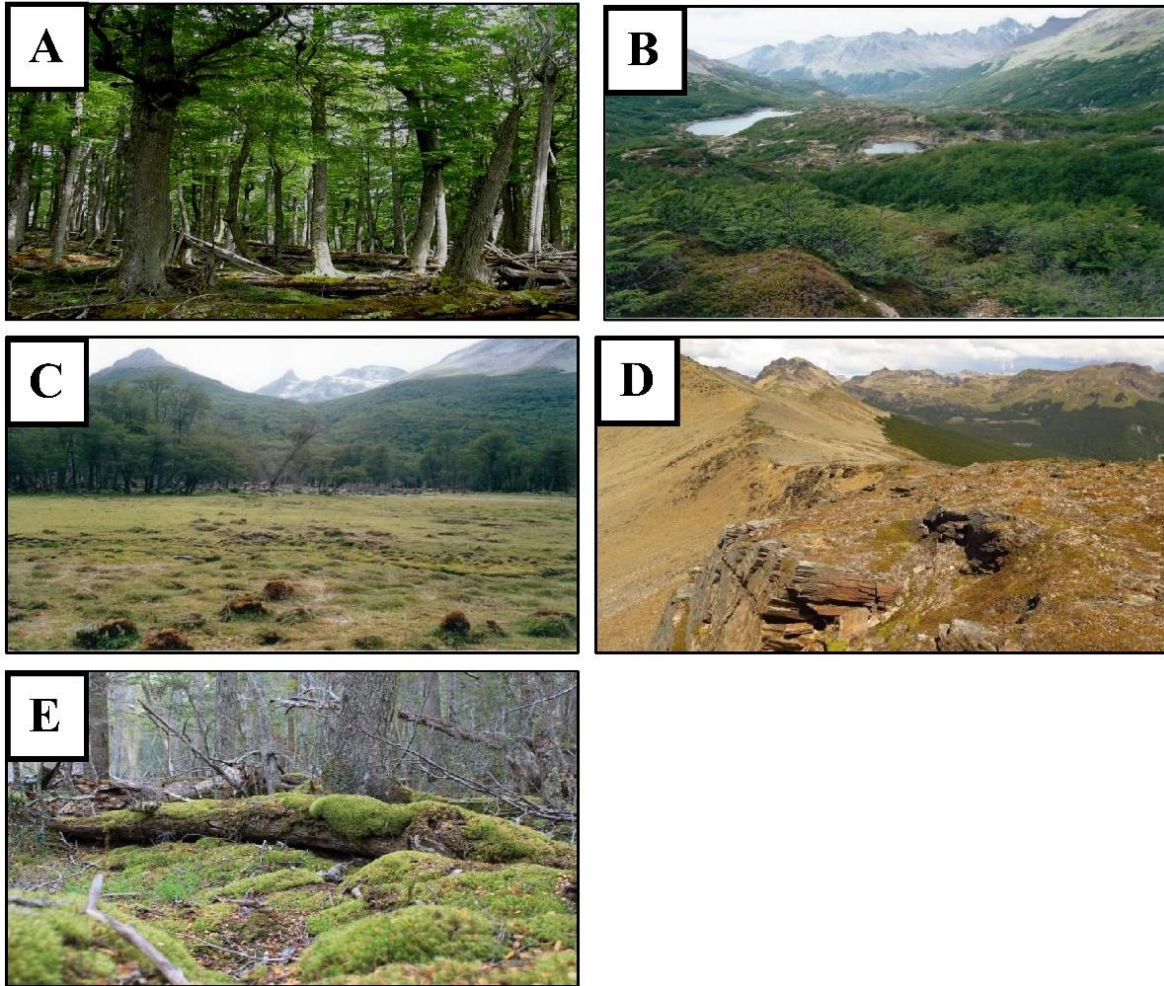


Figura 5.2. Ambientes estudiados: (A) NP-B = bosque de *N. pumilio* a baja altitud, (B) NP-A = bosques de *N. pumilio* a alta altitud, (C) P-B = pastizales a baja altitud y (D) P-A = pastizales a alta altitud, (E) NB-B = bosques de *N. betuloides* a baja altitud.

Para llevar a cabo el análisis de datos espaciales, el primer paso fue seleccionar un conjunto de imágenes de satélite tanto en verano (de diciembre a marzo) como en invierno (de junio a agosto) y en condiciones de cielo despejado para poder evaluar adecuadamente las coberturas de las unidades de paisaje (ej. discriminación entre los bosques deciduos y siempreverdes). En este paso, todas las imágenes fueron procesadas por métodos estándar para reducir errores en el proceso de clasificación, siguiendo a Hernández et al. (2015). Luego, el gradiente de altitud se definió utilizando los datos de elevación de la Misión de Topografía por Radar del Transbordador Espacial (SRTM), que produjo el modelo de elevación digital (DEM) de mayor resolución. Para la teledetección de ambientes (ej. tipos de bosques) se utilizó el programa SOPI (software de procesamientos de imágenes satelitales), y para los análisis de SIG se utilizaron los programas QGIS y ArcGis como plataforma para hacer mapas y análisis espaciales. El segundo paso se centró en la directa observación del terreno (ground truth) con visitas de campo para tratar la precisión de la clasificación. Estos procesos nos permitieron definir cinco tipos de ambientes (Figura 5.2): (1) NB-B = bosques de *N. betuloides* a baja altitud, (2) NP-B = bosque de *N. pumilio* a baja altitud, (3) NP-A = bosques de *N. pumilio* a alta altitud, (4) P-B = pastizales a baja altitud y (5) P-A = pastizales a alta altitud.

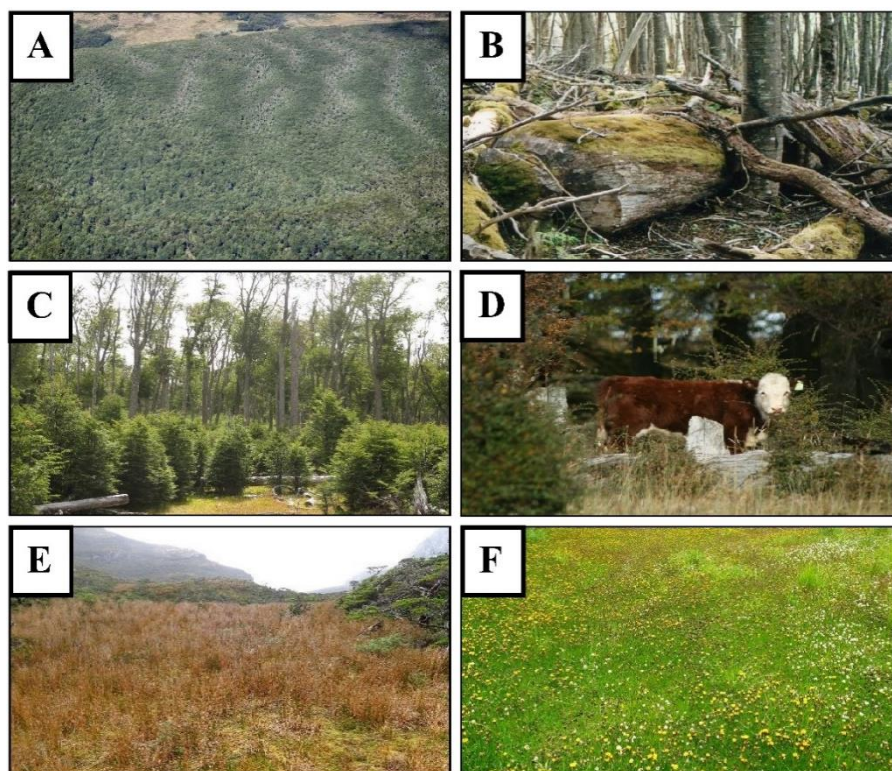


Figura 5.3. Usos de la tierra estudiados: (A) NP-I = bosques de *N. pumilio* a baja altitud intactos, (B) NP-AV = bosques de *N. pumilio* a baja altitud con aprovechamiento forestal viejo (> 50 años después del aprovechamiento), (C) NP-AN = bosques de *N. pumilio* a baja altitud con aprovechamiento forestal nuevo (20-30 años después del aprovechamiento), (D) NP-UG = bosques de *N. pumilio* a baja altitud con uso ganadero, (E) P-I = pastizales a baja altitud intactos, y (F) P-UG = pastizales a baja altitud con uso ganadero.

En áreas donde ocurrieron impactos antropogénicos, consideramos un conjunto de subcategorías de acuerdo con su impacto antiguo y nuevo, resultando en los siguientes seis usos de la tierra (Figura 5.3): (1) NP-I = bosques de *N. pumilio* a baja altitud intactos, (2) NP-AV = bosques de *N. pumilio* a baja altitud con aprovechamiento forestal viejo (> 50 años después del aprovechamiento), (3) NP-AN = bosques de *N. pumilio* a baja altitud con aprovechamiento forestal nuevo (20-30 años después del aprovechamiento), (4) NP-UG = bosques de *N. pumilio* a baja altitud con uso ganadero, (5) P-I = pastizales a baja altitud intactos, y (6) P-UG = pastizales a baja altitud con uso ganadero. Cabe destacar que este estudio no cuenta con información del tiempo de uso ganadero acumulado en las unidades con ese tipo de uso (ej. uso ganadero hace más de 50 años). Esto debido a que la ganadería bovina es una actividad relativamente reciente en el área de estudio (< 10 años). Pese a esta limitación, se devela las diferencias y el efecto del pastoreo sobre el ensamble de especies entre los tratamientos sin impacto y con impacto ganadero nuevo. La concepción intacto (I), entendida como un ambiente natural que no muestra signos de actividad antropogénica significativa, se definió con base en el concepto de Paisaje Intacto (ver Potapov et al., 2008). En nuestra área de estudio, todos los bosques *N. betuloides* ocurrieron solo a baja altitud (<400 m.s.n.m.) y no tuvieron impactos antropogénicos significativos para ser categorizados, así como tampoco ninguno de los tipos de ambientes en alta altitud tuvo impactos antropogénicos. Las visitas de observación directa sobre el terreno fueron la forma robusta de determinar las presiones actuales e históricas sobre los tipos de uso de la tierra (ej. el pastoreo de ganado dentro de los bosques), corroboradas con los habitantes y estancieros locales a través de entrevistas informales; no consideramos los impactos de los castores en este estudio.

A lo largo de las unidades de paisaje (en adelante se hace referencia tanto a la cobertura terrestre y el uso de la tierra), la recolección de datos se realizó en verano durante la temporada de crecimiento de la planta, cuando las estructuras de la planta pueden ser mejor reconocidas (Lencinas et al., 2011). En cada unidad de paisaje, las áreas de muestreo (una por unidad) se seleccionaron de acuerdo con su homogeneidad, accesibilidad y tamaño (parches de hasta 5 ha cada uno). Cada una de estas áreas de muestreo se estableció al menos 500 m una de la otra. En el centro de cada unidad, se estableció una parcela para la medición de la vegetación del sotobosque y la estructura forestal en el caso de los bosques. Los muestreos florísticos considerando plantas vasculares (dicotiledóneas, monocotiledóneas y helechos) se realizaron en parcelas de 1 ha, donde se estimó la cobertura de especies utilizando una escala de Braun-Blanquet modificada (Lencinas et al., 2011). También se estimó la cobertura de otras variables terrestres, incluyendo briófitas (musgos y hepáticas), suelo desnudo (incluida la hojarasca), suelo rocoso y residuos leñosos de hasta 3 cm de diámetro. Las plantas se clasificaron en términos de grupo taxonómico y origen como dicotiledóneas nativas, monocotiledóneas nativas, dicotiledóneas exóticas, monocotiledóneas exóticas y helechos nativos (Anexo 4). Se siguió la taxonomía propuesta por Correa (1969-1998) y Moore (1983). Se diferenciaron especies de musgos y hepáticas, y para esto, se consideraron juntas en el mismo grupo. Los especímenes de

herbario se depositaron en el Laboratorio de Recursos Agroforestales (CADIC-CONICET) en la ciudad de Ushuaia.

La estructura del bosque en los tipos de uso del suelo forestal se caracterizó utilizando dos métodos diferentes: en bosques a baja altitud (<400 m.s.n.m.) el método de muestreo puntual (Bitterlich, 1984) se realizó utilizando un Criterion RD-1000 (Laser Technology, EE. UU.) con un BAF variable (factor de área basal entre 6 y 9); mientras que en los bosques a alta altitud (>400 m.s.n.m.) se utilizaron parcelas fijas de 200 m² (transectos de 50 x 4 m), debido a la presencia de krummholz. Se identificó cada especie de árbol y se midió el diámetro normal a la altura del pecho (DAP) con un calibrador de bosque. Además, se midió la altura dominante (AD) en cada parcela usando un Trupulse 360 (Laser Technology, EE. UU.). Con estos datos, calculamos el área basal (AB), el volumen total con corteza (VTCC) y la densidad de los árboles (DEN) (ver Martínez Pastur et al., 2002a). Además, se estimó la cobertura de copas (CC) utilizando un densiómetro esférico (Lemmon, 1957), y se expresó como porcentaje. También consideramos la estructura de los diferentes bosques con respecto a las distintas fases de desarrollo bajo dinámica natural: óptimo crecimiento inicial y crecimiento final, bosque maduro y desmoronamiento (Schmidt y Urzúa, 1982). Las fases de desarrollo se estimaron mediante la observación de las características morfológicas externas (ej. desarrollo de corteza y copa). Finalmente, junto con el gradiente altitudinal, como se mencionó anteriormente, las variables topográficas se obtuvieron de un DEM, del cual derivamos la altitud sobre el nivel del mar (ALT), pendiente (PEND) y exposición, donde la exposición se calculó como función seno y coseno de la dirección magnética norte (E-O y N-S) (Jenness, 2004).

Análisis de datos

La frecuencia de ocurrencia, definida como la proporción de parcelas en que se produjo cada especie, se estimó para explorar la importancia y la variación de cada especie entre las unidades de paisaje. ANDEVAS simples para las variables de estructura forestal (altura dominante, área basal, densidad arbórea, volumen total con corteza, cobertura de copas) se llevaron a cabo utilizando los tipos de ambientes forestales (NB-B, NP-B, NP-A) y los tipos de uso de la tierra forestal (NP-I, NP-AV, NP-AN, NP-UG) como factores principales. Asimismo, la cobertura total del sotobosque clasificada por su grupo taxonómico (dicotiledóneas, monocotiledóneas, helechos, briófitas) y origen (nativa, exótica), así como las otras variables de cobertura del suelo (suelo desnudo, residuos leñosos) se compararon mediante ANDEVAS simples considerando los tipos de ambientes (NB-B, NP-B, NP-A, P-B, P-A) y los tipos de uso del suelo (NP-I, NP-AV, NP-AN, NP-UG, P-I, P-UG) como factores principales. La riqueza de especies para grupos taxonómicos y origen (a excepción de las briófitas, ya que no fueron reconocidas a nivel de especie) se analizó mediante ANDEVAS simples comparando las unidades de paisaje. En todos los casos, los métodos

de Shapiro-Wilk y Levene se utilizaron para evaluar la normalidad y la homogeneidad, respectivamente. Cuando no se cumplieron los supuestos, la variable se transformó logarítmicamente para normalizar su distribución, pero los datos promedio no transformados se muestran en las tablas. Finalmente, utilizamos la prueba post hoc de Tukey ($p < 0,05$) para separar los valores significativos medios de todos los análisis previos. Los análisis estadísticos se llevaron a cabo utilizando el software Statgraphics (Statistical Graphics Corp., USA).

Se usaron métodos estadísticos multivariados de clasificación (conglomerados) y ordenamiento (restringidos y no restringidos) para analizar los datos de riqueza y cobertura vegetal del sotobosque, siguiendo a Dray et al. (2012) y ter Braak y Šmilauer (2015). Los análisis de conglomerados se realizaron utilizando el método de vinculación de Ward con la distancia euclidiana para evaluar la relación entre los ensambles de plantas de los diferentes tipos de ambientes y usos de la tierra, y la exposición. En el caso de ordenaciones no restringidas, se realizaron análisis de correspondencias sin tendencia (DCA) utilizando la cobertura relativa de las especies del sotobosque, sin reducción del peso para especies raras y con reajuste del eje, para comparar los conjuntos de plantas entre los tipos de ambientes y de uso de la tierra, así como entre los impactos antropogénicos (A = aprovechamiento, UG = uso ganadero), discriminando las especies por su grupo taxonómico y origen.

Tabla 5.1. Efectos condicionales obtenidos a partir de las variables explicativas ambientales evaluadas en el análisis de CCA.

Variable	LambdaA	P	F
CC	0,61	0,002	6,71
ALT	0,32	0,002	3,56
N-S	0,23	0,002	2,58
PEND	0,20	0,002	2,40
RL	0,16	0,010	1,81
E-O	0,16	0,004	1,85
AD	0,15	0,008	1,82
IMPA	0,14	0,028	1,71
VTCC	0,15	0,024	1,76
CD	0,13	0,028	1,58
REG	0,11	0,124	1,41
DEN	0,11	0,224	1,31
FASE	0,10	0,208	1,18
AB	0,09	0,264	1,15

DAP = diámetro normal a la altura del pecho (cm), AD = altura dominante (m), AB = área basal ($m^2 ha^{-1}$), VTCC = volumen total con corteza ($m^3 ha^{-1}$), DEN = densidad arbórea ($n ha^{-1}$), CC = cobertura de copas (%), FASE = fases de desarrollo bajo dinámica natural (óptimo crecimiento inicial y crecimiento final, bosque maduro y desmoronamiento), ALT = altura sobre el nivel del mar

(m.s.n.m.), PEND = pendiente (%), E-O = exposición este-oeste, N-S = exposición norte-sur, IMPA = aprovechamiento forestal o pastoreo de ganado, CD = cobertura de desnudo suelo (%), RL = residuos leñosos (%), REG = densidad de regeneración de árboles.

En el caso de las ordenaciones restringidas, se utilizaron análisis de correspondencia canónica (CCA) basados en los datos de cobertura de especies para analizar las relaciones entre ensambles de plantas y variables ambientales, discriminando las especies por su grupo y origen taxonómico, y la presencia de especies exóticas. Además, las unidades de muestreo se analizaron de acuerdo con el ambiente y el uso de la tierra (excluidos NB-B y P-A) y la riqueza de especies exóticas. Las coberturas de especies se usaron como variables de respuesta, mientras que 14 características ambientales de los sitios se probaron como variables explicativas (Tabla 5.1). Del mismo modo, el método de Monte-Carlo con 499 permutaciones se empleó para probar la importancia de cada eje en el CCA. Las variables explicativas seleccionadas (valores de $p < 0,05$) fueron: altura dominante (AD), volumen total con corteza (VTCC), cobertura de copas (CC), residuos leñosos (RL), altitud sobre el nivel del mar (ALT), pendiente (PEND), exposición este-oeste (E-O) y exposición norte-sur (N-S). Todos los análisis multivariados se realizaron utilizando PC-ORD (McCune y Mefford, 1999).

Resultados

Se identificaron un total de 101 unidades de paisaje entre las superficies con vegetación en la cuenca del Valle de Andorra (Figura 5.4 A). Entre los tipos de ambientes (4.602,93 ha en total), el 8% del área estudiada correspondió a NB-B ($n = 16$) con $24,0 \pm 4,6$ ha (media \pm error estándar), 45% a NP-B ($n = 45$) con $45,8 \pm 5,2$ ha, 28% a NP-A ($n = 21$) con $61,1 \pm 8,9$ ha, 9% a P-B ($n = 10$) con $41,0 \pm 12,2$ ha, y 10% a P-A ($n = 9$) con $61,8 \pm 20,6$ ha. En el caso de los tipos de uso de la tierra, que ocuparon el 50% (2.469,42 ha) del área estudiada, el 23% correspondió a NP-I ($n = 12$) con $46,4 \pm 11,1$ ha, 35% a NP-AV ($n = 19$) con $45,8 \pm 7,2$ ha, 14% a NP-AN ($n = 6$) con $55,9 \pm 15,2$ ha, 12% a NP-UG ($n = 8$) con $37,1 \pm 13,6$ ha, 8% a P-I ($n = 5$) con $40,2 \pm 16,8$ ha, y 8% a P-UG ($n = 5$) con $41,9 \pm 19,7$ ha.

Se registró un total de 104 especies de plantas: el 88% correspondió a especies nativas (92 especies, de las cuales 61 fueron dicotiledóneas, 28 monocotiledóneas y 3 helechos) y 12% a exóticas (12 especies, de las cuales 8 fueron dicotiledóneas y 4 monocotiledóneas) (Anexo 4). Las plantas más frecuentes fueron las dicotiledóneas nativas, incluyendo *N. pumilio*, *Senecio acanthifolius*, *Gunnera magellanica*, *Osmorhiza chilensis* y *R. geoides* (40-64% frecuencia de ocurrencia). Entre las especies exóticas, las más abundantes fueron dos dicotiledóneas (*T. officinale* y *Cerastium fontanum*) (29% y 21% de frecuencia de ocurrencia, respectivamente) y dos monocotiledóneas (*P. pratensis* y *Poa nemoralis*) (22% frecuencia de ocurrencia cada una). En los tipos de ambientes, las especies exóticas fueron más frecuentes en los bosques de *N.*

pumilio (frecuencia de ocurrencia promedio del 20%) que en los bosques de *N. betuloides* (<5% de frecuencia de ocurrencia), y en baja altitud que en alta altitud. En los tipos de uso de la tierra, los bosques con aprovechamiento forestal viejo contuvieron la mayor presencia de especies exóticas (22% en promedio), seguidos de los bosques con aprovechamiento nuevo (9% en promedio). Curiosamente, la frecuencia más baja de ocurrencia de especies exóticas se encontró en bosques de *N. pumilio* y pastizales con uso ganadero (<5%).

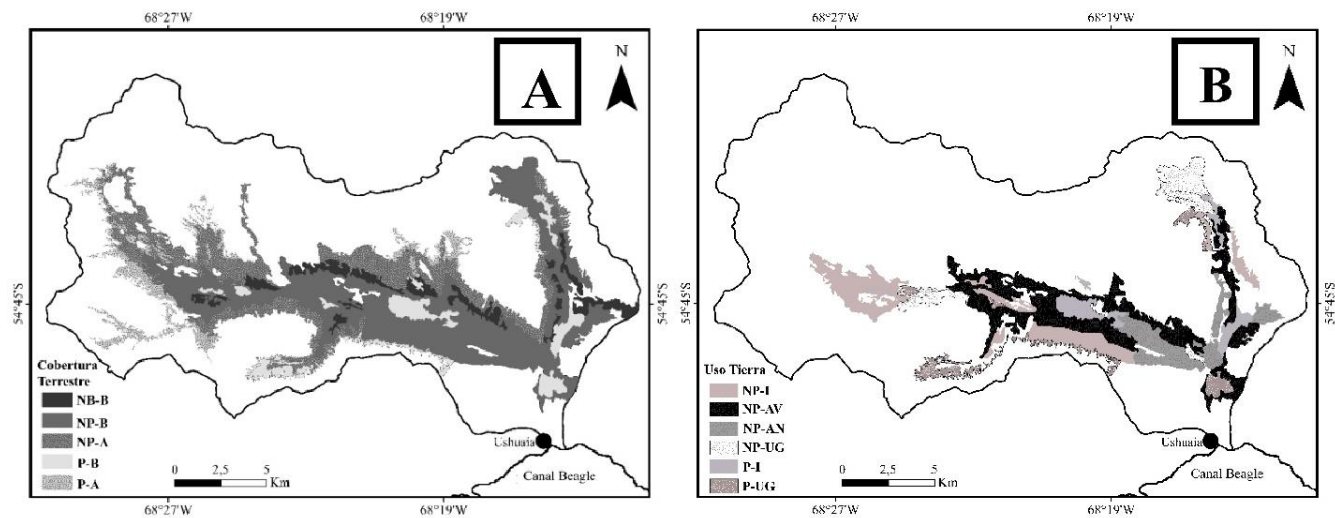


Figura 5.4. Unidades de paisaje analizadas de la cuenca del Valle de Andorra: (A) tipos de ambientes descritos en la Figura 5.2 y (B) tipos de uso de la tierra descritos en la Figura 5.3.

Tabla 5.2. Análisis de varianza (ANDEVA) simple para la estructura forestal en tipos de ambientes forestales (NB-B = bosque de *N. betuloides* a baja altitud, NP-B = bosque de *N. pumilio* a baja altitud, NP-A = bosques de *N. pumilio* a alta altitud).

Variable	NB-B	NP-B	NP-A	<i>F</i> (<i>p</i>)
Altura dominante (m)	14,7b	15,7b	9,6a	11,38 (<0,001)
Área basal (m ² ha ⁻¹)	70,0b	52,4a	57,3ab	4,42 (0,015)
Densidad arbórea (n ha ⁻¹) ^a	2301b	948a	1529ab	10,12 (<0,001)
Volumen total con corteza (m ³ ha ⁻¹)	565,3b	428,9a	406,8a	4,18 (0,019)
Cobertura de copas (%)	82,9	80,6	79,8	0,10 (0,919)

F (*p*) = Prueba de Fisher y nivel de significancia entre paréntesis. Las letras indican diferencias significativas (Tukey *p* < 0,05). ^aLa densidad arbórea fue transformada usando ln(*Y* + 1) antes del análisis, pero no se muestran los datos transformados.

La estructura forestal mostró diferencias significativas entre los tipos de ambientes forestales y de uso de ambientes forestales a bajas y altas altitudes. En los ambientes forestales, AD fue significativamente mayor a baja altitud (tanto *N. pumilio* como en *N. betuloides*) que en alta altitud (Tabla 5.2). El área basal, la densidad de los árboles y el VTCC fueron significativamente mayores en los bosques de *N. betuloides*

que en los bosques de *N. pumilio*. Además, el área basal y la densidad de los árboles tendieron a aumentar con la altitud, mientras que el VTCC tendió a disminuir. Finalmente, la cobertura de la copa no mostró diferencias significativas entre los tipos de bosque. Con respecto a las coberturas de uso de la tierra forestal (Tabla 5.3), la AD fue significativamente mayor en los bosques aprovechado, tanto en los rodales viejos como en los nuevos, mientras que los bosques no aprovechados presentaron la altura dominante más baja. Como era de esperar, los bosques aprovechados presentaron un área basal inferior (NP-AV > NP-AN) que los no aprovechados. La densidad arbórea fue significativamente menor en los rodales recientemente aprovechados, y los rodales con aprovechamientos viejos no presentaron diferencias significativas con los rodales sin aprovechamiento (NP-I y NP-UG). VTCC y CC no fueron significativamente diferentes ni en los bosques no-aprovechados ni en los aprovechados.

Tabla 5.3. Análisis de varianza (ANDEVA) simple para la estructura forestal en tipos de uso de la tierra forestal a menor altitud (<400 m.s.n.m.) (NP-I = bosques de *N. pumilio* a baja altitud intactos, NP-AV = bosques de *N. pumilio* a baja altitud con aprovechamiento forestal viejo (> 50 años después del aprovechamiento), NP-AN = bosques de *N. pumilio* a baja altitud con aprovechamiento forestal nuevo (20-30 años después del aprovechamiento), NP-UG = bosques de *N. pumilio* a baja altitud con uso ganadero).

Variable	NP-I	NP-AV	NP-AN	NP-UG	F (p)
Altura dominante (m)	11,0a	17,8b	17,7b	14,5ab	8,36 (<0,001)
Área basal (m ² ha ⁻¹)	58,9ab	48,4a	40,0a	69,3b	4,74 (0,006)
Densidad arbórea (n ha ⁻¹) ^a	1413b	970ab	253a	1063ab	2,91 (0,046)
Volumen total con corteza (m ³ ha ⁻¹)	416,6	427,8	351,4	534,4	1,91 (0,143)
Cobertura de copas (%)	87,5	78,7	79,2	74,4	1,02 (0,395)

F (p) = Prueba de Fisher y nivel de significancia entre paréntesis. Las letras indican diferencias significativas (Tukey $p < 0,05$). ^aLa densidad arbórea fue transformada usando $\ln(Y + 1)$ antes del análisis, pero no se muestran los datos transformados.

Cuando consideramos la cobertura del sotobosque entre los tipos de ambientes, encontramos diferencias significativas en todos los grupos taxonómicos, a excepción de las dicotiledóneas ($p = 0,139$) (Tabla 5.4). Las comparaciones indicaron que las monocotiledóneas fueron dominantes en pastizales tanto de bajas y alta altitud, los helechos presentaron más cobertura en las altitudes bajas, y las briófitas se presentaron mejor en los bosques de *N. pumilio* de alta altitud y bosques *N. betuloides*, y en mejor en pastizales de baja altitud que en alta altitud. Además, se encontró que las especies nativas presentaron valores de cobertura más altos en las altitudes superiores, mientras que las plantas exóticas tenían la mayor cobertura en las altitudes bajas. La cobertura vegetal total varió de 51% a 63% en los bosques y de 84% a 96% en los pastizales. Como era de esperar, los desechos leñosos tuvieron una mayor cobertura en los bosques (alcanzando hasta el 15% de la cobertura del suelo), principalmente en las altitudes más bajas, y disminuyeron significativamente en las altitudes más altas. Además, la cobertura del suelo desnudo fue significativamente mayor en los bosques

que en los pastizales. Con respecto a la riqueza promedio, las especies nativas no difirieron entre todos los tipos forestales y de pastizales. Sin embargo, se encontraron diferencias significativas en la riqueza de exóticas, donde los bosques de *N. pumilio* a baja altitud presentaron los valores más altos (2,2 especies por parcela), y los bosques de *N. pumilio* en altitudes superiores presentaron la riqueza más baja (0,9 especies por parcela).

Tabla 5.4. Análisis de varianza (ANDEVA) simples para cobertura y riqueza de plantas de sotobosque en tipos de ambientes descritos en la Figura 5.2.

Variables	NB-B	NP-B	NP-A	P-B	P-A	F (p)
<i>Cobertura (%)</i>						
Dicotiledóneas	28,8	40,2	31,8	44,0	47,4	1,78 (0,139)
Monocotiledóneas	0,7a	8,7ab	3,2a	21,6bc	35,5c	13,58 (<0,001)
Helechos	0,2a	0,8b	0,0a	0,4ab	0,0a	3,94 (0,005)
Briófitas	21,2bc	9,6ab	27,8c	30,2c	1,4a	8,62 (<0,001)
Nativas	50,7a	51,0a	62,7ab	85,1b	83,0b	6,16 (<0,001)
Exóticas	0,1a	8,3bc	0,2a	11,2c	1,3ab	2,87 (0,027)
Vegetal Total	50,8a	59,3a	62,9ab	96,3c	84,4bc	6,91 (<0,001)
Suelo desnudo	37,8b	25,2ab	26,5ab	2,8a	14,4ab	3,57 (0,009)
Residuos leñosos	11,4b	15,6b	10,6b	1,0a	1,1a	13,10 (<0,001)
<i>Riqueza (especies por parcela)</i>						
Dicotiledóneas	10,3	8,8	9,5	8,9	7,6	0,83 (0,508)
Monocotiledóneas	2,3	2,6	2,0	2,3	2,3	0,30 (0,879)
Helechos	0,6	0,4	0,3	0,8	0,1	1,71 (0,153)
Nativas	11,8	9,6	11,5	11,1	8,8	1,26 (0,292)
Exóticas	1,3ab	2,2b	0,5a	0,9ab	1,2ab	2,95 (0,024)
Vegetal Total	13,1	11,8	11,9	12,0	10,0	0,45 (0,769)

F (p) = Prueba de Fisher y nivel de significancia entre paréntesis. Las letras indican diferencias significativas (Tukey $p < 0,05$).

Cuando se analizó la cobertura del sotobosque en los diferentes tipos de uso del suelo (Tabla 5.5), la cobertura de dicotiledóneas no presentó diferencias significativas ($p = 0,446$), mientras que la cobertura de monocotiledóneas difirió entre los bosques no aprovechados y pastizales y todas las unidades antropogénicamente alteradas (en adelante tanto el aprovechamiento forestal como el uso ganadero), mientras que la cobertura de helechos fue significativamente menor en los bosques y pastizales con uso ganadero. Del mismo modo, la cobertura de briófitas mostró valores significativamente más bajos en los bosques con aprovechamientos viejos que en los de aprovechamientos nuevos (4% y 7%, respectivamente). Las variables de la cobertura del suelo desnudo y de residuos leñosos también cambiaron significativamente entre las unidades antropogénicamente alteradas. El suelo desnudo fue importante en bosques sin aprovechamiento y con aprovechamiento viejo (39% y 23%, respectivamente), y considerablemente menor

en pastizales. Como era de esperar, los residuos leñosos fueron más altos dentro de los bosques que en los pastizales. En los bosques aprovechados, los residuos leñosos fueron significativamente mayores en NP-AN que en NP-AV, y esto fue inversamente proporcionales a la cobertura del suelo desnudo.

Considerando la riqueza de especies, las dicotiledóneas, monocotiledóneas y helechos mostraron diferencias significativas entre todas las unidades antropogénicamente alteradas. Sin embargo, no se encontraron diferencias significativas para la riqueza de especies nativas entre todas las unidades de paisaje. En contraste, la riqueza de especies exóticas mostró diferencias significativas entre las unidades, fluctuando de 3,8 especies por parcela en los bosques aprovechados a 0,4 en los NP-I. Los bosques con uso ganadero presentaron menores valores de riqueza exótica (1,8 especies por parcela) que los bosques aprovechados (ambos NP-AN y NP-AV, con 3,8 especies por parcela cada uno), muy similar a las los pastizales intactos y aquellos con ganadería (1,0 y 1,6 especies por parcela, respectivamente). Los análisis multivariados (conglomerados, DCA y CCA) indicaron que las diferencias descritas previamente sobre la composición de plantas no se debieron simplemente a un solo factor, sino que se debieron a una combinación de gradientes naturales e impactos antropogénicos.

Tabla 5.5. Análisis de varianza (ANDEVA) simples para cobertura y riqueza de plantas de sotobosque en tipos de uso de la tierra descritos en la Figura 5.3.

Variables	NP-I	NP-AV	NP-AN	NP-UG	P-I	P-UG	F(p)
<i>Cobertura (%)</i>							
Dicotiledóneas	28,2	45,2	37,4	41,5	45,3	48,8	0,97 (0,446)
Monocotiledóneas	1,2a	9,0ab	14,9ab	11,8ab	25,5b	22,5ab	3,06 (0,018)
Helechos	0,2a	1,3b	1,0ab	0,1a	0,7ab	0,0a	2,83 (0,025)
Briófitas	20,7b	3,5a	6,7ab	19,4b	22,6b	25,7b	3,24 (0,013)
Nativas	50,2a	50,1a	44,8a	61,6ab	90,6b	82,5ab	3,52 (0,009)
Exóticas ^a	0,1a	8,9ab	15,2b	11,3ab	3,4ab	14,5ab	3,47 (0,009)
Vegetal Total	50,3a	59,0a	60,0ab	72,7ab	94,0b	97,0b	4,94 (<0,001)
Suelo desnudo	38,9b	23,2ab	17,5ab	17,1ab	4,4a	3,0a	3,28 (0,012)
Residuos leñosos	10,8ab	17,8bc	22,5c	10,1ab	1,6a	0,0a	10,12 (<0,001)
<i>Riqueza (especies por parcela)</i>							
Dicotiledóneas	8,8a	12,7b	12,0ab	8,5a	8,8a	8,0a	3,79 (0,006)
Monocotiledóneas	1,5a	3,4b	4,7b	2,5ab	3,4ab	4,4b	3,88 (0,005)
Helechos	0,6ab	0,9b	1,2b	0,3ab	0,4ab	0,0a	3,97 (0,004)
Nativas	10,4	13,3	14,0	10,8	11,6	9,4	2,06 (0,086)
Exóticas	0,4a	3,8b	3,8b	1,8ab	1,0ab	1,6ab	5,37 (<0,001)
Vegetal Total	10,8a	17,1b	17,8b	11,3a	12,6ab	12,4ab	4,36 (<0,001)

F(p) = Prueba de Fisher y nivel de significancia entre paréntesis. Las letras indican diferencias significativas (Tukey $p < 0,05$). ^aLa cobertura de exóticas fue transformada usando $\ln(Y + 1)$ antes del análisis, pero no se muestran los datos transformados.

Los análisis de conglomerados resaltaron las diferencias entre bosques y pastizales, y las diferencias entre altitudes en cada tipo de ambiente (Figura 5.5 A), mostrando una menor variación entre bosques de *N*.

pumilio de baja y alta altitud, seguidos por bosques *N. betuloides*, que entre los pastizales, que se unen en un mayor nivel de variación. En cuanto a la exposición, los ensambles de plantas de N y S (exposiciones más sombreadas) fueron más similares entre ellos que en las exposiciones E y O (más iluminadas) (Figura 5.5 B), que también fueron similares entre ellos, pero en una distancia euclidiana más corta. El análisis de conglomerados con tipos de uso del suelo también remarcó las diferencias entre los bosques y pastizales, y entre ellos y aquellas unidades de la tierra con o sin impactos (Figura 5.5 C). Los bosques con aprovechamientos viejos fueron más similares a los bosques intactos, seguidos de los bosques con aprovechamientos nuevos. Los bosques más disímiles fueron los alterados por uso ganadero.

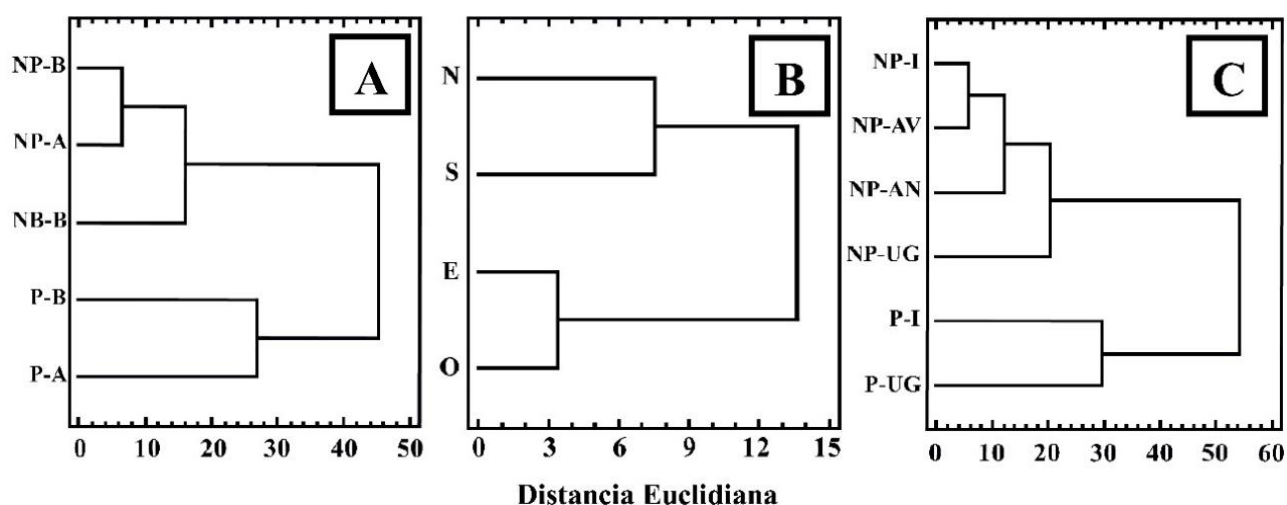


Figura 5.5. Análisis de conglomerados para la cobertura de plantas del sotobosque, considerando: (A) tipos de ambientes descritos en la Figura 5.2, (B) exposición (N = norte, S = sur, E = este, O = oeste), y (C) tipos de uso de la tierra descritos en la Figura 5.3.

El modelo unimodal con análisis de correspondencia canónica (CCA) mostró tendencias similares a las descritas anteriormente. El CCA mostró ordenaciones restringidas con una inercia total de 9,6, donde el Eje 1 presentó un Autovalor de 0,651 y el Eje 2 un Autovalor de 0,425, y una varianza porcentual acumulada de la correlación especie-ambiente del 55%. En este análisis (Figura 5.6), el Eje 1 fue influenciado por la estructura forestal (CC, AD, VTCC, RL), y el Eje 2 estuvo más relacionado con las variables ambientales (ALT, PEND, las exposiciones N-S y E-W). Cuando el grupo taxonómico y el origen de las especies fueron analizados (Figura 5.6A), el Eje 1 mostró una división entre las especies nativas más relacionadas con los pastizales a la derecha (ej. *Deschampsia kingii*, *Carex magellanica*, *Azorella fuegiana*), y las especies forestales más típicas de la izquierda (ej. *Dysopsis glechomoides*, *O. chilensis*, *Ranunculus fuegianus*). Del mismo modo, el ordenamiento de especies exóticas fue principalmente impulsada por el Eje 2, colocándolas

en altitudes más bajas y en la exposición norte (ej. *C. fontanum*, *Stellaria media*, *P. pratensis*, *T. officinale* o *Ranunculus repens*). Considerando los grupos taxonómicos, las especies dicotiledóneas y monocotiledóneas nativas se distribuyeron más o menos homogéneamente a lo largo de los bosques y los pastizales, y con la pendiente y los gradientes altitudinales. Cuando se representaron los tipos de ambientes en el CCA (Figura 5.6 B), se destacaron las diferencias entre los bosques y los pastizales, así como entre la altitud inferior y superior. Del mismo modo, los bosques de *N. betuloides* conformaron un grupo conspicuo, ligeramente superpuesto y con características intermedias entre los bosques de *N. pumilio* a baja y alta altitud. Cuando se representaron los tipos de uso del suelo (Figura 5.6 C), los aprovechamientos nuevos y los bosques intactos, así como los pastizales intactos conformaron los grupos menos dispersos, con los NP-AN concentrados en altitudes más bajas y pendiente en las exposiciones norte, mientras que NP-I y P-I se mezclaron con los tipos de uso de la tierra impactadas. Además de esto, las unidades de muestreo con uso ganadero se distribuyeron a lo largo del Eje 2, tanto en bosques como en pastizales. Finalmente, cuando las unidades de muestreo se clasificaron por riqueza de especies exóticas por parcela (Figura 5.6 D), las parcelas con > 3 exóticas se agruparon principalmente en altitudes más bajas y exposición sur, correspondiendo en gran medida con NP-AN y NP-AV (solo dos parcelas con > 3 exóticas estuvieron en P-B, y solo uno de estas tenía uso ganadero). Mientras tanto, el grupo de 1-2 exóticas incluyó parcelas de todas las categorías de ambientes y uso de la tierra, tanto en bosques como en pastizales. Lo mismo se observó para el grupo de 0 exóticas, pero estas parcelas estuvieron más concentradas en altitudes altas y mayores pendientes. Finalmente, fue inesperado que este análisis no incluyera ningún efecto para las diferentes fases de desarrollo bajo dinámica natural (óptimo crecimiento inicial y crecimiento final, bosque maduro y desmoronamiento), las cuales no fueron identificadas como un impulsor de los diferentes ensambles de plantas nativas o exóticas en este estudio (Tabla 5.1).

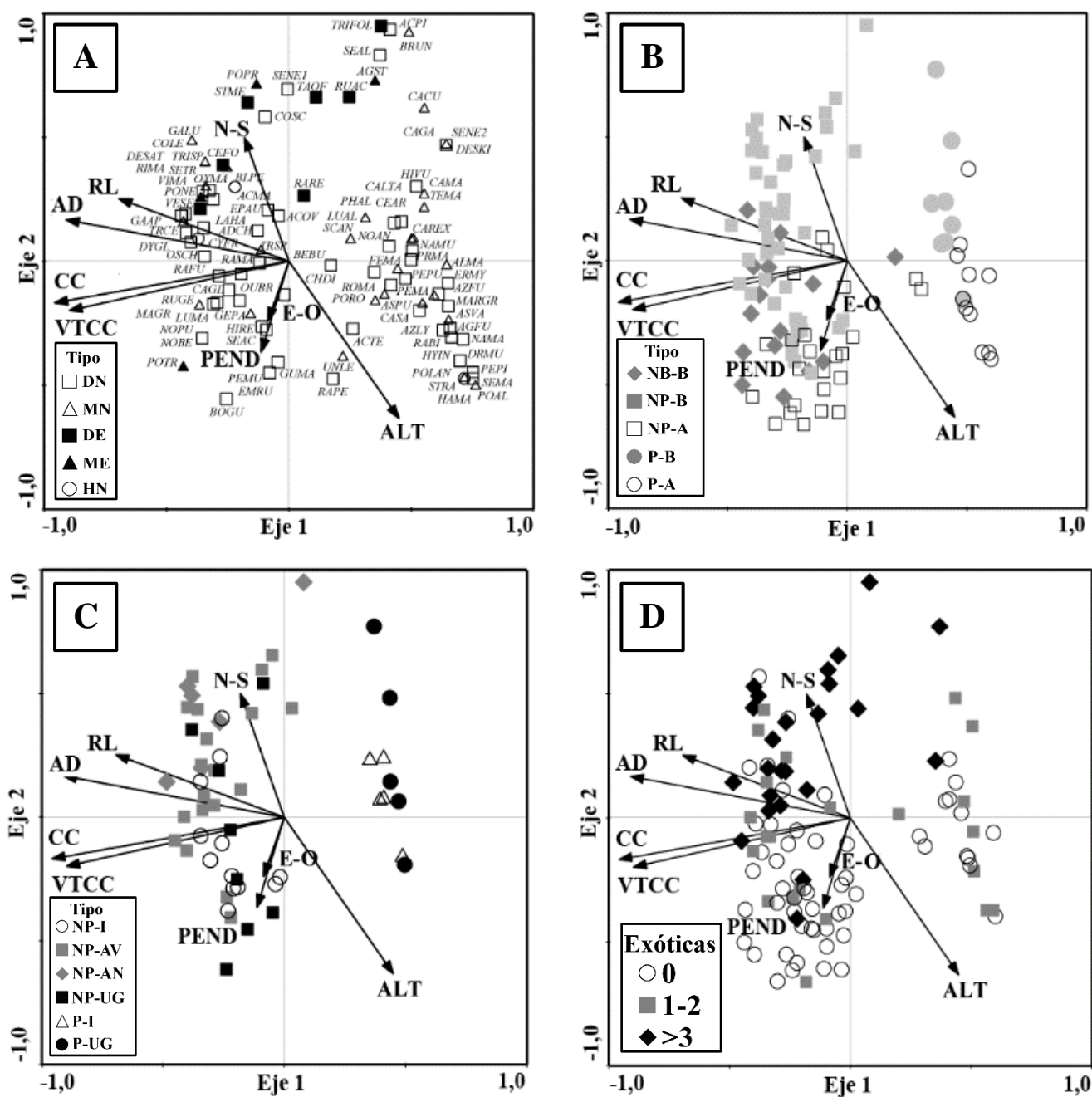


Figura 5.6. Análisis canónico de correspondencia (CCA) basado en la cobertura de especies vegetales: (A) plantas clasificadas por grupo taxonómico y origen (DN = dicotiledóneas nativas, MN = monocotiledóneas nativas, DE = dicotiledóneas exóticas, ME = monocotiledóneas exóticas, HN = helechos nativos); (B) unidades de muestreo clasificadas por los ambientes descritos en la Figura 5.2; (C) unidades de muestreo clasificadas por los usos de la tierra descritos en la Figura 5.3; y (D) unidades de muestreo clasificadas por la cantidad de especies de plantas exóticas por parcela (0 especies, 1-2 especies, >3 especies). Códigos de las variables explicativas en Tabla 5.1.

El primer DCA (Autovalor de 0,3931 para el Eje 1 y 0,1127 para el Eje 2) definió las relaciones entre los tipos de ambientes: bosques (NB-B, NP-B) y pastizales (Figura 5.7 A). Este gráfico dividió marcadamente las especies de bosque y pastizales, con más especies exóticas relacionadas en NP-B que en P-B y que en NB-B. Asimismo, pocas especies fueron compartidas entre los tipos de ambientes (23%), destacando que pocas especies generalistas existen en el área de estudio (ej. *P. mucronata*). El segundo DCA analizó los tipos forestales con aprovechamientos e intacta (Figura 5.7 B). El ordenamiento con los Ejes 1 (Autovalor de 0,3837) y 2 (Autovalor de 0,0394) mostró una mayor cantidad de especies compartidas entre los tres tipos de bosque (35%), con mayor cantidad de especies exclusivas en I que en AV que en AN. Asimismo, hubo muy pocas especies compartidas solo entre AN e I (*Caltha sagittata* y *Trisetum spicatum*), mientras que las especies compartidas solo entre AN y AV fueron principalmente exóticas, y las especies compartidas solo entre AV e I fueron principalmente nativas, a pesar de algunas especies exóticas como *Poa trivialis* y *Rumex acetosella* presentaron mayores coberturas en I en comparación con AV. El tercer DCA (Autovalor de 0,2885 para el Eje 1 y 0,0894 para el Eje 2), comparando los tipos de impacto antropogénico (Figura 5.7 C), mostró un ordenamiento de especies de plantas mucho más equitativa (ej. el 44% de las especies se observaron en el centro del gráfico).

Sin embargo, hubo demasiadas plantas encontradas exclusivamente en los bosques sin aprovechamiento, siendo todas estas nativas. Además de esto, varias especies presentaron mayores coberturas en áreas aprovechadas y con uso ganadero; ej. especies exóticas como *Agrostis stolonifera* y *R. acetosella* estuvieron más representadas en el uso ganadero, mientras que *P. nemoralis*, *R. repens* y *S. media* estuvieron más relacionadas con los bosques aprovechados, mientras que solo una especie exótica (*P. trivialis*) presentó mayor cobertura en los bosques intactos en comparación con A y UG.

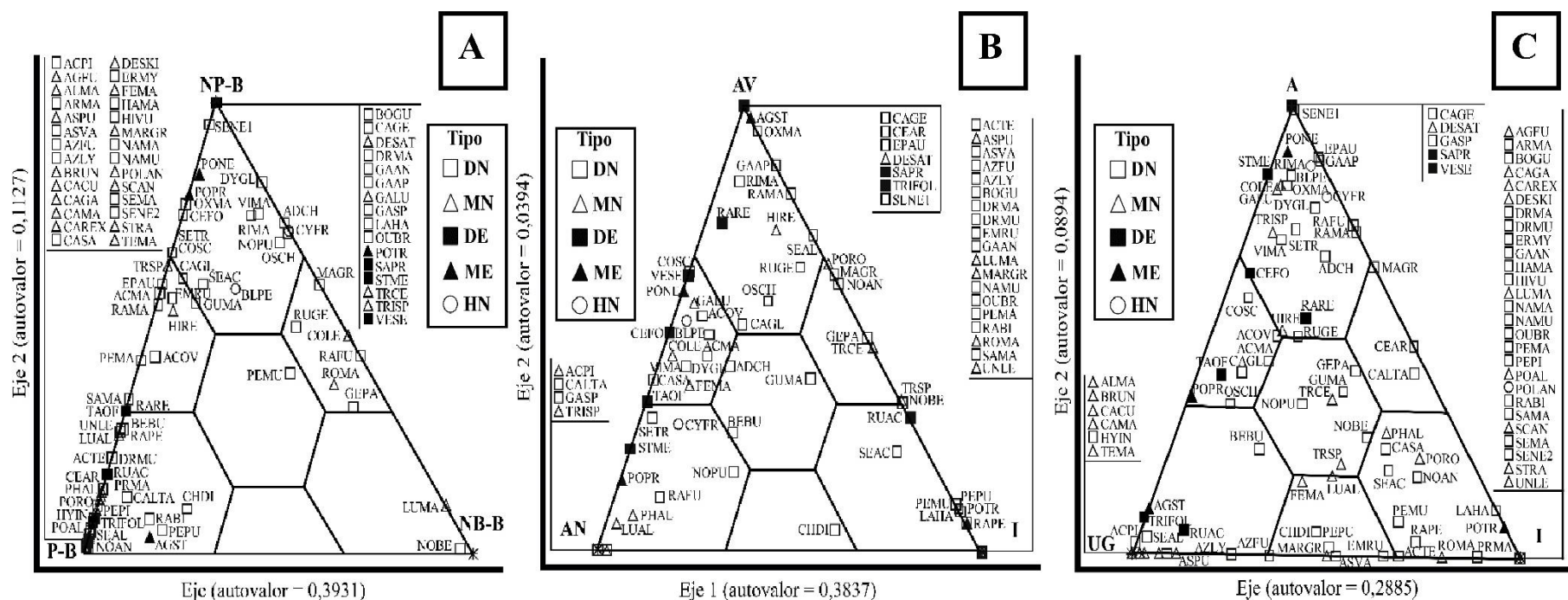


Figura 5.7. Análisis de correspondencia sin tendencia (DCA) basado en puntuaciones de cobertura de plantas del sotobosque por grupo taxonómico y origen (DN = dicotiledóneas nativas, MN = monocotiledóneas nativas, DE = dicotiledóneas exóticas, ME = monocotiledóneas exóticas, HN = helechos nativos), considerando: (A) tipo de ambiente (NB-B = bosque de *N. betuloides* a baja altitud, NP-B = bosque de *N. pumilio* a baja altitud, P-B = pastizales a baja altitud); (B) tipo de uso de la tierra forestal (I = intacto, AV = aprovechamiento viejo, AN = aprovechamiento nuevo); y (C) tipos de impacto antropogénico (I = intacto, A = aprovechamiento forestal, UG = uso ganadero).

Discusión

Ensamble de plantas en diferentes tipos de ambientes

La cuenca del Valle de Andorra está dominada por bosques (siempreverde y deciduos, en el 81% de la superficie analizada) entremezclados con ambientes abiertos (pastizales, turberas y vegetación alpina, en el 19% del área), donde los bosques corresponden principalmente a especies nativas de bosques maduros sin manejo previo (60% de los bosques, incluidos los siempreverde y deciduos no aprovechados, tanto en altitudes bajas como en altas). El aprovechamiento cambió la estructura forestal de bosques primarios a secundarios (40% de los bosques se encuentran en una de las varias fases de regeneración), principalmente en los rodales *N. pumilio* con fácil acceso a las rutas y más cercanos a la ciudad (Gutiérrez, 1994; Cellini, 2006).

Para los bosques templados y los ambientes abiertos asociados (ej. pastizales), está bien descrito que la estructura forestal afecta a la dinámica de regeneración, composición de diferentes comunidades de organismos y biodiversidad en términos generales (ej. Tilman, 1994; Frangi et al., 2005; Martínez Pastur et al., 2013a). En este estudio, se observó que en los tipos de ambientes forestales la mayoría de las variables de la estructura forestal variaron significativamente con la altitud, disminuyendo en magnitud cuando la altitud aumenta, como se citó para otros autores (Martínez Pastur et al., 1994; Frangi et al., 2005), y que puede afectar los patrones de crecimiento y la regeneración de los árboles y los ciclos biogeoquímicos naturales (Barrera et al., 2000; Massaccesi et al., 2008; Moretto y Martínez Pastur, 2014) influyendo sobre la biodiversidad (ej. plantas del sotobosque). Los ensambles de plantas dependen fuertemente de los diferentes tipos de ambientes y de los gradientes ambientales estudiados. En este trabajo, la riqueza y la cobertura variaron enormemente entre los tipos de bosques y los pastizales a través de las altitudes, y los diferentes usos antropogénicos actuaron como impulsores del cambio tanto en riqueza como en cobertura (ej. permitiendo la colonización exótica de plantas). Algunos estudios sugieren que estas diferencias en ensambles de plantas están asociadas con la topografía o la ubicación en el paisaje (ej. Mestre et al., 2017 para la Patagonia Sur), que también puede estar relacionado con el clima a nivel regional (Frangi et al., 2005). En nuestro estudio, los tipos de ambientes mostraron diferencias en sus conjuntos de especies incluso dentro del mismo ecosistema con la misma topografía, clima, propiedades del suelo y régimen hídrico (similar a los hallazgos de Huertas Herrera et al., 2018). De hecho, algunas de estas unidades de un tipo de bosque específico (ej. deciduo de *N. pumilio*) presentaron una composición florística heterogénea en el sotobosque dependiendo de la altitud, la exposición y la pendiente donde fueron encontrados. Además de esto, la presencia de especies exóticas fue más importante en los bosques que en los pastizales, incluyendo aquellos a altitudes bajas y altas. El hecho de que los tipos de ambientes con el mismo tipo de bosque

presentaran diferentes conjuntos de especies contradice la idea de que los bosques de *Nothofagus* configuran elementos ecológicos continuos desde el nivel del mar hasta el límite arbóreo (tree-line). Los resultados de este estudio respaldan sugerencias previas de que la diversidad biológica a meso-escala puede variar significativamente en el paisaje para un mismo ecosistema (Martínez Pastur et al., 2016b, 2017a; Lencinas et al., 2017a).

Las variables ambientales pueden explicar algunas variaciones en el ensamble de plantas

Los ambientes de montaña se caracterizan por presentar grandes gradientes ambientales en distancias cortas, donde las altitudes más altas producen temperaturas más bajas y condiciones severas para el crecimiento de las plantas (Bacaro et al., 2015). En las montañas de Tierra del Fuego, se ha observado que los cambios del bosque deciduo a través de un gradiente altitudinal están relacionados con la disminución de las temperaturas y el aumento de la precipitación (también la relación entre agua y nieve) afín con la altitud y cercanía a la influencia oceánica (Barrera et al., 2000; Kreps et al., 2012). Las bajas temperaturas pueden afectar la disponibilidad de agua a lo largo del año, disminuir la duración de la estación de crecimiento, aumentar las heladas o daños mecánicos debido a los impactos de nieve e influencia sobre funciones biológicas como fenología foliar, crecimiento radial y tasas de descomposición (Barrera et al., 2000; Massaccesi et al., 2008; Moretto y Martínez Pastur, 2014). Además, este patrón de precipitación distinto, junto con las variaciones edáficas y topográficas locales, influye sustancialmente en la distribución de la vegetación (Peri et al., 2017b). Estudios previos en los bosques templados del hemisferio norte mostraron que la estructura forestal y los gradientes naturales están más relacionados con la peculiaridad de la composición del sotobosque que con los tipos forestales específicos (Bonari et al., 2017), donde los ensambles de las plantas del sotobosque podrían relacionarse tanto con los principales gradientes ambientales como con los rasgos funcionales particulares de las especies arbóreas (Terwei et al., 2016). En nuestro estudio, la exposición y la altitud fueron los impulsores naturales más importantes sobre la riqueza y la cobertura de las especies de sotobosque entre las unidades de paisaje. Los tipos de bosque explicaron parcialmente la diversidad del sotobosque, considerando que las especies de árboles deciduos de *N. pumilio* crecen en suelos bien drenados (Frangi y Richter, 1994), mientras que los siempreverdes de *N. betuloides* requieren condiciones ambientales más suaves (ej. altitudes intermedias o cercanía a cuerpos de agua) (Gutiérrez, 1994; Allué et al., 2010). Sorprendentemente, en nuestro trabajo, ni la mayor parte de la estructura forestal ni las fases de desarrollo bajo dinámica natural de los rodales (Tabla 5.1) explicaron significativamente los ensambles de especies nativas o exóticas del sotobosque.

Los impactos antropogénicos modifican el ensamble original de las plantas

En la Patagonia Sur, las plantas se han utilizado como indicadores útiles de modificaciones de la biodiversidad bajo diferentes escenarios de impactos generados por actividades antropogénicas como la silvicultura (Lencinas et al., 2011, 2017a) o el pastoreo de ganado (Peri et al., 2013). Se ha documentado aquí que los ensambles de plantas nativas y exóticas estaban relacionados con los gradientes ambientales, pero también se vieron afectados por las actividades económicas antropogénicas. Además de encontrar especies exclusivas en diferentes ambientes, encontramos varias especies exclusivas en las unidades de aprovechamiento forestal y uso ganadero. En los bosques impactados por los aprovechamientos, algunas especies nativas y exóticas se encontraron exclusivamente allí, que pudieron ser habitantes de estos bosques antes de la perturbación y sobrevivir allí a la afectación del sitio, o pudieron encontrar las condiciones apropiadas para el crecimiento (ej. luz, humedad y disponibilidad de nutrientes, competencia con otras especies) solo en los bosques aprovechados. Este podría ser el caso de las dos especies exóticas que se encontraron exclusivamente en rodales aprovechados: una de ellas apareció solo en bosques con aprovechamientos viejos (*Sagina procumbens*) y otra que colonizó los bosques aprovechados desde los primeros años después del aprovechamiento (*Veronica serpyllifolia*). Por otro lado, las especies exclusivas encontradas en las unidades de uso ganadero eran solo nativas, y las especies exóticas presentes también estaban presentes en los bosques aprovechados e intactos, denotando el papel generalista de estas especies exóticas, su capacidad de naturalización y sus bajos requerimientos de recursos. Asimismo, solo hubo una unidad de uso ganadero donde la riqueza de especies exóticas fue > 3 , y las plantas exóticas estuvieron ausentes en la mitad de las unidades en esta categoría, por lo tanto, el impacto del uso ganadero en este estudio no puede ser el principal impulsor de la introducción y permanencia de especies exóticas en estos ambientes.

Algunos estudios reportan la plasticidad de algunas especies de plantas para ocupar diferentes hábitats, como bosques maderables y ambientes no productivos asociados (Lencinas et al., 2005, 2008a, 2008b). Estas plantas pueden reaccionar rápidamente en los bosques impactados cuando las condiciones cambian favorablemente. Otros estudios también sugieren que una mayor biodiversidad específica está asociada con sitios de alta calidad (ej. Gallo et al., 2013; Lencinas et al., 2014 para bosques de *Nothofagus*), que probablemente deberían ser los primeros afectados por las operaciones de aprovechamiento. Además de esto, el aprovechamiento modifica las variables de la estructura forestal, afectando directamente la autoecología de las especies arbóreas, la estructura del dosel y su composición, e indirectamente las variables ambientales asociadas (ej. principalmente la humedad del suelo y la luz) y puede generar compensaciones con el éxito de la regeneración (Martínez Pastur et al., 2011a, 2013a). Estos efectos, directos e indirectos, afectan a los organismos del ecosistema (no solo plantas vasculares, también insectos,

aves y otros componentes bióticos) (Lencinas et al., 2008c, 2009, 2011, 2014, 2015, 2017a; Spagarino et al., 2001), donde los sistemas naturales se modificaron significativamente y permitieron incorporar especies exóticas de otros ambientes asociados (Martínez Pastur et al., 2002b; Lencinas et al., 2011, 2017a). En correspondencia con esto, observamos que algunas especies exóticas, como *P. trivialis* y *R. acetosella*, colonizaron bosques intactos, probablemente a través de arroyos o vientos, o a través del ganado y la vida silvestre (ej. *Lama guanicoe*). En nuestro estudio, algunas plantas exóticas a altitudes más bajas fueron sembradas para mejorar pastizales naturales para pastoreo de ganado (ej. *Trifolium repens*). Estas especies exóticas podrían ser dispersadas por el ganado (ej. *P. pratensis* es preferida en la dieta y se dispersó rápidamente a través del estiércol). Además, el forrajeo selectivo durante el pastoreo favoreció la selección de las especies adaptadas a cortes periódicos y recurrentes, que tienden a homogeneizar el área (ej. *T. repens* en P-UG). Además, el ganado genera conflictos (trade-offs) con otros herbívoros nativos (ej. *L. guanicoe*) (Martínez Pastur et al., 2016c), lo que a su vez puede afectar a la comunidad vegetal en todos los tipos de ambientes, incluso en bosques intactos o pastizales de altitudes superiores (ej. pastizales de alta montaña o alpinos), debido a su desplazamiento. Nuestros análisis remarcan que el pastoreo de ganado fue un importante conductor de cambio, generando mayores diferencias entre las unidades de paisaje con o sin uso ganadero. Sin embargo, aunque el ganado generó cambios importantes en el ensamble de plantas, no presentó un mayor impacto de las especies exóticas en comparación con los aprovechamientos forestales, como se discutió anteriormente.

Varios bosques maduros fueron transformados en bosques secundarios con una estructura más regular (Cellini, 2006), lo que permitió a las especies exóticas establecerse en estos rodales y cambiar el ensamble de las especies de plantas después del aprovechamiento (Martínez Pastur et al., 2002b; Lencinas et al., 2011, 2017a). Sin embargo, con el tiempo, muchos de estos rodales recuperan algunas variables de la estructura forestal del bosque maduro (ej. cobertura de copas). De hecho, los bosques con aprovechamientos viejos en nuestro estudio no presentaron diferencias significativas en la estructura forestal con bosques maduros intactos. En este sentido, también el ensamble del sotobosque en los aprovechamientos viejos recupera las métricas originales, tanto de riqueza como de cobertura, siendo más similares con los bosques intactos (ej. el intercambio de más especies nativas con bosques intactos que con bosques con aprovechamientos nuevos). Sin embargo, una vez que las especies exóticas llegan a los bosques aprovechados, estas mantienen su presencia en el tiempo (ej. *C. fontanum*, *P. nemoralis*), o incluso no pueden llegar inicialmente sino colonizar después (*Sagina procumbens* y *T. repens*).

Impactos antropogénicos como conductores de invasiones biológicas

Investigaciones previas develan que los impactos antropogénicos, la altitud y el uso del suelo de la matriz del paisaje influyen en los procesos de ocurrencia de plantas exóticas en la Cordillera de los Andes en la Patagonia Norte (Pauchard y Alaback, 2004). Esto podría implicar que en las altitudes más altas las comunidades nativas se conservaron mejor en su composición porque la mayoría de las especies exóticas encuentran mayor dificultad para establecerse (Pauchard et al., 2009). Además de esto, algunas especies de plantas exóticas han sido reportadas como invasoras en la Patagonia Sur (ej. *T. officinale*, *A. stolonifera*, *P. pratensis*) (Peri et al., 2016a); y algunas de ellas son capaces de transformar las unidades de paisaje de formas nunca antes vistas, ej. *Hieracium pilosella* en la estepa de magallánica (Díaz-Barradas et al., 2015). En concordancia, en este estudio se registraron pocas plantas exóticas en altitudes más altas o en ambientes intactos, pero el cambio climático (ej. niveles más altos de temperatura y precipitación) podría ser más adecuado para otras especies exóticas ya presentes en la región. Esta sugerencia está respaldada por estudios anteriores en otros bosques templados del mundo, ej. a lo largo del gradiente de altitudinal de los Alpes europeos, donde si bien se ha encontrado una marcada disminución en la riqueza de especies exóticas con la altitud, en un futuro próximo la ocurrencia de plantas exóticas en zonas de alta montaña podría ser una consecuencia del cambio climático (ej. calentamiento) y el aumento de la presión humana (Lenoir et al., 2008; Barni et al., 2012). Con base en los resultados de la producción primaria neta terrestre (PPN) y los escenarios climáticos de Patagonia Sur descritos por Zhao y Running (2010), Kreps et al. (2012), Huertas Herrera et al., (2016) y Martínez Pastur et al. (2019 *inédito*), es probable que la prevalencia de plantas exóticas aumente su ocurrencia en estos paisajes montañosos debido al cambio climático. Por ejemplo, *Hypochaeris radicata*, que fue descrita por Moore (1983) como ampliamente naturalizada en Tierra del Fuego, pero que se considera invasora en otras regiones del mundo templadas más cálidas, como se ha reportado por Pauchard y Alaback (2004) y McDougall et al. (2005). Muchos autores destacan el riesgo de aumentar la introducción directa de especies exóticas con las adaptaciones ecofisiológicas especializadas a los ambientes de montaña que en el futuro podrían aumentar un riesgo de invasión (ej. McDougall et al., 2005; Alexander et al., 2011). En nuestro estudio, muchas de las especies exóticas de plantas detectadas aún no son consideradas invasoras por ecólogos o gestores forestales (entre otros), pero el cambio climático u otros impactos antropogénicos podrían modificar las condiciones actuales y favorecer su capacidad ocurrencia. El estudio de los mecanismos de ocurrencia podría proporcionar algunas herramientas para prevenir o desarrollar estrategias para controlar o minimizar esta amenaza sobre la integridad de los ambientes naturales y antrópicos (Kueffer et al., 2014).

Futuras mejoras en nuestra comprensión y manejo de los bosques del mundo se construirán sobre una base de conocimiento y perspectivas en expansión; esta base, en parte, incluye el conocimiento derivado de

las oportunidades que ofrece la evaluación de patrones a escala de paisaje en bosques con y sin manejo forestal (Binkley et al., 2018). En nuestra área de estudio, una historia reciente de impactos (menos de 100 años incluyendo aprovechamientos y uso ganadero), incluyendo áreas con grandes impactos y otras sin impacto evidente, ofrecen una oportunidad única para comprender procesos ecológicos (ej. ocurrencia de especies) a corto plazo ligados a las apuestas productivas y de conservación nacional y mundial de los bosques templados. En relación con esto, la integración del territorio (land-sharing) en lugar de la separación (land-sparing) podría ser una herramienta de manejo útil para moderar la disponibilidad de sitios que podrían ser invadidos, mediante la generación de una mayor heterogeneidad espacial a meso-escala (paisaje). Del mismo modo, la conservación de algunos legados estructurales y microambientes en los bosques (ej. por diferentes tipos de retenciones), podría proporcionar hábitats para las especies de plantas nativas y mejorar su supervivencia frente al riesgo de ocurrencia de plantas exóticas. Dado que la integración del territorio se convierte en la opción más realista de los paisajes montañosos de Patagonia Sur, las prácticas antropogénicas podrían desarrollarse para preservar el equilibrio entre la gestión y la conservación en el marco de la ocurrencia de especies exóticas, porque puede definir fundamentalmente su habitabilidad en lo largo de los tipos de ambientes y usos de la tierra.

Conclusiones particulares

Los gradientes ambientales y los impactos antropogénicos definen los conjuntos de plantas a meso-escala en la cuenca del Valle de Andorra, y también influyen en la distribución de especies exóticas, donde el principal impulsor de su establecimiento fue el aprovechamiento forestal. El uso ganadero no se puede generalizar como un impulsor de la ocurrencia de plantas exóticas. De esta manera, se puede aceptar la hipótesis planteada para este capítulo (Hipótesis 2). En todas las unidades de paisaje, las plantas de sotobosque se relacionaron principalmente con el tipo de bosque y las variables topográficas (altitud y exposición) (como se discutió en el Capítulo IV). Las especies nativas representan el componente más grande de los ensambles de plantas, que mantuvieron su integridad (intacto) a altitudes más altas, mientras que las especies exóticas cambiaron significativamente los ensambles de plantas a altitudes más bajas y en unidades impactadas por el uso de tierra. Tanto el ambiente como el uso del suelo mostraron diferencias en su conjunto de especies, incluso dentro del mismo tipo de ambiente, tanto en bosques como en pastizales (ambientes abiertos) (como se observó en los Capítulos II y III). El aprovechamiento cambió la estructura forestal, permitiendo un rápido desarrollo del sotobosque incluyendo la facilitación de la colonización de especies exóticas. Sin embargo, la recuperación de la estructura forestal en el tiempo permitió el restablecimiento del ensamble de especies del sotobosque, pero las especies exóticas permanecen en el ambiente.

CAPÍTULO VI

ENSAMBLE DE ESPECIES DE PLANTAS VASCULARES A MICRO-ESCALA EN RODALES DE *NOTHOFAGUS PUMILIO* CON Y SIN APROVECHAMIENTO FORESTAL

Introducción

En Tierra del Fuego un proceso adaptativo de producción y conservación forestal es una propuesta de manejo con retención variable (Figura 6.1 A), que apunta a preservar reservas dentro del bosque manejado (Martínez Pastur et al., 2009) y se corta la misma cantidad de árboles que en las cortas de protección (no hay una pérdida económica para el productor) (Martínez Pastur et al., 2009, 2013b). Esta silvicultura considera, posterior al aprovechamiento forestal, elementos útiles para mantener la estructura del ecosistema (Gibbons et al., 2008; Lindenmayer et al., 2012); ej. se mantienen árboles vivos, elementos de retención, sotobosque sin impacto, árboles muertos tirados en el suelo, tocones sin raíces y troncos en descomposición (Figura 6.1 B), cada uno de estos componentes contribuye a mantener el sistema original del bosque primario (Gibbons et al., 2008; Martínez Pastur et al., 2013a). Bajo este proceso, evaluar cada una de estas particularidades ayuda a entender todo el sistema.

Ejemplos de aprovechamiento forestal en el mundo revelan cómo se extraen los componentes del árbol: (i) en Finlandia remueven todo del bosque, aprovechando todo del árbol (tronco, hojas, ramas, raíces), extrayendo incluso los tocones, para luego partir de cero (ej. recuperando el suelo y plantando árboles); (ii) las hojas y las ramas se empaquetan para obtener energía-biomasa y el tronco para aserradero o papel; y (iii) pese a estas intensivas prácticas, se generan acciones de conservación para todas las especies que están amenazadas, lo que denota un alto grado de conocimiento sobre su biodiversidad (Martínez Pastur et al., 2013b). Otra práctica interesante, pero cuestionable, ocurre en Tasmania, donde cortan los árboles para madera y a los residuos aplican fuego, ya que para plantar eucalipto nativo se necesita una cama de cenizas (Wood et al., 2010).

Ahora bien, la retención variable como propuesta de manejo silvícola representa una alternativa de ganancia social y de conservación (Lindenmayer et al., 2000; Martínez Pastur et al., 2007a, 2009). Sin embargo, existe un impacto inevitable por el aprovechamiento forestal, pero una ganancia de conservación en los agregados desde una escala de rodal (Martínez Pastur et al., 2014), siendo necesario comprender cómo varía el ensamble de plantas vasculares a esta escala en distintas condiciones del bosque y localización geográfica.

En este sentido, siguiendo el enfoque top-down (de macro-escala a micro-escala) descrito en la Figura 1.12, el presente capítulo aborda estos factores en detalle a una micro-escala dentro de los bosques productivos de *N. pumilio*, con el objetivo de evaluar las diferencias en los ensambles de plantas vasculares del sotobosque a micro-escala originados por el manejo forestal considerando distintos grados de retención (ej. retención variable).

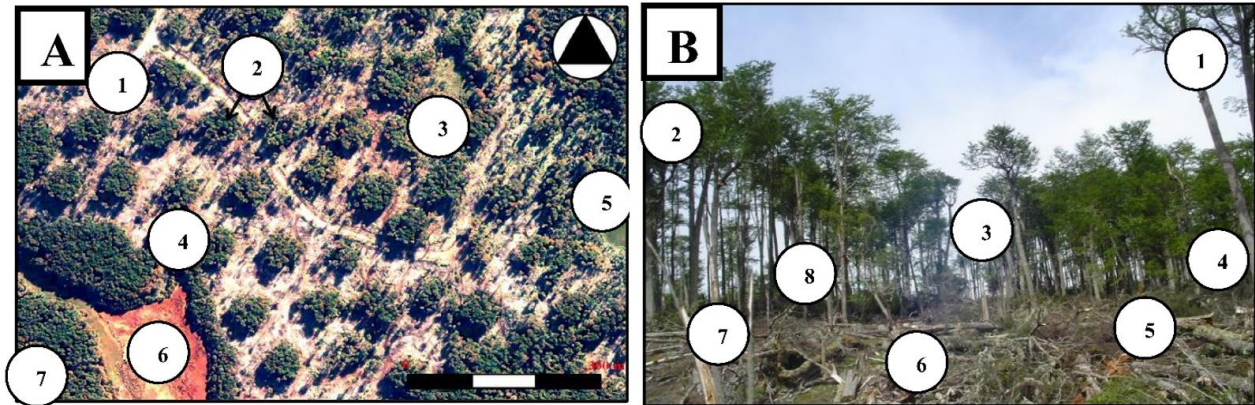


Figura 6.1. Retención variable (A) en bosque de *N. pumilio* y ambientes asociados (1 = retención dispersa, 2 = retención agregada, 3 = humedales, 4 = bordes. 5 = pastizales, 6 = turberas, 7 = bosque primario), y (B) vista frontal de la retención variable y elementos que le componen para la conservación a micro-escala (1 = retención dispersa, 2 = retención agregada, 3 = árboles vivos, 4 = humedal, 5 = troncos en descomposición, 6 = tocones y raíces, 7 = árboles muertos, 8 = sotobosque sin impacto).

Materiales y métodos

Área de estudio

El área de estudio corresponde a tres localidades diferentes, distribuidas en tres zonas geográficas (norte, centro y este de la isla), y que incluyen diferencias en latitud, longitud, elevación, influencia del clima y la distribución natural de *N. pumilio* de la isla (Figura 6.2): en la zona norte la estancia San Justo (SJ) a 54° 07' 22,39" S, 68° 36' 02,80" O; en la zona centro la estancia Los Cerros (LC) a 54° 22' 20,14" S, 67° 52' 00,47" O, y en la zona este una zona cercana al Río Irigoyen (RI) a 54° 37' 07,78" S, 66° 36' 24,50" O. En SJ el clima local tiene una fuerte influencia de vientos y tormentas del norte y oeste, principalmente del Océano Pacífico, debido a la baja altura de las montañas de los Andes hacia el oeste (>600 m.s.n.m.) que no actúa como barreras geográficas; por el contrario, en RI el clima local está controlado principalmente por vientos del este y tormentas con influencia del Océano Atlántico, por su proximidad a la costa y la falta de barreras al norte y al este; LC es la localidad más protegida de vientos y tormentas en comparación con

SJ y RI, relativamente cerca de las cadenas de montañas de altura media (~900 m.s.n.m.) en la parte central de la isla, más alejada de las costas (Lencinas et al. 2017a).

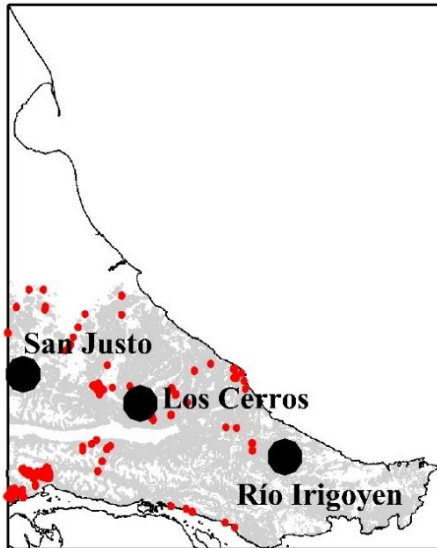


Figura 6.2. Ubicación de los sitios de estudio (puntos negros) en tres localidades distribuidas en el gradiente regional de la distribución natural de los bosques de *N. pumilio* en Tierra del Fuego. Puntos rojos representan puntos de muestreo.

Diseño experimental y análisis de datos

Para estudiar los factores que determinan los ensambles de especies de plantas del sotobosque en una micro-escala en bosques aprovechados en comparación con bosques no aprovechados, los tipos de manejo forestal propuestos fueron (Figura 6.3): (i) bosque maduro primario (BP), (ii) retención agregada (RA), y (iii) retención dispersa (RD). Se realizaron 4 parcelas por tipo de manejo (BP, RA, RD) en cada una de las localidades (las cuales representan un gradiente geográfico norte, centro y este); en total 36 parcelas ($n = 36$) (4 parcelas \times 3 localidades \times 3 tipos de manejo). Estas parcelas son permanentes y forman parte de la Red PEBANPA, localizadas en bosques de sitio medio-alto según Martínez Pastur et al. (1997). Se destaca que los bosques aprovechados fueron aprovechados entre 2001 y 2005 siguiendo el enfoque de retención variable propuesto por Martínez Pastur et al. (2009). En esta propuesta, el BP se mantuvo bajo la influencia de perturbaciones naturales sin intervención humana, con una estructura similar a rodales aprovechados: envejecida irregular con algunos árboles grandes (altura dominante total entre 20,5 y 27,5 m) de más de 200 años. En la RA se dejaron agregados del BP con forma circular (1 por hectárea) de 30 metros de radio, representando un 30% de retención del bosque original, y entre ellos se aplicó una tala rasa (extracción de todos los individuos). En la RD se dejaron 30 m²/ha de área basal que representa entre un 20 a 30% de retención del bosque original, con árboles dispersos regularmente sobre la unidad de intervención. Este

sistema es comparable con el sistema de cortas de protección, que tradicionalmente se utiliza en Tierra del Fuego.



Figura 6.3. Bosques estudiados: (A) Bosque primario, (B) retención agregada, y (C) retención dispersa.

Los muestreos florísticos y análisis de datos siguieron la metodología descrita en los Capítulos II y III, donde se determinó la riqueza de especies de plantas vasculares (dicotiledóneas, monocotiledóneas, helechos) y la cobertura utilizando una escala de Braun-Blanquet modificada (Clarke, 1986; Lencinas et al., 2011), siguiendo la taxonomía descrita en Moore (1983) y Correa (1969-1998), y se realizaron análisis multivariados de ordenamiento por escalamiento multidimensional no métrico (NMS), probando diferencias estadísticas mediante procedimientos de permutación multi-respuesta (MRPP), y evaluando especies indicadoras de cada tratamiento a través de un ISA.

Resultados

Los resultados de los ordenamientos del NMS indican marcados y diferentes ensambles de especies de plantas a micro-escala, donde los bosques primarios (BP) fueron más similares a la retención agregada (RA) que a la retención dispersa (RD) en San Justo y Río Irigoyen, pero presentó diferencias significativas en Los Cerros (Figura 6.4). El MRPP indicó que este patrón fue altamente significativo en las comparaciones a nivel general ($p < 0,001$) (Tabla 6.1). Por el contrario, a nivel de grupos (comparaciones de a pares), el MRPP indicó que hubo diferencias significativas principalmente entre el BP y RD.

Se registró un total de 35 especies para Los Cerros, 25 para San Justo y 37 para Río Irigoyen. El IndVal para comparaciones entre distintos tipos de manejo forestal (BP, RA, RD) a micro-escala en las tres localidades estudiadas (Los Cerros, Río Irigoyen, San Justo) muestra que la retención dispersa presentó el mayor número de especies indicadoras, tanto a nivel general (5 especies) como a nivel de localidad (~4 especies) (Tabla 6.2). De hecho, a nivel general todas las especies indicadoras se encontraron en RD; incluso no hubo especie indicadora en RA, y BP solo presentó una especie por cada localidad. Otro resultado fue que la mayoría de las especies indicadoras encontradas en la retención dispersa eran exóticas (60% a nivel

general, y por localidad 66% en Los Cerros, 40% en Río Irigoyen y 50% en San Justo), con valores de indicación perfecta (IndVal = 100) y significativos ($p = 0,006$) (ej. *Taraxacum officinale* en Río Irigoyen).

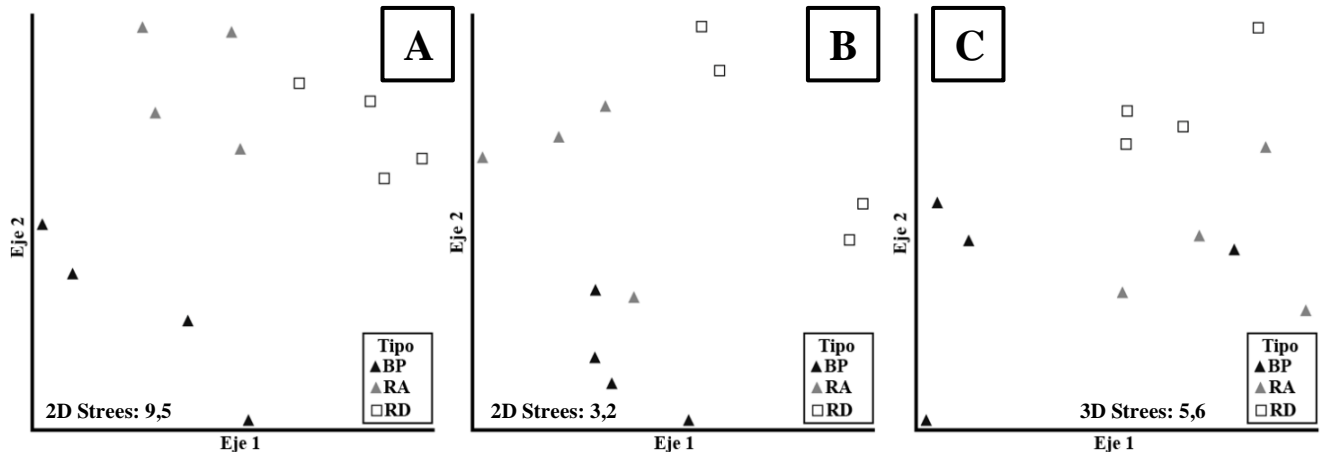


Figura 6.4. Ordenamientos del ensamble de especies plantas en bosques de *N. pumilio* a micro-escala de acuerdo con su condición del bosque (BP = bosque primario, RA = retención agregada, RD = retención dispersa) en tres localidades: (A) Los Cerros, (B) Río Irigoyen y (C) San Justo.

Tabla 6.1. Resultados del procedimiento de permutación multi-respuesta (MRPP) para evaluar las diferencias entre distintas condiciones de bosque (BP = bosque primario, RA = retención agregada, RD = retención dispersa) a micro-escala en tres localidades.

Localidad	Comparación de grupo	<i>T</i>	<i>A</i>	<i>P</i>	Significancia
Los Cerros	General	-5,608	0,247	<0,001	**
	RA vs. RD	-3,093	0,157	0,009	**
	RA vs. BP	-3,770	0,197	0,004	**
	RD vs. BP	-4,044	0,251	0,005	**
Río Irigoyen	General	-3,424	0,123	0,001	**
	RA vs. RD	-2,212	0,084	0,018	*
	RA vs. BP	-1,661	0,064	0,057	NS
	RD vs. BP	-3,543	0,148	0,004	**
San Justo	General	-3,367	0,121	0,002	**
	RA vs. RD	-1,946	0,089	0,042	*
	RA vs. BP	-1,401	0,053	0,091	NS
	RD vs. BP	-3,306	0,150	0,009	**

Tabla 6.2. Análisis de especies indicadoras (IndVal y probabilidad) para comparaciones entre distintas condiciones de bosque (BP = bosque primario, RA = retención agregada, RD = retención dispersa) a micro-escala en tres localidades.

Nivel de análisis		Especie	Condición del bosque		
			BP	RA	RD
General		<i>Acaena magellanica</i>			61,7 (0,001)
		<i>Cerastium fontanum</i>			65,3 (<0,001)
		<i>Ribes magellanicum</i>			50,0 (0,001)
		<i>Rumex acetosella</i>			63,2 (<0,001)
		<i>Taraxacum officinale</i>			77,5 (<0,001)
Por localidad	Los Cerros	<i>Galium aparine</i>	92,3 (0,007)		
		<i>Ribes magellanicum</i>			100,0 (0,006)
		<i>Rumex acetosella</i>			92,6 (0,006)
		<i>Taraxacum officinale</i>			64,3 (0,017)
	Río Irigoyen	<i>Cerastium fontanum</i>			83,3 (0,013)
		<i>Festuca magellanica</i>	90,0 (0,012)		
		<i>Lycopodium magellanicum</i>			85,7 (0,006)
		<i>Schizeilema ranunculus</i>			94,4 (0,003)
		<i>Senecio acanthifolius</i>			86,7 (0,006)
		<i>Taraxacum officinale</i>			100,0 (0,006)
		<i>Viola magellanica</i>	76,2 (0,007)		
		<i>Acaena magellanica</i>			77,6 (0,031)
	San Justo	<i>Nothofagus pumilio</i>			63,1 (0,024)
		<i>Rumex acetosella</i>			100,0 (0,006)
		<i>Taraxacum officinale</i>			84,8 (0,006)

Discusión

A pesar de que el tipo de bosque fue el mismo (bosque de *N. pumilio*) en las tres localidades analizadas (Los Cerros, Irigoyen y San Justo), que representan un gradiente de latitudinal y longitudinal (norte, centro y este), el ensamble de plantas difiere significativamente entre condiciones del bosque ($p < 0,001$); siendo los bosques primarios y la retención agregada más similares entre sí que con la retención dispersa, y donde la mayor riqueza de especies determinó las diferencias entre BP y RA y RD. Dentro de estas áreas se pueden distinguir tanto especies nativas como exóticas; las cuales pueden ser introducidas de forma artificial por el hombre o migran de forma natural desde zonas aledañas o remotas (Lencinas et al., 2008b). Entre las propiedades que presentan estos ensambles están las especies indicadoras encontradas (ej. *A. magellanica*, *C. fontanum*, *T. officinale*), pero que pueden variar según el tipo de manejo y localización geográfica. Una posible explicación para esto podría ser, además del impacto generado por el tipo de aprovechamiento, que las dinámicas forestales y el ensamble de especie entre los distintos tipos de manejo responden de manera

diferencial y natural en el tiempo y localización geográfica; cómo se ha reportado en capítulos anteriores (ej. capítulo II). Por ejemplo, en Tierra del Fuego se han hallado diferencias en el daño de plantas por ramoneo de *L. guanicoe* en bosques de *N. pumilio* correlacionadas al efecto del clima (ej. ENSO), lo que afecta la composición de la vegetación (Martínez Pastur et al., 2013a); ej. en noviembre y diciembre fríos se atrasa la producción de plantas del sotobosque, por lo que *L. guanicoe* se alimenta de *N. pumilio*, y, al contrario, cuando las primaveras son cálidas y con mayor cantidad de agua se presenta una enorme oferta de plantas de sotobosque, por lo que no son ramoneados individuos de *N. pumilio*.

Varios estudios en Tierra del Fuego han demostrado que la dinámica de los bosques manejados de *N. pumilio* no es estable en el tiempo, ej. los ciclos de semillazón (gran variabilidad de producción de semillas en determinados años) (Cellini, 2010; Martínez Pastur et al., 2010), la distancia de producción de semillas (cuánto se alejan las semillas) (Cellini, 2010), el crecimiento en función de distintos micro-ambientes (Martínez Pastur et al., 2011b, 2014), el estrés de las plantas (ej. estrés hídrico durante el día para analizar cómo es la dinámica de agua en el suelo) (Martínez Pastur et al., 2014), la fotosíntesis (Martínez Pastur et al., 2007b) y daños por ramoneo en distintos años (Martínez Pastur et al., 2010).

Se puede suponer que la retención variable (retención agregada, retención dispersa) produce impactos en el ambiente, pues el bosque manejado es distinto al que se consideró original (Martínez Pastur et al., 2009, 2013b, 2014; Vanha-Majamaa et al., 2017). Por ejemplo, el área basal entre un bosque cerrado y uno abierto es distinta, al igual que el volumen y la cobertura; al ingresar plantas vasculares, algunas exóticas (Lencinas et al., 2011), hay nueva presencia de insectos que vienen de otros ambientes, pero hay una disminución importante de aquellos que eran propios del bosque primario (Spagarino et al., 2001; Lencinas et al., 2017a); aumenta la densidad del suelo por descomposición y por el manejo de los animales, disminuye el nitrógeno disponible, aumenta la humedad del suelo, cambian las condiciones microclimáticas dentro del bosque, entre otros (Franklin et al., 1997; Lencinas et al., 2011; Martínez Pastur et al., 2013b, 2014; Soler et al., 2016). Así pues, es importante considerar que no solo se intervienen los árboles, sino que el manejo puede producir importantes cambios físicos y biológicos en el ecosistema (Martínez Pastur et al., 2009; Vanha-Majamaa et al., 2017). De modo que el manejo forestal puede favorecer a unas especies y perjudicar a otras (Baker et al., 2015); es aquí donde el manejo holístico adquiere relevancia, pues para alcanzar un equilibrio entre la producción y la biodiversidad es necesario reconocer y valorar todos los impactos que puedan ocurrir sobre el ecosistema; no es conveniente manejar un solo componente sin considerar los demás, pero se pueden desarrollar herramientas generadoras de un manejo adaptativo del bosque. Por ello, al estimar todas las variables o factores se establece la ruta para decidir qué alternativas se acercan a un bosque primario y reconocer los conductores de cambios; para el caso de los bosques de Tierra del Fuego, el principal cambio que se genera se encuentra en la etapa de instalación de los árboles por el congelamiento del suelo y la exposición al frío durante el invierno.

Además de lo relativo a los estudios de regeneración y de ecofisiología, otros trabajos previos han develado el impacto ecológico del manejo de la retención variable en bosques de *N. pumilio* (Martínez Pastur et al., 2009, 2013b, 2014; Lencinas et al., 2011, 2017a; Soler et al., 2015). Claras e interesantes diferencias entre la retención agregada, dispersa y el bosque primario se reportan y soportan los resultados de biodiversidad aquí expuestos. Retener elementos a escala de rodal en el paisaje mejora el nivel de conservación, principalmente aquellos que apuntan a funciones ecosistémicas y de biodiversidad; ej. múltiples retenciones (ej. agregados) sumadas en el paisaje generan una matriz de distintos hábitats para las especies, mientras que una corta de protección es una sola situación. Además, el nivel de retención afecta la dinámica de recuperación de la comunidad de plantas de sotobosque en bosques templados (Lencinas et al., 2011; Lilles et al., 2018). Esto demuestra que retener elementos del bosque primario en el paisaje mejora la conservación y en el resto de las variables abióticas forestales a micro-escala, pues una distribución agrupada puede ofrecer una gran estabilidad ecológica (Lindenmayer et al., 2015; Vanha-Majamaa et al., 2017), garantizando la función y rentabilidad de los bosques a largo plazo. Los valores alcanzados muestran que dentro de los agregados se protege cerca del 80% de las especies (sin discriminar entre ellas), y que este 80% podría no ser suficiente, y se podría buscar conservar más (100%), lo que implicaría conocer la autoecología de todas las especies.

Entonces, ¿Cuánto se debe retener? Por su puesto una mayor retención mejora la recuperación ecológica después del aprovechamiento (Lilles et al., 2018). Sin embargo, desde una perspectiva aplicada, la respuesta depende del propósito del aprovechamiento; si se busca mayor ganancia inmediata de dinero una tala rasa (0% de retención del bosque) es la mejor opción, pero si se pretende mantener el turismo, la biodiversidad u otros servicios ecosistémicos, la opción es retener entre 1 al 100% del bosque, ya sea con retenciones agregadas y/o dispersas, procurando un punto intermedio, ej. patrones espaciales, tamaño y forma de los parches o correderos para la conectividad de especies (Maguire et al., 2007). Un aspecto importante para un bosque bajo manejo son los tiempos y la rentabilidad económica viable de la propuesta, ya que estudios realizados en Tierra del Fuego han estimado cuántos árboles y trozas, etc. se pueden aprovechar de distintos rodales del bosque, y con esta información se sabe cuántos ingresos se pueden obtener. Por consiguiente, si se logra optimizar el sistema se puede ganar aún más dinero. Gracias a este tipo de información es posible negociar con un productor el porcentaje de ganancia que se puede invertir en bienes comerciales o de conservación. Estudios previos en Tierra del Fuego (ej. Martínez Pastur et al., 2009) han demostrado la importancia de la retención variable realizada en bosques de *N. pumilio*, donde se logra un equilibrio de rentabilidad con otros sistemas de aprovechamiento (ej. cortas de protección). En este estudio en particular, ej. con corta de selección (se cortan los mejores individuos) se extrajo 93 m³ volumen de madera bajo la corteza (VMBC). Con las cortas de protección se obtuvo 165 m³ debido a la mayor cantidad de árboles aprovechados (N). La propuesta de retención variable no presentó diferencias significativas en términos de

volumen de madera con respecto a las cortas de protección; pero con la gran diferencia de que la ganancia en biodiversidad es significativamente mayor (Figura 6.4).

Conclusiones particulares

A micro-escala el aprovechamiento produjo cambios en el ensamble de los bosques de *N. pumilio*, donde la retención agregada fue más similar a los bosques primarios que la retención dispersa. La retención variable, pese a ser una estrategia de conservación a escala de rodal que protege el 50% de la biomasa, sigue produciendo un impacto sobre el ambiente, pues implica un cambio de la estructura y composición de los rodales y, por ende, una importante modificación de los atributos físicos y de los ensambles de vegetación. Los resultados de este estudio deben ser interpretados con cautela porque el tamaño de la muestra estuvo limitado a 4 relevamientos florísticos por tipo de manejo, obteniéndose alta variabilidad en los datos. Por lo que se acepta parcialmente la hipótesis planteada (Hipótesis 4), ya que, si bien los ordenamientos muestran separaciones de los ensambles de especies dentro los distintos tipos de manejo forestal estudiados, no se puede afirmar de una forma contundente que la misma fue verificada de forma positiva. Sin embargo, incluso con un tamaño de muestra relativamente pequeño, como a menudo se cuenta en investigaciones ecológicas, se tiene fuertes indicios de que existe mayor semejanza entre los ensambles de *N. pumilio* bajo dinámica natural con la RA. Esto sugiere que, aunque existe un impacto ecológico y no es del todo efectivo, al menos es más efectivo el manejo con agregados ya que la mayoría de las características del bosque primario se pueden mantener. Esta comprensión de los ambientes forestales a micro-escala acerca mucho más al entendimiento de cómo puede ser el manejo productivo y de conservación de los bosques, pues se dilucidan cambios o señales de mitigación a una unidad de manejo forestal discreta, el rodal, por lo que la conservación *in situ* (ej. escala de rodal) es extremadamente importante.

CAPÍTULO VII

ESTRATEGIAS DE CONSERVACIÓN Y PROPUESTAS DE MANEJO FORESTAL A DIFERENTES ESCALAS DE PAISAJE

Consideraciones iniciales

No debería ocurrir que unos ambientes estén más representados que los demás en las áreas protegidas, tal como ocurre en la Patagonia (ej. Parque Nacional Tierra del Fuego), dónde su implementación es más sencilla ya que no está densamente poblada. Es por ello que las estrategias de conservación y propuestas de manejo silvícola deberían apuntar a un diseño más eficaz de la red de reservas naturales. Si bien existen ensambles de especies en múltiples ambientes dentro de distintas zonas geográficas, y las escalas de análisis indican que las diferencias entre ellos son significativas, es posible encontrar la manera apropiada de proteger la biodiversidad en sitios de producción con alto valor de conservación. En consecuencia, se propone la utilidad potencial de la estrategia de integración del territorio (land-sharing) usando un enfoque de retención para mejorar la conservación de la biodiversidad en diferentes tipos de ambientes, centrándose en la biodiversidad a lo largo de los gradientes de los ambientes forestales y la conectividad con los asociados.

Propuesta de conservación y de manejo forestal a macro-escala

Los resultados de este trabajo de tesis sugieren que tiene que existir una conservación de bosques de *Nothofagus* y ambientes asociados en distintas zonas geográficas de Tierra del Fuego (Figura 7.1). Estas zonas contienen ensambles de plantas vasculares distintas y particulares. En este contexto, una planificación a escala regional debería diseñar sus reservas o parques de modo de representar todos o la mayoría de los ensambles de biodiversidad (Martínez Pastur et al., 2013a, 2015; resultados Capítulos II, III, IV y V). De esta manera, la recomendación de este estudio también es generar y centrar acciones en la creación de múltiples reservas representadas por tipo forestal y por localización geográfica (Capítulos II y III), basándole además en la dinámica de los principales factores regionales que están fuertemente relacionados con los ensambles de la vegetación de la isla (temperatura y precipitación de la costa e interior de la isla) (Capítulo II), contrario a la que se estableció con el Parque Nacional de Tierra del Fuego. Se propone áreas de conservación en cada uno de los ensambles descritos en este trabajo (Capítulos II y III). Cada una de las zonas puede tener una superficie variable (ej. ± 5000 ha) y no necesariamente requieren una superficie como

se indica en el Figura 7.1 (>20 000 ha). Sin embargo, en este trabajo se muestra como el manejo de los bosques amalgama realidades sociales y procesos ecológicos de los bosques y otros ecosistemas asociados (Capítulo I). Por ello, establecer una superficie estándar trasciende los elementos científicos y operativos, pues es, ante todo, una decisión política, un ejercicio de territorialidad encaminado a la regulación de la producción y la conservación. En algunos casos la variación del uso y vegetación es difusa y, en otros casos, es bastante contrastante entre los diferentes tipos de bosques y ambientes asociados para diferenciar con claridad entre lo que es un ecosistema de conservación y producción.

La efectividad de destinar una sola gran área o muchas pequeñas para la conservación ha sido motivo de fuertes debates en el mundo (más detalle ver Lindenmayer et al., 2015). En inglés se conoce como *Single or severa small* (SLOSS). Sin embargo, para los distintos ensambles de plantas vasculares que existen en Tierra del Fuego (ver Capítulos II y III) y considerando la poca efectividad de su Parque Nacional (más detalle ver Capítulo II), resulta pertinente tener múltiples áreas pequeñas de conservación que una sola grande en la isla. Además, como se ha citado en el Capítulo I, la mayoría de los bosques protegidos corresponde a superficies de *N. pumilio* del sur de la isla, quedando por fuera ensambles de *N. pumilio* completamente distintos sin protección (ej. los bosques del *N. pumilio* del norte y centro de la isla).

Cabe destacar que esta estrategia de conservación considera a todas las especies que constituyen los ensambles de plantas vasculares por igual valor de conservación (ninguna es mejor que otra, como en todos los experimentos de todos los capítulos realizados en este trabajo), lo que se traduce en la búsqueda de conservar toda la biodiversidad. Esta es información muy valiosa y aboga por la identificación áreas de vegetación representativas y que son objeto de aprovechamiento en las que es posible definir políticas y acciones de cara a la conservación de la biodiversidad (ej. cambio climático) (Martínez Pastur et al., 2013a, 2019 *inédito*; Peri et al., 2016a). Además, a partir de la comprensión de los factores que determinan las variaciones en ensamble de plantas vasculares a múltiples escalas, entre los que se incluyen ecosistemas asociados a los bosques de *Nothofagus*, sería posible considerar dentro de las medidas de manejo y conservación no solo a los diferentes tipos de bosques, sino también a otros ecosistemas (ej. arbustales, pastizales y turberas). Sin embargo, cabe señalar que, dado el énfasis de este trabajo, las estrategias se presentan dentro de un marco de manejo y conservación para bosques de *Nothofagus*. Serían necesarios estudios más profundos para realizar recomendaciones específicas de manejo y/o conservación de ecosistemas no boscosos que los realizados en esta tesis.

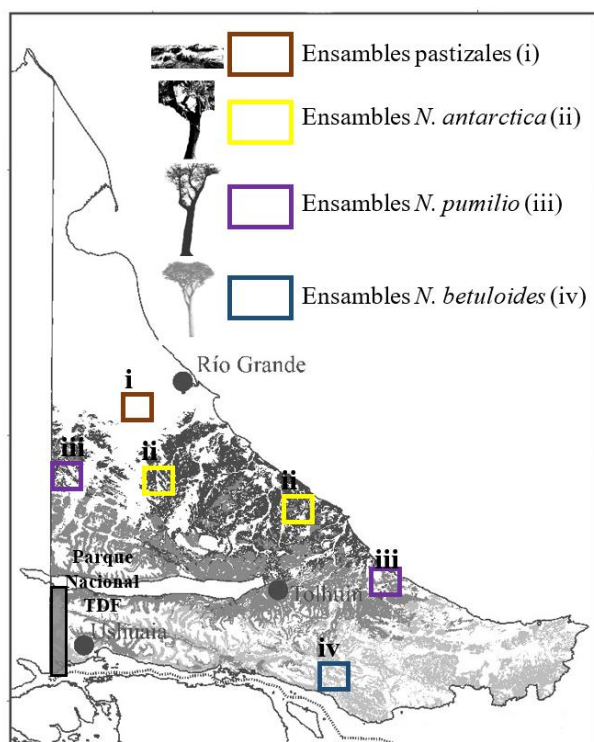


Figura 7.1. Propuesta conservación de la biodiversidad a macro-escala. Red de reservas naturales creadas a partir de criterios ecológicos (ensambles de plantas vasculares y características climáticas de Tierra del Fuego). Los cuadrados de distintos colores (*i...iv*) indican la localización de los ensambles de plantas vasculares particulares de los bosques de *Nothofagus* y pastizales de Tierra del Fuego. El rectángulo gris representa el Parque Nacional Tierra del Fuego.

Propuesta de conservación y de manejo forestal a meso-escala

Dentro de una meso-escala (ej. una estancia), se propone integrar deliberadamente los sitios de producción con los de alto valor de conservación sin que esto implique la creación de un parque o reserva natural, en terrenos fiscales y/o privados (ej. estancias o reservas de la sociedad civil). La estrategia de integración del territorio es factible por antonomasia en Tierra del Fuego gracias a la estructura rural y natural que existe en la provincia (como se describe en el Capítulo I). Los bosques están en manos de pocos privados o del estado (nacional y provincial), pero es imprescindible mejorar la comunicación entre los gestores, técnicos y científicos forestales para garantizar que los estudios de producción y conservación sean aplicados. Ahora bien, la Legislación Provincial 145 y Ley Nacional 26 331 decretan, entre otras cosas, que los individuos juveniles de bosques de *N. pumilio*, por ej. árboles de menos de 15 metros no se cortan, dejar parches de bosque primario sin tocar (pero se corta lo más productivos, a veces con un impacto es completo como tala rasa) (ej. Figura 7.2. A), hay que proteger los bordes de ríos y los bordes de ecotonos (ej. se protegen 50 a 100 metros de acuerdo con determinados tipos de coberturas) (ej. Figura 7.2. B), o los que están en pendientes de más de 25 grados (ej. Figura 7.2. C). Sin embargo, esto no es suficiente para proteger la biodiversidad, ya que cada uno de los ecosistemas (ej. bosques, pastizales, arbustales, turbales) asociados a los bosques de *Nothofagus* tienen una diversidad y ensambles particulares (Capítulo III), para lo cual también hay que proteger (retener) también parches de esos ambientes (Lencinas et al., 2011; Martínez

Pastur et al., 2013a); o sea, no es suficiente proteger los ensambles de plantas vasculares de parche de bosque y no proteger el pastizal (ej. deterioro ambiental por sobre carga animal). Cabe destacar que se refleja en la estructura del ordenamiento del bosque nativo estipulado por la ley 26 311 (ej. parches de bosques en rojo, coberturas circundantes en amarillo o verde). Así pues, todos los ambientes a meso-escala deben tener una protección o un estado de conservación (Figura 7.2 D), y no implica que no se realice ninguna acción de manejo en ellos (ej. aprovechamientos y uso ganadero del bosque y pastizal). Por ello, por ejemplo, un plan de manejo predial debería considerar la protección de distintos espacios y ambientes asociados, por regulación provincial. Lo que requeriría un mayor conocimiento técnico y científico de los ambientes naturales de Tierra del Fuego (ej. no basta con caracterizar solo los bosques sino los distintos elementos de la matriz del paisaje; Lindenmayer y Franklin, 2002).

En esta propuesta, esquematizada en la Figura 7.2. D (ejemplo de un paisaje multifuncional), se sugiere que el manejo dentro de las áreas de aprovechamientos se realice acorde con los requerimientos de cada ambiente, y no solo con base en las necesidades de los bosques (ej. distancias de protección). Por ejemplo, áreas destinadas con aprovechamientos forestales con retención variable, bosque con ganadería ej. (ej. confort térmico, facilidad de movimiento), bosques de conservación (ej. ciclo de nutrientes y biodiversidad), pastizales para el pastoreo de la fauna nativa (pastos y forrajes para el bienestar animal), potreros en ganadería (ej. forraje abundante) y en descanso (ej. pastizales con árboles dispersos para evitar pasturas degradadas), áreas de protección de los recursos hídricos (ej. humedales y cuerpos de agua) y fuertes vientos, sistemas de caminos forestales y senderos. De manera que se trata de un marco simple en el que se realice una red de pequeñas reservas; en la Figura 7.2. D códigos $R(i...iv)$, las cuales consisten en retenciones (ej. cercos, mallas, alambrados) en cada tipo de vegetación (letras $i...vi$), a meso-escala en la que se considera la matriz del paisaje, o sea, el contexto (ej. uso de pastizales por herbívoros nativos y domésticos y aprovechamientos con skidders) de los elementos que constituyen el paisaje. Estas retenciones deberían tener un tamaño variable acorde con los requerimientos particulares de las especies que constituyen el ensamble de vegetación de casa ambiente, y no ajustado a un patrón o tipo común. Para este fin se podrían establecer superficies de protección con base en la superficie mínima de acumulación de especies por ambiente (ver Capítulo IV). La razón es que los ambientes de Tierra del Fuego existen especies que tienen un requerimiento específico de ambientes particulares, ej. ambientes con y sin aprovechamiento que ofrece solo *N. pumilio* o *N. antarctica*, o *N. betuloides*, o espacios abiertos (Capítulos III y VI), sitios con presencia de árboles con madera en descomposición agrupada y variable (Capítulo VI) (se detalla además en la estrategia a escala de rodal). Además, acciones para mitigar impactos deben incluir el manejo animal y plantas exóticas (ej. pastizales introducidos). Y, en todo tipo de manejo forestal y con pastura identificar variables limitantes del crecimiento de la población para controlar posibles invasiones biológicas (ej. monitoreo anual en distancias de cursos de agua). Estas retenciones a meso-escala podrían servir de puente

entre reservas más grandes a través de la matriz del paisaje (Lindenmayer y Franklin, 2002). Frente a esto, para contribuir a la propuesta de retención a macro-escala descrita anteriormente, basta que existan áreas con retención en cada una de las zonas geográficas que representan los ensambles de biodiversidad de Tierra del Fuego, permitiendo la coexistencia de tierras productivas y retenciones de ambientes naturales, dejando ambientes asociados (ej. parches de bosque virgen, humedales). ¿Habrá ingreso de especies exóticas? sí, pero muchas de estas se naturalizan y una vez ingresan permanecen por años, habría que hacer esfuerzos solo en aquellas problemáticas (ej. invasoras) para la economía de los productores y resiliencia del ecosistema, y considerar los principales factores que influyeron en cambios indeseables. En lugar de tener una sola área que siempre proteja una única biodiversidad, se tendrían decenas de retenciones en la matriz del paisaje que contribuyen a la conservación, y sería el tamaño de la retención por tipo forestal o ambiente la que se ajustaría por zona.

Pero ¿Cuántas funciones puede soportar un paisaje bosques de *N. pumilio*, *N. antarctica*, *N. betuloides* u otro ecosistema? por supuesto esto depende, entre muchas otras cosas, del contexto ecológico y social en que se encuentre. Bajo la óptica de un paisaje relativamente simple, como son los bosques monoespecíficos de producción en Tierra del Fuego, ¿qué tan multifuncionales pueden ser antes de superar umbrales de degradación? Estas preguntas no pueden ser resultados solamente basados en los resultados obtenidos en este trabajo, pero si se deslumbran oportunidades de desarrollo y producción al reconocer que existen diferencias significativas en biodiversidad descritas anteriormente, donde los paisajes forestales sean incluidos como más que árboles. Se propone un esquema simple y realista de los retos inmediatos de producción en la isla como son madera y ganadería. La lógica de este esquema está estrechamente ligada a la necesidad de aprovechar las características del bosque y los ecosistemas asociados para actividades sociales, disminuyendo paralelamente los riesgos sobre la biodiversidad (no sobre cargar el sistema). En este ejercicio de integración de tierras, en la delimitación se mantiene la integridad de los ensambles de biodiversidad dominantes (ej. estructura, composición), pues una característica espacial de los bosques de *Nothofagus* de Tierra del Fuego, como se ha documentado en previos capítulos, es el intercambio de especies entre ecosistemas vecinos y su presencia en ambientes únicos sugiere su valor como reservorios de biodiversidad a lo largo de las zonas geográficas.

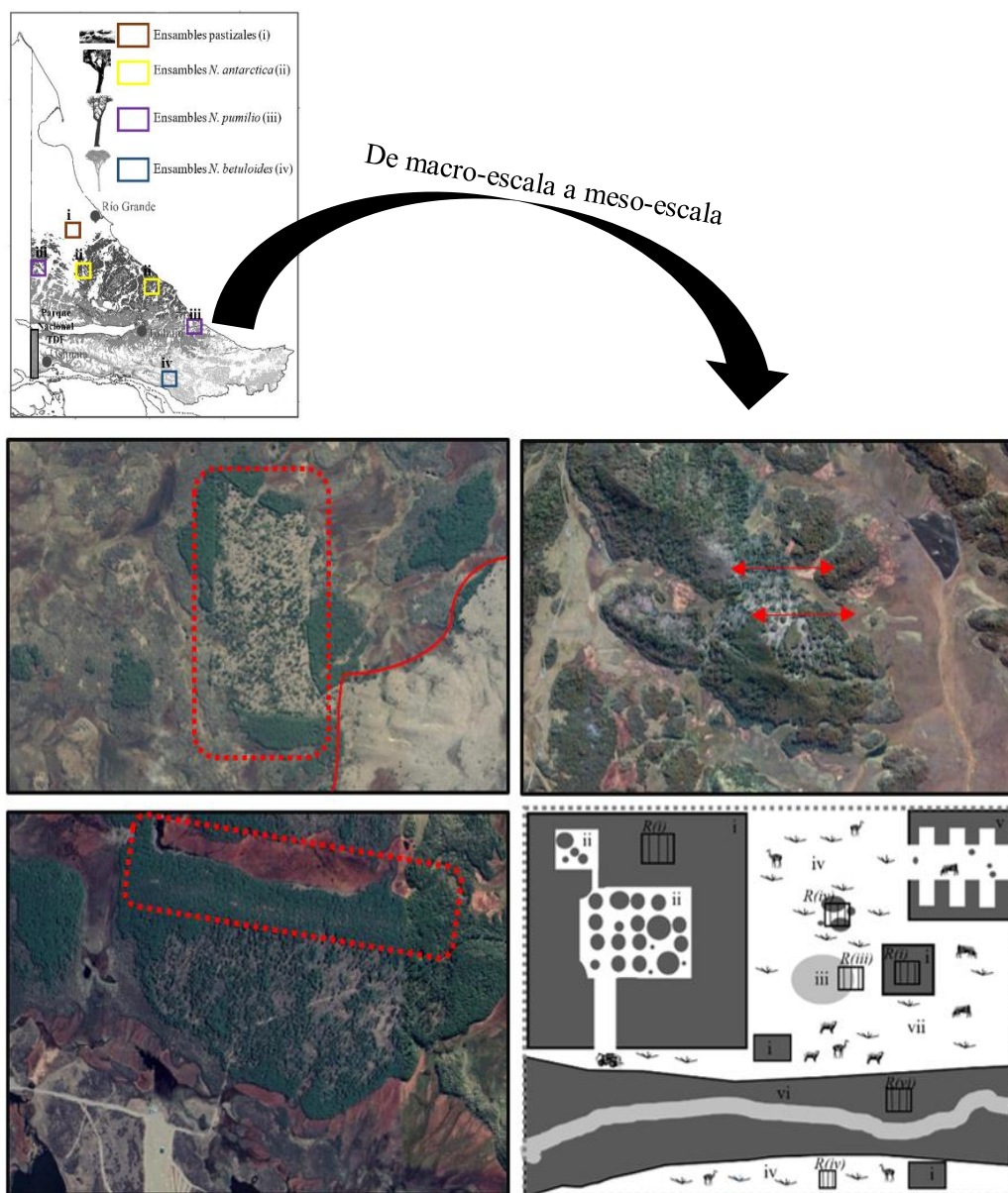


Figura 7.2. Ejemplos de manejo forestal en bosques de *N. pumilio* a meso-escala en Tierra del Fuego: (A) Aprovechamiento en el que se dejan individuos juveniles y se protegen parches del bosque original (línea roja punteada), la línea roja continua le separa de una tala rasa; (B) agregados en bosque de *N. pumilio* donde se protegen ecotonos (flechas rojas); (C) aprovechamiento en el que no se cortó en un lugar con pendiente (línea roja punteada); (D) propuestas de conservación y manejo a meso-escala. La figura representa un paisaje multifuncional (gris = bosque; blanco = ambiente abierto; gris = humedal o río): (i) bosque maduro, (ii) bosque manejado (retención variable = círculos grandes retención agrada, pequeños retención dispersa), (iii) humedal, (iv) pastizal, (v) bosque con uso ganadero, (vi) borde de río. Cajas negras $R(i...vi)$ indican retenciones.

Propuesta de conservación y de manejo forestal a micro-escala

Gracias a que la Red PEBANPA, que cuenta con parcelas a lo largo de todo Tierra del Fuego, es eficaz para realizar los monitoreos a distintas escalas, pues se pueden precisar tratamientos con representatividad estadística en cada escala. De manera que se pueden dividir tratamientos a macro-escala (ej. de norte a sur), o a una menor escala en distintos ecosistemas o tipos de manejo. Ahora bien, como se ha presentado a lo largo de este trabajo, se sabe que el cambio climático es dinámico y afecta de manera diferencial los ecosistemas del planeta, por lo que es imprescindible identificar como responde la biodiversidad a condiciones climáticas específicas. Por ello, esta red requiere de monitoreo en el tiempo frente escenarios inciertos de cambio climático. La Red PEBANPA es una oportunidad para continuar con la comprensión de estos cambios de los ecosistemas con y sin manejo, que es importante en la comprensión integral de la dinámica natural de los ecosistemas fueguinos; por ejemplo, la respuesta en el tiempo de especies nativas o exóticas que puedan alterar el ensamble del mismo (ej. exóticas como el *Hieracium*).

Estudios en bosques de *Nothofagus pumilio* sugieren que determinados atributos del bosque manejado cumplen un rol importante para la conservación de la biodiversidad (ej. Martínez Pastur et al., 2009, 2014; Lencinas et al., 2011, 2017a). Con base en estos estudios y los resultados de la tesis, las acciones propuestas para la conservación y manejo del ensamble de plantas vasculares a micro-escala son: (i) generar espacios con residuos útiles para mantener la estructura del ecosistema (ej. elementos de retención, sotobosque sin impacto, tocones, raíces, troncos en descomposición y dejando agregados y árboles dispersos) (Figura 7.3); (ii) retener múltiples elementos estructurales en bosques y ambientes asociados (ej. árboles en desmoronamiento que proporcionan hábitats únicos para la biodiversidad). Esto resultaría útil para la conservación de la biodiversidad en la estación de invierno, pues la presencia de arbustos o de pilas de restos leñosos es crucial para la supervivencia de muchas especies de otras taxa (Lencinas et al., 2008b, 2015); además, otras acciones que podrían favorecer los ensambles de plantas vasculares en rodales manejados son (iii) controlar el efecto negativo de caminos y zonas de tránsito de operarios puede afectar la biodiversidad nativa y favorecer la entrada de especies exóticas (Pauchard y Alaback, 2004; Vidal et al., 2015), por lo que se propone delimitar (ej. utilizando marcadores o reflectores) los sitios que no se aprovechan y ambientes asociados (personal tiene que ser instruido en aras de lograr un mayor éxito). Se destaca que esto es lo que se discute con los productores (ej. estancieros). Con basado en Whisenant (1999), se propone remover las plantas introducidas problemáticas (invasoras) y mantener aquellas exóticas que puedan contribuir con la mejora del ecosistema (ej. reducción de la fuerza del viento y condiciones de micrositio); (iv) establecer clausuras (mallas, cercos) en las que se proteja la regeneración de individuos, pastizales, y otros elementos del sotobosque, favoreciendo además la heterogeneidad de micro-ambientes; (v) mantener núcleos de vegetación (individuos vivos remanentes) (Martínez Pastur et al., 2013a); y (vi) crear pilas con restos

leñosos que cumplan una función ecológica (ej. percha de aves; micro-clima especies) (Whisenant, 1999). En este contexto, esta propuesta sugiere que un plan de manejo forestal en Tierra del Fuego (generalmente orientados a meso-escala, ver Capítulo I) tendría que considerar la conservación de los ensambles de biodiversidad desde una micro-escala.

El viento es un factor muy importante sobre la estabilidad del bosque, ya que produce importantes daños a velocidades altas (ej. 8 a 100 km.h⁻¹) (Martínez Pastur et al., 2011). En los bosques estudiados (BP RA, RD), estos aspectos y cuestionamientos han sido abordados en investigaciones pasadas (Cellini, 2010). La caída de árboles está relacionada con los vientos dominantes de la región y se producen principalmente en bordes de agregados debido a daños de las tareas de aprovechamiento en la base de los árboles afectados y a una mayor exposición a los vientos debido a la disminución de la protección de árboles que presentaban anteriormente a la corta (Cellini, 2010). Martínez Pastur et al. (2013a) y Cellini (2015) reportan que las caídas se produjeron básicamente en el primer año posterior a la corta, siendo estas más importantes en retención agregada, respecto de retención variable ya que la velocidad del viento disminuye con la presencia de una retención dispersa, aumentando la estabilidad de los árboles remanentes. En la presente tesis, los principales impactos del viento se vinculan con la remoción de elementos de árboles maduros (de alto valor de conservación) y pérdida de microambientes dentro del bosque (claros naturales). Esto favorece el ingreso de especies nativas o exóticas desde ambientes asociados que modifican el ensamblen original de las especies, y ocasiona pérdida de especies propias del bosque primario sensible al manejo forestal. De manera que la caída de árboles cambia el ensamble de especies, pues cambian las condiciones del bosque (ej. entra más luz y/o cambia la humedad, Martínez Pastur et al., 2014).

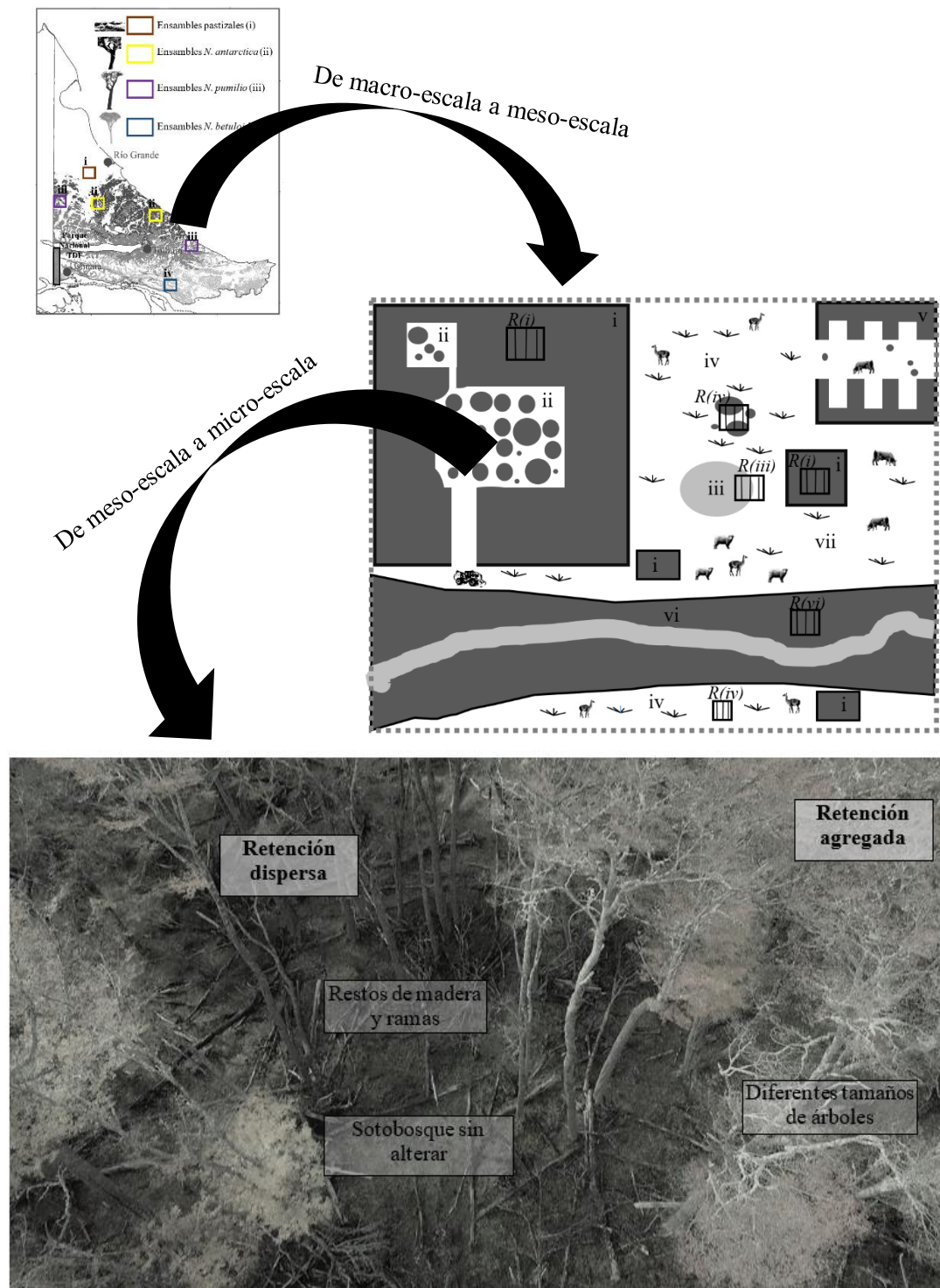


Figura 7.3. Atributos del bosque manejado para favorecer la conservación de los ensambles de plantas vasculares escala de rodal.

CAPÍTULO VII

CONCLUSIONES GENERALES

Los resultados de este estudio fortalecen la hipótesis de que la diversidad y el ensamble de especies de plantas del bosque de *Nothofagus* en Tierra del Fuego tienen diferentes maneras de manifestarse a lo largo del paisaje en función de factores y gradientes ambientales regulados principalmente por el clima y la topografía (en especial a macro-escala), y que son modificados por actividades productivas, como manejo forestal y uso ganadero (en especial a meso-escala). Estos factores determinan el patrón espacial de los ensambles de especies vegetales (en especial a escala predial), en los que existe interacción dinámica entre procesos (ej. pastoreo animal) y patrón (clima-vegetación). En cada zona geográfica estudiada en los cuatro puntos cardinales y en todos los ambientes que se investigaron (naturales y antrópicos), se obtuvo el mismo comportamiento: los ensambles son diferentes en cualquier nivel de análisis. Estos resultados refutan reportes históricos, realizados a macro-escala, que califican a los bosques de *Nothofagus* de Tierra del Fuego como entidades continuas (ej. Tuhkanen, 1992; Pisano, 1997; Collado, 2007), pues no consideraron variaciones influenciadas por pequeños elementos que inciden en el sistema, como micro-sitios, factores climáticos y amplitud térmica del suelo, en similar ambiente ubicado en distintas zonas geográficas. De manera que no existen antecedentes (salvo excepciones como Roig et al., 1998) en la bibliografía que así lo demuestren, considerando diferenciaciones dentro de los diferentes tipos forestales definidos, donde la mayoría de los trabajos científicos los consideran como unidades homogéneas sin mayores separaciones. Es por ello imperativo conservar elementos de los bosques y ambientes asociados a micro-escala (ej. árboles en desmoronamiento), que pueden repercutir en la estructura y viabilidad de los ensambles de especies que dependen de microambientes. En síntesis, a macro-escala las diferencias entre zonas geográficas ocurren entre tipos de bosque; a meso-escala, estas diferencias se detectan a nivel de gradientes ambientales (como la exposición) y determinados impactos antrópicos (aprovechamientos forestales > uso ganadero). A micro-escala (rodal), los aprovechamientos ejercen cambios en el ensamble de especies de los bosques primarios independientemente de la zona geográfica donde se encuentren, pero los aprovechamientos con retención agregada mejoran la conservación de los ensambles de plantas vasculares originales dentro de los predios con manejo forestal con respecto de la retención dispersa. Cabe destacar que las estrategias propuestas responden a la identificación de ensambles de especies vasculares relacionados espacialmente con los procesos geográficos que se desarrollan a macro-escala en Tierra del Fuego, comprendidos en detalle en los estudios de caso a meso-escala en Isla de los Estados (Capítulo IV) y Valle de Andorra (Capítulo V), y micro-escala en tipos de manejo en bosque de *N. pumilio* (Capítulo VI). La magnitud de la variación de

estos ensambles se configuró de acuerdo con el total de parcelas consideradas en cada una de las escalas analizadas, clasificándose por tipo de vegetación, zona geográfica y la representación tradicional del espacio que se utiliza en el manejo del bosque en Tierra del Fuego y que normalmente se adopta en los ejercicios de planificación, documentándose diferencias en todas ellas. De esta manera, existen evidencias para aceptar la hipótesis de que las actuales estrategias de conservación (ej. Parque Nacional y OTBN) no son del todo eficaces para conservar la totalidad de las especies y los ensambles de especies característicos de los diferentes tipos forestales de Tierra del Fuego. En consecuencia, se requieren innovaciones con visión sistémica. Gracias al enfoque top-down (de macro-escala a micro-escala) realizado de este trabajo, se infiere que Tierra del Fuego es un lugar donde es potencialmente aplicable emplear o mejorar propuestas productivas y viables desde el punto de vista de la conservación.

Recomendaciones para investigaciones futuras

-Se recomienda la implantación de estudios más detallados sobre la autoecología de especies nativas y exóticas para comprender mejor los patrones y causas de expansión de las especies que pueden causar cambios significativos en los ecosistemas naturales. Esto podría mejorar nuestra capacidad de predecir el cambio demográfico de las plantas y otros grupos en los escenarios de cambio global.

-La caracterización espacial de los ecosistemas es un punto de partida para realizar investigaciones en manejo y conservación de la naturaleza. Se recomienda desarrollar mapas de hábitat de las especies de acceso público, pues son necesarios para investigar las respuestas de los ambientes subantárticos a múltiples escalas, particularmente al cambio climático, la sensibilidad y vulnerabilidad de los bosques al estrés antrópico.

-Debido al desbalance de protección del bosque de *N. antarctica* con respecto otros ambientes, se recomienda centrar los esfuerzos prioritariamente hacia el conocimiento al público de la importancia de los mismos con el fin de implementar directrices que conlleve al uso sustentable. Esencialmente definir un área piloto con parcelas permanentes que demuestre la protección y uso sustentable del bosque (ej. bajo uso silvopastoril), principalmente en el centro-norte de la Isla de Tierra del Fuego.

-A escala de rodal no se logran proteger todas las especies, por lo que es necesario establecer estrategias a una escala menor; incluso perfeccionarlas a una escala de micro-sitio para visualizar y comprender todas las variaciones de especies detalladamente. Cabría la posibilidad de aumentar el conocimiento de la autoecología de cada una de las especies que conforma la estructura ecológica de la isla y de allí salvaguardar

los ensambles propios de biodiversidad y beneficiar la rentabilidad económica de los productores a través de servicios ecosistémicos.

Limitaciones del estudio realizado

-Si bien este trabajo contó con información proveniente de una gran base de datos de plantas, habría que realizarlo con otros grupos de organismos (plantas vasculares, insectos, aves) para comprender mejor la respuesta ecológica de las especies que hacen parte de los sistemas naturales y antrópicos de Tierra del Fuego.

-Debido al difícil acceso y condiciones climáticas de las áreas remotas de Tierra del Fuego, este estudio contó con menos campañas y réplicas en los bosques de *N. betuloides* del sur-oriental de la isla (ej. Península Mitre) con respecto a los otros bosques en otras localizaciones geográficas.

-La Isla de los Estados presenta una particular naturaleza dualista respecto a Tierra del Fuego caracterizada por su tamaño y el aislamiento. Es importante aclarar que, si bien Isla de los Estados sirve como espacio para entender los ensamblajes de plantas a meso-escala, y problemas cruciales como el cambio climático, presenta limitaciones particularmente en el análisis referente a las condiciones biofísicas.

-Tanto en el estudio de caso en el Valle de Andorra (Capítulo V), como en el estudio en los distintos tipos de manejo en *N. pumilio* (Capítulo VI), las condiciones geográficas están limitadas situaciones particulares respecto de los patrones geográficos (ej. los identificados en los Capítulos II y III). Esto debido a que no existen en toda la isla suficientes situaciones semejantes para aumentar el número de comparaciones.

Bibliografía citada

- Alexander, J. M., Kueffer, C., Daehler, C.C., Edwards, P.J., Pauchard, A., Seipel, T., Arévalo, J., Cavieres, L., Dietz, H., Jakobs, G., 2011. Assembly of nonnative floras along elevational gradients explained by directional ecological filtering. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 108, 656-661.
- Allué, C., Arranz, J.A., Bava, J., Beneitez, J.M., Collado, L., García-López, J.M., 2010. Caracterización y cartografía fitoclimáticas del bosque nativo subantártico en la Isla Grande de Tierra del Fuego (Patagonia, Argentina). *For. Syst.* 19, 189-207.
- Armesto, J., Rozzi, R., Smith Ramirez, C., Arroyo, M.T.K., 1998. Conservation targets in South American temperate forests. *Science* 282, 1271-1280.
- Arpin, I., Cosson, A., 2015. The category of mountain as source of legitimacy for national parks. *Environ. Sci. Policy.* 49, 57-65.
- Bacaro, G., Maccherini, S., Chiarucci, A., Jentsch, A., Rocchini, D., Torri, D., Gioria, M., Tordoni, E., Martellos, S., Altobelli, A., 2015. Distributional patterns of endemic, native and alien species along a roadside elevation gradient in Tenerife, Canary Islands. *Community Ecol.* 16, 223-234.
- Baker, S.C., Halpern, C.B., Wardlaw, T.J., Crawford, R.L., Bigley, R.E., Edgar, G.J., Evans, S.A., Franklin, J.F., Jordan, G.J., Karpievitch, Y., Spies, T.A., Thomson, R.J., 2015. Short- and long-term benefits for forest biodiversity of retaining unlogged patches in harvested areas. *For. Ecol. Manage.* 353, 187-195.
- Bakker, J.D., 2008. Increasing the utility of indicator species analysis. *J. Appl. Ecol.* 45, 1829-1835.
- Barbier, S., Gosselin, F., Balandier, P., 2008. Influence of tree species on understory vegetation diversity and mechanisms involved. A critical review for temperate and boreal forests. *For. Ecol. Manage.* 254, 1-15.
- Barni, E., Bacaro, G., Falzoi, S., Spanna, F., Siniscalco, C., 2012. Establishing climatic constraints shaping the distribution of alien plant species along the elevation gradient in the Alps. *Plant Ecol.* 213, 757-767.
- Barrera, M., Frangi, J., Richter, L., Perdomo, M., Pinedo, L., 2000. Structural and functional changes in *Nothofagus pumilio* forest along an altitudinal gradient in Tierra del Fuego, Argentina. *J. Veg. Sci.* 11, 179-188.
- Beckage, B., Clark, J.S., Clinton, B.D., Haines, B.L., 2000. A long-term study of tree seedling recruitment in southern Appalachian forests: the effects of canopy gaps and shrub understories. *Can. J. For. Res.* 30, 1617-1631.

- Belnap, J., Ludwig, J.A., Wilcox, B.P., Betancourt, J.L., Dean, W.R.J., Hoffmann, B.D., Milton, S. J., 2012. Introduced and invasive species in novel rangeland ecosystems: Friends or foes? *Rangel. Ecol. Manage.* 65, 569-578.
- Bertrand, R., Lenoir, J., Piedallu, Ch., Riofrío-Dillon, G., de Ruffray, P., Vidal, Cl., Pierrat J. Cl., Gégout J. Cl., 2011. Changes in plant community composition lag behind climate warming in lowland forests. *Nature* 479: 517-520.
- Binkley, D., Adams, M., Fredericksen, T., Laclau, J.P., Mäkinen, H., Prescott, C., 2018. Connecting ecological science and management in forests for scientists, managers and pocket scientists. *For. Ecol. Manage.* 410,157-163.
- Bitterlich, W., 1984. The Relascope Idea. Relative Measurements in Forestry. Commonwealth Agricultural Bureaux, London, UK.
- Bonari, G., Acosta, A.T., Angiolini, C., 2017. Mediterranean coastal pine forest stands: Understorey distinctiveness or not? *For. Ecol. Manage.* 391, 19-28.
- Brancaleoni, L., Strelin, J., Gerdol, R., 2003. Relationships between geomorphology and vegetation patterns in subantartic Andean tundra of Tierra del Fuego. *Polar Biol.* 26, 404-410.
- Burkart, R., Brown, A., Martínez Ortiz, U., Acerbi, M., Corcuera, J., 2005. Las áreas protegidas de la Argentina. La situación ambiental Argentina, Buenos Aires.
- Butchart, S.H., Walpole, M., Collen, B., Van Strien, A., Scharlemann, J.P., Almond, R.E., Baillie, J.E., Bomhard, B., Brown, C., Bruno, J., 2010. Global biodiversity: Indicators of recent declines. *Science.* 328, 1164-1168.
- Cáceres, M., Legendre, P., Wiser, S.K., Brotons, L., 2012. Using species combinations in indicator value analyses. *Methods Ecol. Evol.* 3, 973-982.
- Caldentey, J., Ibarra, M., Hernández, J., 2001. Litter fluxes and decomposition in *Nothofagus pumilio* stands in the region of Magallanes, Chile. *For. Ecol. Manage.* 148, 145-157.
- Cardinale, B.J., Duffy, J.E., Gonzalez, A., Hooper, D.U., Perrings, C., Venail, P., Narwani, A., Mace, G.M., Tilman, D., Wardle, D.A., 2012. Biodiversity loss and its impact on humanity. *Nature* 486, 59-67.
- Cellini, J.M., 2006. Manejo integrado de los recursos forestales de la Cuenca del Valle de Andorra, Tierra del Fuego y su relación con factores ambientales. Magister Scientiae thesis of the Universidad Nacional de La Plata. 199 pp.
- Cellini, J.M., 2010. Estructura y regeneración bajo distintas propuestas de manejo de bosques de *Nothofagus pumilio* (Poepp. et Endl.) Krasser en Tierra del Fuego, Argentina. Tesis doctoral. Universidad Nacional de La Plata. La Plata, Buenos Aires, Argentina. 157 pp.

- Chen, J., Chen, J., Liao, A., Cao, X., Chen, L., Chen, X., He, C., Han, G., Peng, S., Lu, M., 2015. Global land cover mapping at 30m resolution: A POK-based operational approach. *ISPRS J. Photogramm. Remote Sens.* 103, 7-27.
- Clarke, R., 1986. *The Handbook of Ecological Monitoring*. Claredon Press, Oxford.
- Clement, C., 2001. The ecological importance of understory herbaceous plants.
- Collado, L., 2001. Tierra del Fuego forest: Analysis of their stratification through satellite images for the forest province inventory. *Multequina* 10, 1-16.
- Collado L., 2007. La vegetación de Tierra del Fuego: De la estepa a la selva. *Enciclopedia Patagonia Total*, Editorial Barcelbaires.
- Colwell, R.K., Chao, A., Gotelli, N.J., Lin, S-Y., Mao, C.X., Chazdon, R., Longino, J.T., 2012. Models and estimators linking individual-based and sample-based rarefaction, extrapolation and comparison of assemblages. *J. Plant Ecol.* 5, 3-21.
- CONAF, 2011. Catastro de los recursos vegetacionales nativos de Chile. Monitoreo de cambios y actualizaciones. Periodo 1997 - 2011, Santiago, Chile.
- Correa, M.N., 1969-1998. Flora Patagónica. Colección Científica INTA Tomo 8. Partes II, III, IVb, V, VI y VII. Buenos Aires, Argentina.
- Crawley, M., Harral, J., 2001. Scale dependence in plant biodiversity. *Science*. 291, 864-868.
- Cruzate, G.A., Panigatti, J.L., 2007. Suelos y ambientes de la Isla Grande de Tierra del Fuego-Argentina. Ed. ArgenINTA, Buenos Aires, Argentina.
- Dale, V.H., Beyeler, S.C., Jackson, B., 2002. Understory vegetation indicators of anthropogenic disturbance in longleaf pine forests at Fort Benning, Georgia, USA. *Ecol. Indic.* 1, 155-170.
- Damascos, M.A., Raport, E.H., 2002. Diferencias en la flora herbácea y arbustiva entre claros y áreas bajo dosel en un bosque de *Nothofagus pumilio* en Argentina. *Revista Chilena de Historia Natural* 75, 465-472.
- Deferrari, G., Camilión, C., Martínez Pastur, G., Peri, P., 2001. Changes in *Nothofagus pumilio* forest biodiversity during the forest management cycle. *Birds. Biodiv. Conserv.* 10, 2093-2108.
- Díaz-Barradas, M.C., Zunzunegui, M., Álvarez-Cansino, L., Esquivias, M.P., Collantes, M.B., Cipriotti, P.A., 2015. Species-specific effects of the invasive *Hieracium pilosella* in Magellanic steppe grasslands are driven by nitrogen cycle changes. *Plant Soil* 397, 175-187.
- Dimitri, M., 1972. La Región de los Bosques Andino Patagónicos. Sinopsis General. INTA, Buenos Aires, Argentina.
- Dobson, A.P., Bradshaw, A.D., Baker, A.J.M., 1997. Hopes for the future: Restoration ecology and conservation biology. *Science* 277, 515-522.

- Dray, S., Péliissier, R., Couteron, P., Fortin, M.-J., Legendre, P., Peres-Neto, P.R., Bellier, E., Bivand, R., Blanchet, F.G., De Cáceres, M., 2012. Community ecology in the age of multivariate multiscale spatial analysis. *Ecol. Monogr.* 82, 257-275.
- Ducid, M.G., Murace, M., Cellini, J.M., 2005. Diversidad fúngica en el filoplano de *Osmorhiza* spp. Relacionado con el sistema de regeneración empleado en bosques de *Nothofagus pumilio* en Tierra del Fuego, Argentina. *Bosque* 26, 33-42.
- Dudley, T.R., Crow, G.E., 1983. A contribution to the flora and vegetation of Isla de los Estados (Staten Island), Tierra del Fuego, Argentina. En: B. Parker (ed.), *Antarctic Research Series. Terrestrial Biology II*, vol.37. American Geophysical Union, Washington DC, pp. 1-26.
- Dufour, A., Gadallah, F., Wagner, H.H., Guisan, A., Buttler, A., 2006. Plant species richness and environmental heterogeneity in a mountain landscape: Effects of variability and spatial configuration. *Ecography* 29, 573-584.
- Dufrêne, M., Legendre, P., 1997. Species assemblages and indicator species: The need for a flexible asymmetrical approach. *Ecol. Monog.* 67, 345-366.
- Fauth, J.E., Bernardo, F., Camara, M., Resetarits, Jr., Van Burskirk, J., McCollum, S.A., 1996. Simplifying the jargon of community ecology: A conceptual approach. *Amer. Nat.* 147, 282-286.
- FAO, 2014. *FAO Statistical Yearbook 2014: Latin America and the Caribbean Food and Agriculture*. UN Food and Agriculture Organization, Santiago de Chile.
- Fei S., Dresprez J.M., Potter K.M., Jo I., Knott J.A., Oswalt C.M., 2017. Divergence of species responses to climate change. *Science Advances*. 3, 5.
- Ferreira, M., Cingolani, A., Ezcurra, C., Bran, D., 1998. High-Andean vegetation and environmental gradients in northwestern Patagonia, Argentina. *J. Veg. Sci.* 9, 307-316.
- Fischer, J., Lindenmayer, D., 2007. Landscape modification and habitat fragmentation: a synthesis. *Global Ecology and Biogeography*. 16, 265-280.
- Fischer, J., Abson, D.J., Butsic, V., et al., 2014 Land sparing versus land sharing: moving forward. *Conservation Letters*. 7, 149-157.
- Fischer, J., Meacham, M., Queiroz, C., 2017 A plea for multifunctional landscapes. *Frontiers in Ecology and the Environment*. 15, 59-59.
- Franklin J.F., Cromack, K., Denison, D., 1981. Ecological characteristics of old-growth Douglas-fir forests. USDA forest Service General Technical Report PNW-118. Pacific NorthWest Forest and Range Experiment Station, Portland, Oregon.
- Franklin, J.F., 1993. Preserving biodiversity: Species, ecosystems or landscapes? *Ecol. Appl.*, 3, 202-205.
- Franklin, J.F., Berg, D.R., Thornburgh, D.A., Tappeiner, J.C., 1997. Alternative silvicultural approaches to timber harvesting: Variable retention systems. En: Kohm, K.A., Franklin, J.F. (Eds.), *Creating a*

- Forestry for the 21st Century: The Science of Ecosystem Management. Island Press, Washington, DC, pp. 111-139.
- Franklin, J.F., Mitchel, R.J., Palik, B.J., 2007. Natural disturbance and stand development principles for ecological forestry. USDA Forest Service, Northern Research Station, USA.
- Frangi, J., Richter, L., 1992. Los ecosistemas forestales de la Tierra del Fuego. Vida Silvestre (ICONA, España) 72, 36-43.
- Frangi, J.L., Richter, L., 1994. Balances hídricos de bosques de *Nothofagus* de Tierra del Fuego, Argentina. Rev. Fac. Agron. La Plata 70, 65-79.
- Frangi, J.L., Barrera, M.D., Puig de Fábregas, J., Yapura, P.F., Arambarri, A.M., Richter, L., 2005. Ecología de los bosques de Tierra del Fuego. En: Arturi, M.F., Frangi, J.L., Goya, J.F. (Eds.), Ecología y manejo de bosques nativos de Argentina. Editorial Universidad Nacional de La Plata, La Plata, Argentina.
- Frederiksen, P., 1988. Soils of Tierra del Fuego: A satellite-based land survey approach. Folia Geographica Danica. Tomo XVIII, pp. 159.
- Gabriel, D., Sait, S.M., Kunin, W.E., Benton, T.G., 2013. Food production vs. biodiversity: Comparing organic and conventional agriculture. J. Appl. Ecol. 50, 355-364.
- Gallo, E., Lencinas, M.V., Martínez Pastur, G., 2013. Site quality influence over understory plant diversity in old-growth and harvested stands of *Nothofagus pumilio* forest. For. Syst. 22, 25-38.
- Gamondès Moyano, I., Morgan, R.K., Martínez Pastur, G., 2016. Reshaping forest management in Southern Patagonia: A Qualitative Assessment. J. Sustain. For. 35, 37-59.
- Gasparri, N.I., Grau, H.R., Gutiérrez Angonese, J., 2013. Linkages between soybean and neotropical deforestation: Coupling and transient decoupling dynamics in a multi-decadal analysis. Global Environ. Change 23, 1605-1614.
- Gautreau, P., Langbehn, L., Ruoso, L.-Élise., 2014. Movilización de información en el Ordenamiento Territorial de Bosques Nativos de Argentina: La heterogeneidad de los mapeos provinciales y la institucionalización de la problemática ambiental. III Jornadas Nacionales de Investigación y Docencia en Geografía. Tandil, Argentina.
- Gea-Izquierdo, G., Martínez Pastur, G., Cellini, J.M., Lencinas, M.V., 2004. Forty years of silvicultural management in southern *Nothofagus pumilio* primary forests. For. Ecol. Manage. 201, 335-347.
- Gibbons, P., Cunningham, R.B., Lindenmayer, D.B., 2008. What factors influence the collapse of trees retained on logged sites?: A case-control study. For. Ecol. Manage. 255, 62-67.
- Gilliam, F.S., 2007. The ecological significance of the herbaceous layer in temperate forest ecosystems. Bioscience 57, 845-858.

- Grêt-Regamey, A., Brunner, S.H., Kienast, F., 2012. Mountain ecosystem services: Who cares? Mt. Res. Dev. 32, S23-S34.
- Grootjans, A., Iturraspe, R., Lanting, A., Fritz, C., Joosten, H., 2010. Ecohydrological features of some contrasting mires in Tierra del Fuego, Argentina. Mires Peat 6, 1-15.
- Gusinde, M., 1951. Hombres primitivos en la tierra del fuego: (de investigador a compañero de tribu). Sevilla: Escuela de Estudios Hispano-Americanos de Sevilla.
- Gustafsson, L., Baker, S.C., Bauhus, J., Beese, W., Brodie, A., Kouki, J., Lindenmayer, D.B., Löhmus, A., Pastur, G.M., Messier, C., Newland, M., Palik, B., Sverdrup-Thygeson, A., Volney, W.J.A., Wayne, A., Franklin, J.F., 2012. Retention forestry to maintain multifunctional forests: A world perspective. Bioscience 62, 633-645.
- Gutiérrez, E., 1994. Els boscos de *Nothofagus* de la Terra del Foc com a paradigma de dinàmica successional del no-equilibri. Treballs de la SCB. 45, 93-121.
- Haene, E., Cavagnaro, F., Zangrando, A.F.J., Crojetovich, A., 2011. Relevamiento de la Estancia Moat, Provincia de Tierra del Fuego, Antártida e Islas del Atlántico Sur (República Argentina): Caracterización ambiental y arqueológica y evaluación de su condición como unidad de conservación y manejo. Sistema de Relevamientos Ecológicos Rápidos, Argentina.
- Hansen, M.C., Potapov, P.V., Moore, R., Hancher, M., Turubanova, S.A., Tyukavina, A., Thau, D., Stehman, S.V., Goetz, S.J., Loveland, T.R., Kommareddy, A., Egorov, A., Chini, L., Justice, C.O., Townshend, J.R.G., 2013. High-resolution global maps of 21st-century forest cover change. Science 342, 851-853.
- Hanski, I., 2005. Landscape fragmentation, biodiversity loss and the societal response. EMBO Rep. 6, 388-392.
- Heinemann, K., Kitzberger, T.H., Veblen, T.H., 2000. Influences of gap microheterogeneity on the regeneration of *Nothofagus pumilio* in a xeric old-growth forest of northwestern Patagonia, Argentina. Can. J. For. Res. 30, 25-31.
- Hernández, A., Miranda, M., Arellano, E.C., Saura, S., Ovalle, C., 2015. Landscape dynamics and their effect on the functional connectivity of a Mediterranean landscape in Chile. Ecol. indic. 48, 198-206.
- Hill, M.O., 1979. DECORANA-A FORTRAN program for detrended correspondence analysis and reciprocal averaging. Ecology and Systematics, New York.
- Hill, M.O., Gauch Jr, H.G., 1980. Detrended correspondence analysis: An improved ordination technique. Veg. 42, 47-58.
- Hole, D.G., Willis, S.G., Pain, D.J., Fishpool, L.D., Butchart, S.H., Collingham, Y.C., Rahbek, C., Huntley, B., 2009. Projected impacts of climate change on a continent-wide protected area network. Ecol. Lett. 12, 420-431.

- Hudson, L.N., Newbold, T., Contu, S., Hill, S.L., et al., 2017. The database of the PREDICTS (Projecting Responses of Ecological Diversity in Changing Terrestrial Systems) project. *Ecol. Evol.* 7, 145-188.
- Huertas Herrera, A., Peri, P.L., Díaz Delgado, R., Martínez Pastur, G., 2016. Changes in net primary productivity in Argentine forest regions and according to their conservation status. Primer Congreso Latinoamericano IUFRO de Ecología del Paisaje/Segundo Congreso Latinoamericano de IALE. Temuco, Chile.
- Huertas Herrera, A., Lencinas, M.V., Martínez Pastur, G., 2018. Environmental drivers of plant community assembly in Isla de los Estados at Southern Atlantic Ocean. *Community Ecol.* 19, 3-44.
- INTA, 2012. Cobertura del suelo de la República Argentina. Año 2006-2007 (LCCS-FAO).
- INTA, 2015. Situación actual y perspectiva de la ganadería en Patagonia. Centro Regional Patagonia Sur-Instituto Nacional de Tecnología Agropecuaria.
- IUCN y UNEP-WCMC, 2018. The World Database on Protected Areas (WDPA), Agosto 2018. Disponible en: www.protectedplanet.net.
- Iturraspe, R.J., 2011. Glaciares de Tierra del Fuego. Editorial Dunken, Buenos Aires, Argentina.
- Jenness, J.S., 2004. Calculating landscape surface area from digital elevation models. *Wildl. Soc. Bull.* 32, 829-839.
- Jelinski, D.E., Wu, J., 1996. The modifiable areal unit problem and implications for landscape ecology. *Landscape Ecol.* 11, 129-140.
- Jia, Y., Tang, L., Wang, L., 2017. Influence of ecological factors on estimation of impervious surface area using Landsat 8 imagery. *Remote Sens.* 9, 751.
- Jump, A.S., Mátyás, C., Peñuelas, J., 2009. The altitude-for-latitude disparity in the range retractions of woody species. *Trends Ecol. Evol.* 24, 694-701.
- Körner, C., 2007. The use of 'altitude' in ecological research. *Trends Ecol. Evol.* 22, 569-574.
- Körner, C., Paulsen, J., Spehn, E.M., 2011. A definition of mountains and their bioclimatic belts for global comparisons of biodiversity data. *Alp. Bot.* 121, 73-78.
- Kottek, M., Grieser, J., Beck, C., Rudolf, B., Rubel, F., 2006. World map of the Köppen-Geiger climate classification updated. *Meteorol Z.* 15, 259-263.
- Kreps, G., Martínez Pastur, G., Peri, P.L., 2012. Cambio climático en Patagonia Sur: Escenarios futuros en el manejo de los recursos naturales. Ed. INTA, Buenos Aires, Argentina.
- Kueffer, C., Daehler, C., Dietz, H., McDougall, K., Parks, C., Pauchard, A., Rew, L., 2014. The mountain invasion research network (MIREN). Linking local and global scales for addressing an ecological consequence of global change. *GAIA - Ecol. Perspect. Sci. Soc.* 23, 263-265.

- Kumordzi, B.B., Bello, F., Freschet, G.T., Bagousse-Pinguet, L., Lepš, J., Wardle, D.A., 2015. Linkage of plant trait space to successional age and species richness in boreal forest understorey vegetation. *J. Ecol.* 103, 1610-1620.
- Legendre, P., Legendre, L., 2012. Numerical ecology, 3rd English edition. Elsevier Science BV, Amsterdam.
- Lemmon, P., 1957. A new instrument for measuring forest overstory density. *J. For.* 55, 667-668.
- Lencinas, M.V., Martínez Pastur, G., Peri, P., Fernández, C., 1998. Patrones de espaciamiento en bosques de lenga de Tierra del Fuego. *Actas Primer Congreso Latinoamericano de IUFRO*. Valdivia (Chile), 22-28.
- Lencinas, M.V., Martínez Pastur, G., Cellini, J.M., Busso, C., Gallo, E., 2003. Manejo forestal sustentable en Patagonia: Decisiones basadas en la biodiversidad. *Actas XII Congreso Forestal Mundial*. 21-28 Septiembre. Québec, Canadá.
- Lencinas, M.V., Martínez Pastur, G., Medina, M., Busso, C., 2005. Richness and density of birds in timber *Nothofagus pumilio* forests and their unproductive associated environments. *Biodiv. Conserv.* 14, 2299-2320.
- Lencinas, M.V., Martínez Pastur, G., Solán, R., Gallo, E., Cellini, J.M., 2008a. Forest management with variable retention impact over bryophyte communities of *Nothofagus pumilio* understory. *Forstarchiv* 79, 77-82.
- Lencinas, M.V., Martínez Pastur, G., Rivero, P., Busso, C., 2008b. Conservation value of timber quality versus associated non-timber quality stands for understory diversity in *Nothofagus* forests. *Biodiv. Conserv.* 17, 2579-2597.
- Lencinas, M.V., Martínez Pastur, G., Anderson, C.B., Busso, C., 2008c. The value of timber quality forests for insect conservation on Tierra del Fuego Island compared to associated non-timber quality stands. *J. Insect Conserv.* 12, 461-475.
- Lencinas, M.V., Martínez Pastur, G., Gallo, E., Cellini, J.M., 2009. Alternative silvicultural practices with variable retention improve bird conservation in managed South Patagonian forests. *For. Ecol. Manage.* 258, 472-480.
- Lencinas, M.V., Martínez Pastur, G., Gallo, E., Cellini, M., 2011. Alternative silvicultural practices with variable retention to improve understory plant diversity conservation in southern Patagonian forests. *For. Ecol. Manage.* 262, 1236-1250.
- Lencinas, M.V., Martínez Pastur, G., Gallo, E., Cellini, J.M., 2014. Decreasing negative impacts of harvesting over insect diversity using variable retention silviculture in southern Patagonian forests. *J. Insect Conserv.* 18, 479-495.

- Lencinas, M.V., Kreps, G., Soler, R., Peri, P.L., Porta, A., Ramírez, M., Martínez Pastur, G., 2015. *Neochelanonops michaelsoni* (Pseudoscorpiones: Chernetidae) as a potential bioindicator in managed and unmanaged *Nothofagus* forests of Tierra del Fuego. *J. Arachnol.* 43, 406-412.
- Lencinas, M.V., Sola, F.J., Martínez Pastur, G.J., 2017a. Variable retention effects on vascular plants and beetles along a regional gradient in *Nothofagus pumilio* forests. *For. Ecol. Manage.* 406, 251-265.
- Lencinas, M.V., Soler, E., Peri, P.L., Martínez Pastur, G., 2017b. Recomendaciones para elaborar planes de manejo silvopastoril en bosques de ñire (*Nothofagus antarctica*) de Tierra del Fuego, Argentina. IX Congreso Internacional de Sistemas Silvopastoriles. Manizales, Colombia.
- Lenoir, J., Gégout, J.C., Marquet, P.A., de Ruffray, P., Brisse, H., 2008. A significant upward shift in plant species optimum elevation during the 20th century. *Science* 320, 1768-1771.
- Lilles, E., Dhar, A., Coates, K.D., Haeussler, S., 2018. Retention level affects dynamics of understory plant community recovery in northern temperate hemlock-cedar forests. *For. Ecol. Manage.* 421, 3-15.
- Lindenmayer, D.B., Margules, C.R., Botkin, D.B., 2000. Indicators of biodiversity for ecologically sustainable forest management. *Conserv. Biol.* 14, 941-950.
- Lindenmayer, D.B., Franklin, J.F., 2002. *Conserving Forest Biodiversity. A Comprehensive Multiscaled Approach.* Island Press, Washington, DC.
- Lindenmayer, D., Franklin, J., Fischer, J., 2006. General management principles and a checklist of strategies to guide forest biodiversity conservation. *Biol. Conserv.* 131, 433-445.
- Lindenmayer, D., Hobbs, R.J., Montague-Drake, R., Alexandra, J., et al., 2008. A checklist for ecological management of landscapes for conservation. *Ecol. Lett.* 11, 78-91.
- Lindenmayer, D.B., Wood, J.T., McBurney, L., MacGregor, C., Youngentob, K., Banks, S.C., 2011. How to make a common species rare: A case against conservation complacency. *Biol. Conserv.* 144, 1663-1672.
- Lindenmayer, D., Franklin, J., Löhmus, A., Baker, S., Bauhus, J., Beese, W., Brodie, A., Kiehl, B., Kouki, J., Martínez Pastur, G., Messier, Ch., Neyland, M., Palik, B., Sverdrup-Thygeson, A., Volney, J., Wayne, A., Gustafsson, L., 2012. A major shift to the retention approach for forestry can help resolve some global forest sustainability issues. *Conserv. Lett.* 5, 421-431.
- Lindenmayer, D.B., Wood, J., McBurney, L., Blair, D., Banks, S.C., 2015. Single large versus several small: The SLOSS debate in the context of bird responses to a variable retention logging experiment. *For. Ecol. Manage.* 339, 1-10.
- Lovell, S.T., Johnston, D.M., 2009. Creating multifunctional landscapes: how can the field of ecology inform the design of the landscape? *Frontiers in Ecology and the Environment.* 7, 212-220.

- Ludwig, J.A., Reynolds, J.F., 1988. Statistical ecology: A primer of methods and computing. Wiley Press, New York.
- Luque, S., Martínez Pastur, G., Echeverría, C., Pacha, M.J., 2011. Overview of biodiversity loss in South America: A landscape perspective for sustainable forest management and conservation in temperate forests. En: C. Li., Laforzezza, R., Chen, J. (Eds.), Landscape Ecology and Forest Management: Challenges and Solutions in a Changing Globe. HEP-Springer, Amsterdam, Holland, pp. 352-379.
- Maguire, D.A., Halpern, C.B., Phillips, D.L., 2007. Changes in forest structure following variable-retention harvests in Douglas-fir dominated forests. *For. Ecol. Manage.* 242, 708-726.
- Margules, C.R., Pressey, R.L., 2000. Systematic conservation planning. *Nature* 405, 243-253.
- Martínez-Harms, M.J., Gajardo, R., 2008. Ecosystem value in the Western Patagonia protected areas. *J. Nat. Conserv.* 16, 72-87.
- Martínez Pastur, G., Fernández, M.C., Peri, P.L., 1994. Variación de parámetros estructurales y de composición del sotobosque para bosques de *Nothofagus pumilio* en relación a gradientes ambientales indirectos. *Ciencias Forestales* 9, 11-22.
- Martínez Pastur, G., Peri, P., Vukasovic, R., Vaccaro, S., Piriz Carrillo, V., 1997. Site index equation for *Nothofagus pumilio* Patagonian forest. *Phyton* 6, 55-60.
- Martínez Pastur, G., Peri, P., Fernández, C., Staffieri, G., Rodríguez, D., 1999a. Desarrollo de la regeneración a lo largo del ciclo del manejo forestal de un bosque de *Nothofagus pumilio*: 2. Incidencia del ramoneo de *Lama guanicoe*. *Bosque* 20, 47-53.
- Martínez Pastur, G., Peri, P., Fernández, C., Staffieri, G., 1999b. Desarrollo de la regeneración a lo largo del ciclo del manejo forestal de un bosque de *Nothofagus pumilio*: 1. Incidencia de la cobertura y el aprovechamiento o cosecha. *Bosque* 20, 39-46.
- Martínez Pastur, G., Cellini, J., Peri, P., Vukasovic, R., Fernández, C., 2000. Timber production of *Nothofagus pumilio* forests by a shelterwood system in Tierra del Fuego (Argentina). *For. Ecol. Manage.* 134, 153-162.
- Martínez Pastur, G., Lencinas, M.V., Cellini, J.M., Díaz, B., Peri, P., Vukasovic, R., 2002a. Herramientas disponibles para la construcción de un modelo de producción para la lenga (*Nothofagus pumilio*) bajo manejo en un gradiente de calidad de sitio. *Bosque* 23, 69-80.
- Martínez Pastur, G., Peri, P.L., Fernández, M.C., Staffieri, G., Lencinas, M.V., 2002b. Changes in understory species diversity during the *Nothofagus pumilio* forest management cycle. *J. For. Res.* 7, 165-174.
- Martínez Pastur, G., Lencinas, M.V., Vukasovic, R., Peri, P., Díaz, B., Cellini, J.M., 2004. Turno de corta y posibilidad de los bosques de lenga (*Nothofagus pumilio*) en Tierra del Fuego (Argentina). *Bosque* 25, 29-42.

- Martínez Pastur, G., Lencinas, M.V., Peri, P.L., Moretto, A., Cellini, J.M., Mormeneo, I., Vukasovic, R., 2007. Harvesting adaptation to biodiversity conservation in sawmill industry: Technology innovation and monitoring program. *J. Technol. Manage. Innov.* 2, 58-70.
- Martínez Pastur, G., Lencinas, M.V., Peri, P.L., Arena, M., 2007b. Photosynthetic plasticity of *Nothofagus pumilio* seedlings to light intensity and soil moisture. *For. Ecol. Manage.* 243, 274-282.
- Martínez Pastur, G., Lencinas, M.V., Cellini, J.M., Peri, P.L., Soler Esteban, R., 2009. Timber management with variable retention in *Nothofagus pumilio* forests of Southern Patagonia. *For. Ecol. Manage.* 258, 436-443.
- Martínez Pastur, G., Lencinas, M.V., Peri, P.L., Cellini, J.M., Moretto, A., 2010. Long-term forest management research in South Patagonia-Argentina: Lessons from the past, challenges from the present. *Revista Chilena de Historia Natural* 83, 159-169.
- Martínez Pastur, G., Peri, P.L., Cellini, J.M., Lencinas, M.V., Barrera, M., Ivancich, H., 2011a. Canopy structure analysis for estimating forest regeneration dynamics and growth in *Nothofagus pumilio* forests. *Ann. For. Sci.* 68, 587-594.
- Martínez Pastur, G., Cellini, J.M., Lencinas, M.V., Barrera, M., Peri, P.L., 2011b. Environmental variables influencing regeneration of *Nothofagus pumilio* in a system with combined aggregated and dispersed retention. *For. Ecol. Manage.* 261, 178-186.
- Martínez Pastur, G., Jordán, C., Soler, R., Lencinas, M.V., Ivancich, H., Kreps, G., 2012a. Landscape and microenvironmental conditions influence over regeneration dynamics in old-growth *Nothofagus betuloides* Southern Patagonian forests. *Plant. Biosyst.* 146, 201-213.
- Martínez Pastur, G., Andrieu, E., Iverson, L.R., Peri, P.L., 2012b. Agroforestry landscapes and global change: Landscape ecology tools for management and conservation. *Agroforest. Syst.* 85, 315-318.
- Martínez Pastur, G., Peri, P.L., Cellini, J.M., Lencinas, M.V., Barrera, M.D., Soler, R., Ivancich, H., 2012c. Métodos de cosecha forestal que combinan conservación de la biodiversidad y los ciclos naturales del bosque primario con la producción maderera en Tierra del Fuego. *Amb. For.* 7, 5-14.
- Martínez Pastur, G., Lencinas, M.V., Soler, R., Kreps, G., Schindler, S., Peri, P.L., 2012d. Biodiversity conservation maps using environmental niche factor analysis in *Nothofagus forests* of Tierra del Fuego (Argentina). *Proceedings IUFRO Landscape Ecology Conference*, Concepción, Chile.
- Martínez Pastur, G., Peri, P.L., Lencinas, M.V., Cellini, J.M., Barrera, M., Soler, R., Ivancich, H., Mestre, L., Moretto, A.S., Anderson, C.B., Pulido, F., 2013a. La producción forestal y la conservación de la biodiversidad en los bosques de *Nothofagus* en Tierra del Fuego y Patagonia Sur. En: Donoso, P., Promis, A. (Eds.), *Silvicultura en bosques nativos: Avances en la investigación en Chile, Argentina y Nueva Zelanda. Silvicultura para los bosques de Chile*, Valdivia, Chile, pp. 155-179.

- Martínez Pastur, G., Soler, R., Pulido, F., Lencinas, M.V., 2013b. Variable retention harvesting influences biotic and abiotic drivers of regeneration in *Nothofagus pumilio* southern Patagonian forests. For. Ecol. Manage. 289, 106-114.
- Martínez Pastur, G., Soler, R., Cellini, J.M., Lencinas, M.V., Peri, P.L., Neyland, M.G., 2014. Survival and growth of *Nothofagus pumilio* seedlings under several microenvironments after variable retention harvesting in southern Patagonian forests. Ann. For. Sci. 71, 349-362.
- Martínez Pastur, G., Lencinas, M.V., Gallo, E., de Cruz, M., Borla, M., Esteban, R., Anderson, C., 2015. Habitat-specific vegetation and seasonal drivers of bird community structure and function in southern Patagonian forests. Community Ecol. 16, 55-65.
- Martínez Pastur, G., Soler, R., Ivancich, H., Lencinas, M.V., Bahamonde, H., Peri, P.L., 2016a. Effectiveness of fencing and hunting to control *Lama guanicoe* browsing damage: Implications for *Nothofagus pumilio* regeneration in harvested forests. J. Environ. Manage. 168, 165-174.
- Martínez Pastur, G., Peri, P.L., Lencinas, M.V., García-Llorente, M., Martín-López, B., 2016b. Spatial patterns of cultural ecosystem services provision in Southern Patagonia. Land. Ecol. 31, 383-399.
- Martínez Pastur, G., Peri, P.L., Soler, R.M., Schindler, S., Lencinas, M.V., 2016c. Biodiversity potential of *Nothofagus* forests in Tierra del Fuego (Argentina): Tool proposal for regional conservation planning. Biodiv. Conserv. 25, 1843-1862.
- Martínez Pastur, G., Huertas Herrera, A., Cellini, J.M., Baggethun Gómez, E., Peri, P.L., 2016d. Synergies and trade-offs of national conservation policy and agro-forestry management over forest loss in Argentina during the last decade. Primer Congreso Latinoamericano IUFRO de Ecología del Paisaje/Segundo Congreso Latinoamericano de IALE. Temuco, Chile.
- Martínez Pastur, G., Peri, P.L., Huertas Herrera, A., Schindler, S., Díaz-Delgado, R., Lencinas, M.V., Soler, R., 2017a. Linking potential biodiversity and three ecosystem services in silvopastoral managed forests landscapes of Tierra del Fuego, Argentina. Int. J. Biodiv. Sci. Ecosyst. Serv. Manage. 13, 1-11.
- Martínez Pastur, G., Soler, R., Lencinas, M.V., Favoretti, S., Peri, P.L., 2017b. Pautas mínimas para la presentación de planes de manejo silvopastoril en bosques de *Nothofagus antarctica* (ñire) en la provincia de Tierra del Fuego. Informe Técnico CADIC-CONICET. 17 pp.
- Martínez Pastur, G., Huertas Herrera, A., Rosas, Y.M., Barrera, M.D., Amoroso, M.M., Alcobé, F., Díaz Delgado, R., Peri, P.L., 2019 *inédito*. Influencia del cambio climático en los bosques nativos de Argentina: ¿Qué estrategias de manejo y conservación deberían considerarse?.
- Massaccesi, G., Roig, F., Martínez Pastur, G., Barrera, M., 2008. Growth patterns of *Nothofagus pumilio* trees along altitudinal gradients in Tierra del Fuego, Argentina. Trees 22, 245-255.

- Mastrangelo, M.E., Weyland, F., Herrera, L.P., Villarino, S.H., Barral, M.P., Auer, A.D., 2015. Ecosystem services research in contrasting socio-ecological contexts of Argentina: Critical assessment and future directions. *Ecosyst. Serv.* 16, 63-73.
- McCune, B., Mefford, M.J., 1999. Multivariate analysis of ecological data, Version 4.0, MjM software. Gleneden Beach, Oregon.
- McDougall, K.L., Morgan, J.W., Walsh, N.G., Williams, R.J., 2005. Plant invasions in treeless vegetation of the Australian Alps. *Perspect. Plant Ecol. Evol. Syst.* 7, 159-171.
- McGarigal, K., Zeller, K.A., Cushman, S.A., 2016. Multi-scale habitat selection modeling: introduction to the special issue. *Landscape Ecol* (2016) 31: 1157.
- Mestre, L., Toro Manríquez, M., Soler, R., Huertas Herrera, A., Martínez Pastur, G., Lencinas, M.V., 2017. The influence of canopy-layer composition on understory plant diversity in southern temperate forests. *For. Ecosyst.* 4, 1.
- MEA, 2005. Millenium Ecosystems Assesment. Ecosystems and human wellbeing: Current state and trends. Island Press, Washington, DC.
- Mendenhall C.D., Karp, D.S., Meyer, C.F.J., Hadly, E. A., Daily, G., 2014. Predicting biodiversity change and averting collapse in agricultural landscapes. *Nature* 509, 213-217.
- Mittermeier, R.A., Mittermeier, C.G., Brooks, T.M., Pilgrim, J.D., Konstant, W.R., da Fonseca, G.A.B., Kormos, C., 2003. Wilderness and biodiversity conservation. *Proc. Nat. Acad. Sci.* 100, 10309-10313.
- Moore, D., 1983. Flora of Tierra del Fuego. Anthony Nelson, London, UK.
- Morello, J., Mateucci, S.D., Rodríguez, A.F., Silva, M.E., 2012. Ecorregiones y complejos ecosistémicos argentinos. Orientación Gráfica Editora, Buenos Aires.
- Moreno, C.E., 2001. Métodos para medir la biodiversidad. M&T-Manuales y Tesis SEA. Zaragoza, España.
- Moretto, A.S., Martínez Pastur, G., 2014. Litterfall and leaf decomposition in *Nothofagus pumilio* forests along an altitudinal gradient in Tierra del Fuego. *J. For. Sci.* 60, 500-510.
- Newbold, T., Hudson, L.N., Arnell, A.P., Contu, S., De Palma, A., Ferrier, S., Hill, S.L., Hoskins, A.J., Lysenko, I., Phillips, H.R., 2016. Has land use pushed terrestrial biodiversity beyond the planetary boundary? A global assessment. *Science* 353, 288-291.
- O'Brien, M.J., O'Hara, K.L., Erbilgin, N., Wood, D.L., 2007. Overstory and shrub effects on natural regeneration processes in native *Pinus radiata* stands. *For. Ecol. Manage.* 240, 178-185.
- O'Farrel, P., Anderson, P.M., 2010. Sustainable multifunctional landscapes: a review to implementation. *Current Opinion in Environmental Sustainability* 2: 59-65
- Orquera, L., Piana, E., Fiore, D., Zangrando, A., 2012. Diez mil años de fuegos, arqueología y etnografía del fin del mundo. Ed. Dunken, Buenos Aires, Argentina. 120 pp.

- Ostrom, E., 1990. Governing the commons: The evolution of institutions for collective action. Cambridge University Press, Cambridge.
- Pauchard, A., Alaback, P.B., 2004. Influence of elevation, land use, and landscape context on patterns of alien plant invasions along roadsides in protected areas of South-Central Chile. *Conserv. Biol.* 18, 238-248.
- Pauchard, A., Kueffer, C., Dietz, H., Daehler, C.C., Alexander, J., Edwards, P.J., Arévalo, J.R., Cavieres, L.A., Guisan, A., Haider, S., 2009. Ain't no mountain high enough: Plant invasions reaching new elevations. *Front. Ecol. Environ.* 7, 479-486.
- Peck, J.E., 2010. Multivariate Analysis for Community Ecologists: Step-by-Step using PC-ORD. MjM Software Design, Gleneden Beach.
- Peri, P., 2009. Sistemas silvopastoriles en Patagonia: Revisión del conocimiento actual. 1er. Congreso Nacional de Sistemas Silvopastoriles. Misiones. Argentina.
- Peri, P.L., Lencinas, M.V., Martínez Pastur, G., Wardell-Johnson, G.W., Lasagno, R., 2013. Diversity patterns in the steppe of Argentinean southern Patagonia: Environmental drivers and impact of grazing. En: Morales Prieto, M.B., Traba Diaz, J. (Eds.), *Steppe ecosystems: Biological diversity, management and restoration*. Nova Science Publishers Inc. New York, USA, pp. 73-95.
- Peri, P.L., Lencinas, M.V., Bousson, J., Lasagne, R., Soler, R., Bahamonde, H., Martínez Pastur, G., 2016a. Biodiversity and ecological long-term plots in Southern Patagonia to support sustainable land management: The case of PEBANPA network. *J. Nat. Conserv.* 34, 51-64.
- Peri, P.L., Ferro, M., Salazar, L., Rial, P., 2016b. Pautas mínimas para Presentación de Proyectos en el Manejo silvopastoril en bosques nativos de *Nothofagus antarctica* (ñire) en Santa Cruz. INTA-CAP. Santa Cruz, Argentina.
- Peri, P.L., López, D., Rusch, V., Rusch, G., Rosas, Y.M., Martínez Pastur, G., 2017a. State and transition model approach in native forests of Southern Patagonia (Argentina): Linking ecosystemic services, thresholds and resilience. *Int. J. Biodiv. Sci. Ecosyst. Serv. Manage.* 13, 105-118.
- Peri, P.L., Caballé, G., Hansen, N.E., Bahamonde, H.A., Lencinas, M.V., von Müller, A.R., Ormaechea, S., Gargaglione, V., Soler, R., Sarasola, M., Rusch, V., Borrelli, L., Fernández, E., Gyenge, J., Tejera, L.E., Lloyd C.E., Martínez Pastur, G., 2017b. Silvopastoral systems in Patagonia. En: Gordon, A.M., Newman, S.M., Coleman, B.R.W. (Eds.), *Temperate Agroforestry Systems 2nd Edition*. CABI, London, UK, pp. 252-277.
- Phalan, B., Onial, M., Balmford, A., Green, R.E., 2011. Reconciling food production and biodiversity conservation: Land sharing and land sparing compared. *Science* 333, 1289-1291.
- Pisano, E., 1981. Bosquejo fitogeográfico de Fuego-Patagonia. *Anales Instituto de la Patagonia* 12, 159-171.

- Pisano, E., 1997. Los bosques de Patagonia Austral y Tierra del Fuego chilenas. *Anales del Instituto de la Patagonia, Serie Ciencias Naturales* 25, 9-19.
- Poder Legislativo Provincia de Tierra del Fuego, Antártida e Islas del Atlántico Sur., 2012. LEY N° 869. Medio Ambiente. Establece el marco normativo provincial complementario a la Ley Nacional 26.331, sobre los principios rectores para el ordenamiento y conservación de los bosques nativos en todo el ámbito nacional. Sanción: 19 de Abril de 2012. Promulgación: 25/04/12 D.P. N° 951/12. Publicación: B.O.P. 25/04/12.
- Poiani, K.A., Richter, B.D., Anderson, M.G., Richter, H.E., 2000. Biodiversity conservation at multiple scales: Functional sites, landscapes, and networks. *BioScience* 50, 133-146.
- Ponce, J.F., Fernández, M., 2014. Climatic and environmental history of Isla de los Estados, Argentina. Springer, Netherlands.
- Potapov, P., Yaroshenko, A., Turubanova, S., Dubinin, M., Laestadius, L., Thies, C., Aksenov, D., Egorov, A., Yesipova, Y., Glushkov, I., 2008. Mapping the world's intact forest landscapes by remote sensing. *Ecol. Soc.* 13, 51.
- Premoli, A. 1991. Morfología y capacidad germinativa en poblaciones de *Nothofagus antarctica* (Forster) Oerst del noroeste andino patagónico. *Bosque* 12, 53-59.
- Promis, A., Caldentey, J., Ibarra, M., 2010. Microclima en el interior de un bosque de *Nothofagus pumilio* y el efecto de una corta de regeneración. *Bosque* 31, 129-139.
- Rands, M.R., Adams, W.M., Bennun, L., Butchart, S.H., et al., 2010. Biodiversity conservation: Challenges beyond 2010. *Science* 329, 1298-1303.
- Rebertus, A., Veblen, T., 1993. Structure and tree-fall gap dynamics of old-growth *Nothofagus forests* in Tierra del Fuego, Argentina. *J. Veg. Sci.* 4, 641-654.
- Rodríguez-Rodríguez, D., Bomhard, B., Butchart, S.H., Foster, M.N., 2011. Progress towards international targets for protected area coverage in mountains: A multi-scale assessment. *Biol. Conserv.* 144, 2978-2983.
- Roig, F., Martínez Pastur, G., Moyano, V., Pinedo, L., Lencinas, M.V., 2002. Cambial activity, phenology and climate in *Nothofagus pumilio* forests of Tierra del Fuego, Argentina. Sixth international conference on dendrochronology. Quebec, Canada.
- Sala, O.E., Chapin, F.S., Armesto, J.J., Berlow, E., Bloomfield, J., Dirzo, R., Huber-Sanwald, E., Huenneke, L.F., Jackson, R.B., Kinzig, A., Leemans, R., Lodge, D.M., Mooney, H.A., Oesterheld, M., Poff, N.L., Sykes, M.T., Walker, B.H., Walker, M., Wall, D.H., 2000. Global biodiversity scenarios for the year 2100. *Science* 287, 1770-1774.

- Salafsky, N., Salzer, D., Stattersfield, A.J., Hilton-Taylor, C., Neugarten, R., Butchart, S.H.M., Collen, B., Cox, N., Master, L.L., O'Conner, S., Willkie, D., 2008. A standard lexicon for biodiversity conservation: Unified classifications of threats and actions. *Conserv. Biol.* 22, 897-911.
- Sax, D., 2001. Latitudinal gradients and geographic ranges of exotic species: Implications for biogeography. *J. Biogeogr.* 28, 139-150.
- Schmidt, H., Urzúa, A., 1982. Transformación y manejo de los bosques de lenga en Magallanes. Universidad de Chile. *Cienc. Agr.* 11.
- Seghezzo, L., Volante, J.N., Paruelo, J.M., Somma, D.J., Buliubasich, E.C., Rodríguez, H. E., Gagnon, S., Hufty, M., 2011. Native Forests and Agriculture in Salta (Argentina): Conflicting Visions of Development. *J. Environ. Dev.* 20, 251-277.
- Socolar, J.B., Gilroy, J.J., Kunin, W.E., Edwards, D.P., 2016. How should beta-diversity inform biodiversity conservation? *Trends Ecol. Evol.* 31, 67-80.
- Soler Esteban, R., 2011. Regeneración natural de *Nothofagus antarctica* en bosques primarios, secundarios y bajo manejo silvopastoril. Tesis doctoral. Facultad de Ciencias Exactas, Física y Naturales, Universidad Nacional de Córdoba, Argentina.
- Soler, R., Martínez Pastur, G., Lencinas, M.V., Borrelli, L., 2012. Differential forage use between large native and domestic herbivores in southern Patagonian *Nothofagus forests*. *Agrofor. Syst.* 85, 397-409.
- Soler, R., Schindler, S., Lencinas, M.V., Peri, P.L., Martínez Pastur, G., 2015. Retention forestry in southern Patagonia: Multiple environmental impacts and their temporal trends. *International forestry review* 17, 231-243.
- Soler, R.M., Schindler, S., Lencinas, M.V., Peri, P.L., Martínez Pastur, G., 2016. Why biodiversity increases after variable retention harvesting: A meta-analysis for southern Patagonian forests. *For. Ecol. Manage.* 369, 161-169.
- Spagarino, C., Martínez Pastur, G., Peri, P., 2001. Changes in *Nothofagus pumilio* forest biodiversity during the forest management cycle: Insects. *Biodiv. Conserv.* 10, 2077-2092.
- Stenseth, N.C., Mysterud, A., Ottersen, G., Hurrell, J.W., Chan, K.-S., Lima, M., 2002. Ecological effects of climate fluctuations. *Science* 297, 1292-1296.
- Tejeda-Cruz, C., Mehlreter, K., Sosa, V.J., 2008. Indicadores ecológicos multi-taxonómicos. En: Manson, R.H., Fernández-Ortiz, V., Gallina, S., Mehlreter, K. (Eds.), *Agroecosistemas cafetaleros de Veracruz. Biodiversidad, manejo y conservación*. Instituto Nacional de Ecología. México, pp. 271-278.
- ter Braak, C.J., Šmilauer, P., 2015. Topics in constrained and unconstrained ordination. *Plant Ecol.* 216, 683-696.

- Terwei, A., Zerbe, S., Mölder, I., Annighöfer, P., Kawaletz, H., Ammer, C., 2016. Response of floodplain understorey species to environmental gradients and tree invasion: A functional trait perspective. *Biol. Invasions* 18, 2951-2973.
- Tilman, D., 1994. Competition and biodiversity in spatially structured habitats. *Ecol.* 75, 2-16.
- Toro Manríquez, M., Ardiles, V., Soler, R., Lencinas, M.V., Promis, A., Martínez Pastur, G., 2016. Diversidad de plantas no vasculares en el piso de bosques puros y mixtos de *Nothofagus pumilio* y *N. betuloides* en ambientes de costa y montaña de Tierra del Fuego, Argentina. VI Reunión Binacional de Ecología. Puerto Iguazú, Argentina.
- Tuhkanen, S., 1992. The climate of Tierra del Fuego from a vegetation geographical point of view and its ecoclimatic counterparts elsewhere. *Acta Bot. Fen.* 145, 1-65.
- Turner, M.G., Gardner, R.H., O'Neill, R.V., 2001. Landscape ecology in theory and practice: Pattern and process. Springer Science & Business Media.
- Uriarte, C., Grosse, H., 1991. Los bosques de lenga (*Nothofagus pumilio*). Una orientación para su uso y manejo; recopilación bibliográfica. CORFO - INFOR. Informe técnico número 126, Concepción. Chile.
- Vanha-Majamaa, I., Shorohova, E., Kushnevskaia, H., Jalonen, J., 2017. Resilience of understory vegetation after variable retention felling in boreal Norway spruce forests - A ten-year perspective. *For. Ecol. Manage.* 393, 12-28.
- Veblen, T., Veblen, A., Schlegel, F., 1979. Understorey patterns in mixed evergreen-deciduous *Nothofagus* forests in Chile. *J. Ecol.* 67, 809-823.
- Vidal, O.J., Aguayo, M., Niculcar, R., Bahamonde, N., Radic, S., San Martín, C., Kusch, A., Latorre, J., Félez, J., 2015. Plantas invasoras en el Parque Nacional Torres del Paine (Magallanes, Chile): Estado del arte, distribución post-fuego e implicancias en restauración ecológica. *Anales del Instituto de la Patagonia* 43, 75-96.
- Vitousek, P.M., Dantonio, C.M., Loope, L.L., Westbrooks, R., 1996. Biological invasions as global environmental change. *American Scientist* 84, 468-478.
- Vuidot, A., Paillet Y., Archaux, F., Gosselin, F., 2011. Influence of tree characteristics and forest management on tree microhabitats. *Biological Conservation* 144, 1, 441-450.
- Warner, J.H., Harper, K.T., 1972. Understorey characteristics related to site quality for aspen in Utah. *Science Bulletin, Biological Series Volume XVI, N 2*. Brigham Young University, USA.
- Watson J.E.M., Evans T., Venter, O., Williams, B., Tulloch, A., et al., 2018. The exceptional value of intact forest ecosystems. *Nature Ecology & Evolution* 2, 599-610.
- Weissflog, L., Pfennigsdorff, A., Martinez Pastur, G., Puliafito, E., Figueroa, D., Elansky, N., Nikonov, V., Putz, E., Krüger, G., Kellner, K., 2001. Trichloroacetic acid in the vegetation of polluted and remote

- areas of both hemispheres-Part I. Its formation, uptake and geographical distribution. *Atmos. Environ.* 35, 4511-4521.
- Whisenant, S.G., 1999. *Repairing damaged wildlands: A process-orientated, landscape-scale approach.* Cambridge University Press, United Kingdom.
- Whittaker, R.H., 1972. Evolution and measurement of species diversity. *Taxon* 21, 213-251.
- Whittaker, R.J., 2010. Meta-analyses and mega-mistakes: calling time on meta-analysis of the species richness–productivity relationship. *Ecology* 91, 2522- 2533.
- Willott, S.J., 1999. The effects of selective logging on the distribution of moths in a Bornean rainforest. *Phil Trans R Soc Lond B* 354, 1783-1790.
- Wood, S.W., Hua, Q., Allen, K.J., Bowman, D.M.J.S., 2010. Age and growth of a fire prone Tasmanian temperate old-growth forest stand dominated by *Eucalyptus regnans*, the world's tallest angiosperm. *Forest Ecology and Management* 260, 438-447.
- Zhao, M., Running, S.W., 2010. Drought-induced reduction in global terrestrial net primary production from 2000 through 2009. *Science* 329, 940-943.
- Zhao, Y., Feng, D., Yu, L., Wang, X., Chen, Y., Bai, Y., Hernández, H.J., Galleguillos, M., Estades, C., Biging, G.S., Radke, J.D., Gong, P., 2016. Detailed dynamic land cover mapping of Chile: Accuracy improvement by integrating multi-temporal data. *Remote Sens. Environ.* 183, 170-185.

ANEXOS

Anexo 1. Frecuencia de ocurrencia (%) y códigos para las plantas vasculares muestreadas en las zonas geográficas y tipos de bosques a macro-escala (NA = *Nothofagus antarctica*, NP = *N. pumilio*, NB = *N. betuloides*).

Código	Especie	Zona geográfica			Tipo de bosque			Total
		Norte	Sur	Este	NA	NP	NB	
OSDE	<i>Osmorhiza depauperata</i>	88	17	73	76	58	23	56
POPR	<i>Poa pratensis</i>	79	25	53	86	54	5	53
TAOF	<i>Taraxacum officinale</i>	71	26	73	84	51	8	52
PHAL	<i>Phleum alpinum</i>	66	16	83	63	50	3	45
FEMA	<i>Festuca magellanica</i>	8	13	5	67	48		44
ACMA	<i>Acaena magellanica</i>	58	28	3	57	45	13	43
GAAP	<i>Galium aparine</i>	72	5	5	76	40		41
TRSP	<i>Trisetum spicatum</i>	56	9	7	61	37	2	37
CEFO	<i>Cerastium fontanum</i>	47	23	47	46	40	2	36
CAGL	<i>Cardamine glacialis</i>	41	28	4	53	35	2	36
COSC	<i>Cotula scariosa</i>	53	12	43	76	25	8	34
BLPE	<i>Blechnum penna-marina</i>	25	4	5	51	28	33	34
DYGL	<i>Dysopsis glechomoides</i>	31	32	27	14	4	22	31
BEBU	<i>Berberis buxifolia</i>	30	25	53	66	19	17	29
UNLE	<i>Uncinia lechleriana</i>	46	6	43	4	3	8	29
OSCH	<i>Osmorhiza chilensis</i>	2	29	4	43	3	19	26
RUGE	<i>Rubus geoides</i>	8	46	3	4	26	55	26
SCRA	<i>Schizeilema ranunculus</i>	35	7	53	62	15	6	24
VOMA	<i>Viola magellanica</i>	15	34	27	9	28	31	24
RIMA	<i>Ribes magellanicum</i>	15	35	7	13	24	28	22
GUMA	<i>Gunnera magellanica</i>	1	4	3	1	21	2	19
SEAC	<i>Senecio acanthifolius</i>		38	23	2	22	30	19
NOBE	<i>Nothofagus betuloides</i>	1	39		1	3	92	18
NOAN	<i>Nothofagus antarctica</i>	3	9	43	64	4	2	17
CYFR	<i>Cystopteris fragilis</i>	20	12	2	19	20	2	16
RUAC	<i>Rumex acetosella</i>	28	3	2	21	18	2	16
CEAR	<i>Cerastium arvense</i>	26	1	37	48	8		16
BRUN	<i>Bromus unioloides</i>	26	2	2	46	8		15
DEFL	<i>Deschampsia flexuosa</i>	23	4	23	43	8		15
COLE	<i>Codonorchis lessonii</i>	1	32	7	4	1	45	15
VESE	<i>Veronica serpyllifolia</i>	22	8	3	29	12	5	14
GAFU	<i>Galium fuegianum</i>	24	4	7	42	8	2	14
MAGR	<i>Macrachaenium gracile</i>		23	23	2	12	25	12
PEMU	<i>Pernettya mucronata</i>		23			8	34	10
TAGI	<i>Taraxacum gillesii</i>	15	1	23	36	2	2	9
CHDI	<i>Chilotrichum diffusum</i>	1	20		9	8	13	9
GEMA	<i>Geum magellanicum</i>	13	1	17	14	8		8
EMRU	<i>Empetrum rubrum</i>		17		1	8	16	8

RUCR	<i>Rumex crispus</i>	16			33			8
GALU	<i>Gavilea lutea</i>		17		1	1	6	8
NOPU	<i>Nothofagus pumilio</i>	7	65	4	1	8	59	7
LUAL	<i>Luzula alopecurus</i>	9	3	3	11	5	2	7
VIMA	<i>Vicia magellanica</i>	12	1	3	23	3		7
ELAG	<i>Elymus agropyroides</i>	8	1	33	21	3		7
MADI	<i>Maytenus disticha</i>		14		3	6	2	6
SETR	<i>Senecio tricuspidatus</i>	1	14			1	2	6
RABI	<i>Ranunculus bitermatus</i>	5	5	3	6	6	2	6
CACU	<i>Carex curta</i>	6	5		6	6	2	6
HOCO	<i>Hordeum comosum</i>	10		3	1	5		6
TRRE	<i>Trifolium repens</i>	7	2	17	18	3		6
PONE	<i>Poa nemoralis</i>		12			8	2	5
ACOV	<i>Acaena ovalifolia</i>	56	28	13	49	44	17	5
EPAU	<i>Epilobium australe</i>	4	5		6	5		5
GASP	<i>Gamochaeta spiciformis</i>	3	5	1	4	4	3	5
GEPA	<i>Geum parviflorum</i>		9			6	2	5
ACMI	<i>Achillea millefolium</i>	9			14	2		4
GAAN	<i>Galium antarcticum</i>	8	1		18	0		4
RAPE	<i>Ranunculus peduncularis</i>	3	5	3	2	5	2	4
ALMA	<i>Alopecurus magellanicus</i>	6	2		9	3		4
DEAN	<i>Deschampsia antarctica</i>	7		3	8	3		4
HOLA	<i>Holcus lanatus</i>	1	5	17	6	1	13	4
LUMA	<i>Luzuriaga marginata</i>	1	9			1	19	4
POAN	<i>Poa annua</i>	5	3	3	6	3	5	4
PRRE	<i>Pratia repens</i>		2	37	12		5	4
CABU	<i>Capsella bursa-pastoris</i>	6			8	3		3
RARE	<i>Ranunculus repens</i>		7			5		3
SAPR	<i>Sagina procumbens</i>	4	3		1	5		3
ACPI	<i>Acaena pinnatifida</i>	5	2	3	6	3		3
HIRE	<i>Hierochloë redolens</i>		8			4	6	3
MAMA	<i>Maytenus magellanica</i>	1	6			1	13	3
RAMA	<i>Ranunculus maclovianus</i>	1	5	3	1	4		3
AGPE	<i>Agrostis perennans</i>	6			3	3		3
ADCH	<i>Adenocaulon chilense</i>	9	4	4	4	25	25	3
DRWI	<i>Drymis winterii</i>		6		1	1	9	3
VIRE	<i>Viola reicheii</i>		5	7	2	3	2	3
DEKI	<i>Deschampsia kingii</i>	2	3	3		4	2	3
LYMA	<i>Lycopodium magellanicum</i>	2		23		4		3
RAFU	<i>Ranunculus fuegianus</i>		5			3	3	2
MAGR	<i>Marsippospermum grandiflorum</i>		5		2	1	6	2
BEIL	<i>Berberis ilicifolia</i>		5			3	6	2
OXMA	<i>Oxalis magellanica</i>	3	3		4	3		2
AGUL	<i>Agrostis uliginosa</i>	1	4		2	3	2	2
HYSE	<i>Hymenophyllum secundum</i>		5				15	2
ASDA	<i>Asplenium dareoides</i>		4			3	3	2

PEPU	<i>Pernettya pumila</i>	3	21	3	4	7	34	2
STME	<i>Stellaria media</i>	13	10	7	18	10	5	2
AZTR	<i>Azorella trifurcata</i>	3			3	1		2
CABI	<i>Calceolaria biflora</i>	3			4	1		2
JUSC	<i>Juncus scheuzerioides</i>		3			3	2	2
ACTE	<i>Acaena tenera</i>		3			3		1
EMCO	<i>Embotrium coccineum</i>		3				8	1
EPCI	<i>Epilobium ciliatum</i>		3			3		1
ERMY	<i>Erigeron myosotis</i>	3		3	3	1		1
OXEN	<i>Oxalis enneaphylla</i>	1		13	6			1
AGST	<i>Agrostis stolonifera</i>		3			1	3	1
TICE	<i>Trisetum cernuum</i>		3			3		1
ASPU	<i>Astelia pumila</i>		2		1	1		1
ASVA	<i>Aster vahlii</i>		2			1	3	1
CAAP	<i>Caltha appendiculata</i>		2		1	1	2	1
CASA	<i>Caltha sagitata</i>	1	2		1	1		1
HIMU	<i>Hieracium murorum</i>		2				6	1
RAMI	<i>Ranunculus minutiflorus</i>		2		1		5	1
SEAL	<i>Senecio alloephyllus</i>		2			2		1
SEMA	<i>Senecio magellanicus</i>	2		3	3	0		1
SESM	<i>Senecio smithii</i>	1	1	3	1	1		1
THMA	<i>Thlaspi magellanicum</i>	3			3	0		1
CADE	<i>Carex decidua</i>		2			2		1
DAGL	<i>Dactylis glomerata</i>	1	1	7	3		2	1
POAL	<i>Poa alopecurus</i>	3			1	1		1
DRMA	<i>Draba magellanica</i>	1	1		2	0		1
GEMA	<i>Gentianella magellanica</i>	1	1		2		2	1
LEVU	<i>Leucanthemum vulgare</i>	2			1	1		1
ALPR	<i>Alopecurus pratensis</i>		2			1		1
CAFU	<i>Carex fuscula</i>	1	1		1	0	2	1
DEAT	<i>Deschampsia atropurpurea</i>		2			1		1
PHBI	<i>Phaiophleps biflora</i>	1	1	3	2		2	1
POTR	<i>Poa trivialis</i>		2			1	2	1
ROMA	<i>Rostkovia magellanica</i>		2		1	0	2	1
AZFU	<i>Azorella fueguiana</i>		1		1	0		1
BEPE	<i>Bellis perennis</i>		1		1		2	1
CIVU	<i>Cirsium vulgare</i>	1			1	0		1
COQU	<i>Colobanthus quitensis</i>	1			2			1
HIAN	<i>Hieracium antarcticum</i>	1	1		1		2	1
HYIN	<i>Hypochoeris incana</i>		1			0	2	1
LAHA	<i>Lagenifera hariatii</i>		1			1		1
NAMU	<i>Nanodea muscosa</i>		1		1	0		1
PEMA	<i>Perezia magellanica</i>		1		1	0		1
PRMA	<i>Primula magellanica</i>		1		1		2	1
SAMA	<i>Saxifraga magellanica</i>		1			1		1
SEAR	<i>Senecio arnottii</i>		1			1		1

STDE	<i>Stellaria debilis</i>	1	1		1		2	1
AGMA	<i>Agrostis magellanica</i>			7		1		1
CAMA	<i>Carex macloviana</i>	1			2			1
HOSE	<i>Hordeum secalinum</i>	1				1		1
PORO	<i>Poa robusta</i>		1			1		1
POMO	<i>Polystichum mohrioides</i>		1				3	1
AGCO	<i>Agoseris coronopifolium</i>	1				0		1
AZLY	<i>Azorella lycopodioides</i>		1			0		1
BOGU	<i>Bolax gummifera</i>		1			0		1
CAUN	<i>Calceolaria uniflora</i>			3	1			1
CAGE	<i>Cardamine geraniifolia</i>		1			0		1
DRMU	<i>Drapetes muscosus</i>		1			0		1
GEPO	<i>Gentiana postrata</i>	1			1			1

Anexo 2. Frecuencia de ocurrencia (%) y códigos para las plantas vasculares muestreadas en las zonas geográficas y tipos de ecosistemas a macro-escala para tipos de ecosistemas (NA = *N. antarctica*, NP = *N. pumilio*, NB = *N. betuloides*, PA = pastizales, TU = turberas, AR = arbustales).

Code	Species	Zona geográfica			Tipo de ecosistema						Total
		Norte	Sur	Este	NA	NP	NB	PA	TU	AR	
POPR	<i>Poa pratensis</i>	73	28	56	55	0	50	86	54	5	51
TAOF	<i>Taraxacum officinale</i>	65	31	78	41	0	60	84	51	8	51
NOPU	<i>Nothofagus pumilio</i>	46	49	29	3	0	7	10	80	59	46
ACMA	<i>Acaena magellanica</i>	57	33	39	45	8	58	57	45	13	45
PHAL	<i>Phleum alpinum</i>	62	19	73	34	0	45	63	50	3	43
OSDE	<i>Osmorhiza depauperata</i>	68	13	54	3	0	6	76	57	23	42
FEMA	<i>Festuca magellanica</i>	58	18	44	21	0	27	67	48	0	39
TRSP	<i>Trisetum spicatum</i>	55	11	63	21	0	41	61	37	2	36
CEFO	<i>Cerastium fontanum</i>	41	24	49	24	8	32	46	40	11	34
ACOV	<i>Acaena ovalifolia</i>	46	24	10	17	0	14	49	44	17	33
GAAP	<i>Galium aparine</i>	55	5	37	7	0	3	76	40	0	31
BLPE	<i>Blechnum penna-marina</i>	20	41	37	55	0	18	51	27	33	31
BEBU	<i>Berberis buxifolia</i>	26	33	39	66	0	28	66	19	17	30
COSC	<i>Cotula scariosa</i>	43	13	39	17	0	20	76	25	8	29
CAGL	<i>Cardamine glacialis</i>	31	21	29	0	4	2	53	35	11	27
GUMA	<i>Gunnera magellanica</i>	2	49	7	62	0	35	10	21	20	24
DYGL	<i>Dysopsis glechomoides</i>	24	24	20	0	0	1	14	40	22	23
SCRA	<i>Schizeilema ranunculus</i>	31	9	46	28	4	17	62	15	6	23
NOAN	<i>Nothofagus antarctica</i>	24	18	41	48	4	25	64	4	2	22
UNLE	<i>Uncinia lechleriana</i>	36	5	32	0	0	5	40	30	8	22
RUGE	<i>Rubus geoides</i>	5	35	22	7	0	5	4	26	55	20
RIMA	<i>Ribes magellanicum</i>	11	32	5	21	0	13	13	24	28	20
OSCH	<i>Osmorhiza chilensis</i>	15	22	29	0	0	2	43	21	19	19
DEFL	<i>Deschampsia flexuosa</i>	27	6	34	34	0	31	43	8	0	18
VOMA	<i>Viola magellanica</i>	11	25	20	3	0	1	9	27	31	18

CEAR	<i>Cerastium arvense</i>	27	4	37	21	17	27	48	8	0	17
RUAC	<i>Rumex acetosella</i>	27	4	29	21	0	26	21	18	2	17
EMRU	<i>Empetrum rubrum</i>	10	24	7	48	0	30	1	8	16	16
CHDI	<i>Chilodactylum diffusum</i>	4	31	2	90	0	25	9	8	13	16
ADCH	<i>Adenocaulon chilense</i>	7	23	29	0	0	2	4	25	25	15
PEPU	<i>Pernettya pumila</i>	5	26	20	14	0	30	4	7	34	15
SEAC	<i>Senecio acanthifolius</i>	0	31	17	0	0	8	2	22	30	15
NOBE	<i>Nothofagus betuloides</i>	0	31	0	7	4	5	1	3	92	14
CACU	<i>Carex curta</i>	17	8	17	28	17	33	6	6	2	13
VESE	<i>Veronica serpyllifolia</i>	18	8	7	7	0	9	29	12	5	13
CYFR	<i>Cystopteris fragilis</i>	16	9	15	3	0	1	19	20	2	12
BRUN	<i>Bromus unioloides</i>	20	3	15	3	21	5	46	8	0	12
COLE	<i>Codonorchis lessonii</i>	0	25	5	7	0	2	4	10	45	12
ALMA	<i>Alopecurus magellanicus</i>	15	5	20	3	4	40	9	3	0	11
GAFU	<i>Galium fuegianum</i>	18	3	5	0	0	0	42	7	2	10
GEMA	<i>Geum magellanicum</i>	17	2	20	17	4	20	14	8	0	10
HOCO	<i>Hordeum comosum</i>	19	0	5	7	0	27	10	5	0	10
LUAL	<i>Luzula alopecurus</i>	13	7	7	28	0	22	11	5	2	10
PEMU	<i>Pernettya mucronata</i>	0	21	0	21	46	6	0	7	34	9
MAGR	<i>Macrachneum gracile</i>	0	18	17	7	0	1	2	12	25	9
TAGI	<i>Taraxacum gillesii</i>	12	3	20	14	17	3	36	2	2	8
TRRE	<i>Trifolium repens</i>	9	6	12	17	0	18	18	3	0	8
STME	<i>Stellaria media</i>	9	7	5	0	4	1	18	10	5	8
GEMA	<i>Gentianella magellanica</i>	12	3	10	7	0	33	2	0	2	7
ERMY	<i>Erigeron myosotis</i>	11	2	15	3	0	32	3	1	0	7
HOLA	<i>Holcus lanatus</i>	1	12	15	31	25	15	6	1	13	7
CASA	<i>Caltha sagitata</i>	10	4	2	7	0	26	1	1	0	7
ELAG	<i>Elymus agropyroides</i>	7	2	32	0	4	10	21	3	0	7
RUCR	<i>Rumex crispus</i>	12	1	0	0	0	3	33	0	0	6
RAPE	<i>Ranunculus peduncularis</i>	3	10	2	17	0	13	2	5	2	6
MAGR	<i>Marsippospermum grandiflorum</i>	0	13	0	14	0	15	2	1	6	6
GASP	<i>Gamochaeta spiciformis</i>	7	4	12	10	25	13	4	4	3	6
PRRE	<i>Pratia repens</i>	3	3	37	7	4	16	12	0	5	6
AGPE	<i>Agrostis perennans</i>	10	2	0	10	4	17	3	3	0	6
ACPI	<i>Acaena pinnatifida</i>	7	4	5	17	0	14	6	3	0	6
GALU	<i>Gavilea lutea</i>	0	13	0	0	0	0	1	10	6	6
SETR	<i>Senecio tricuspidatus</i>	0	11	0	3	0	2	0	10	2	5
VIMA	<i>Vicia magellanica</i>	9	2	2	0	0	2	23	2	0	5
MADI	<i>Maytenus disticha</i>	0	10	0	0	0	0	3	6	11	5
SEMA	<i>Senecio magellanicus</i>	7	1	7	10	0	19	3	0	0	5
GAAN	<i>Galium antarcticum</i>	9	0	2	0	0	8	18	0	0	4
RABI	<i>Ranunculus bitermatus</i>	4	5	2	3	0	3	6	6	2	4
CAGA	<i>Carex gayana</i>	8	1	0	10	17	19	1	0	0	4
PRMA	<i>Primula magellanica</i>	4	5	2	10	0	19	1	0	2	4
CAMG	<i>Carex magellanica</i>	5	3	5	17	0	6	0	0	0	4
PONE	<i>Poa nemoralis</i>	0	10	0	0	25	2	0	8	2	4

DEAN	<i>Deschampsia antarctica</i>	7	1	2	0	0	8	8	3	0	4
ACMI	<i>Achillea millefolium</i>	8	0	2	3	0	3	14	2	0	4
AZLY	<i>Azorella lycopodioides</i>	5	3	2	10	0	18	0	0	0	4
EPAU	<i>Epilobium australe</i>	3	5	0	0	0	6	6	5	0	4
CADE	<i>Carex decidua</i>	5	3	0	7	8	11	0	2	0	4
POAN	<i>Poa annua</i>	3	5	2	10	0	2	6	3	5	4
GEPA	<i>Geum parviflorum</i>	0	8	0	0	21	2	0	6	2	4
RARE	<i>Ranunculus repens</i>	0	8	0	3	0	7	0	5	0	4
HIRE	<i>Hierochloë redolens</i>	0	8	0	3	0	6	0	4	6	4
LYMA	<i>Lycopodium magellanicum</i>	4	0	22	7	0	8	0	4	0	4
ASVA	<i>Aster vahlii</i>	0	8	0	14	0	10	0	1	3	3
JUSC	<i>Juncus scheuzeroides</i>	2	5	2	14	0	6	0	2	2	3
RAMA	<i>Ranunculus maclovianus</i>	1	4	10	3	4	6	1	4	0	3
LUMA	<i>Luzuriaga marginata</i>	0	7	0	3	29	0	0	1	19	3
AZTR	<i>Azorella trifurcata</i>	5	0	5	3	4	9	3	1	0	3
CAST	<i>Calamagrostis stricta</i>	5	1	0	14	0	8	0	0	0	3
BOGU	<i>Bolax gummifera</i>	4	1	5	3	0	11	0	0	0	3
EUAN	<i>Euphrasia antarctica</i>	5	0	2	0	0	10	0	0	0	3
SAPR	<i>Sagina procumbens</i>	3	3	0	0	0	2	1	5	0	3
VIRE	<i>Viola reichei</i>	0	5	5	10	0	1	2	3	2	3
CAMA	<i>Carex macloviana</i>	5	0	5	0	50	9	2	0	0	3
ACTE	<i>Acaena tenera</i>	0	5	0	0	0	9	0	2	0	2
CABU	<i>Capsella bursa-pastoris</i>	5	0	0	0	0	1	8	2	0	2
MAMA	<i>Maytenus magellanica</i>	0	5	0	7	0	0	0	1	13	2
CAFU	<i>Carex fuscula</i>	2	3	2	10	13	6	1	0	2	2
DEKI	<i>Deschampsia kingii</i>	1	4	2	3	0	2	0	4	2	2
FEGR	<i>Festuca gracillima</i>	5	0	2	7	17	13	0	0	0	2
CAAP	<i>Caltha appendiculata</i>	0	5	0	0	4	7	1	1	2	2
OXMA	<i>Oxalis magellanica</i>	2	3	0	0	0	2	4	2	0	2
RAFU	<i>Ranunculus fuegianus</i>	0	5	0	0	0	5	0	3	3	2
AGUL	<i>Agrostis uliginosa</i>	1	4	0	3	0	1	2	3	2	2
ARMA	<i>Armeria maritima</i>	3	1	0	0	4	13	0	0	0	2
DRWI	<i>Drymis winterii</i>	0	5	0	0	0	1	1	1	9	2
NAMU	<i>Nanodea muscosa</i>	2	3	0	10	0	3	1	0	0	2
THMA	<i>Thlaspi magellanicum</i>	4	0	0	7	0	6	3	0	0	2
ASPU	<i>Astelia pumila</i>	0	4	0	0	4	6	1	1	0	2
AZFU	<i>Azorella fueguiana</i>	1	3	0	0	4	9	1	0	0	2
COQU	<i>Colobanthus quitensis</i>	3	0	2	0	0	8	2	0	0	2
BEIL	<i>Berberis ilicifolia</i>	0	4	0	0	8	0	0	2	6	2
OXEN	<i>Oxalis enneaphylla</i>	2	0	10	0	4	5	6	0	0	2
DAGL	<i>Dactylis glomerata</i>	0	3	5	0	0	6	3	0	2	2
PHBI	<i>Phaiophleps biflora</i>	2	2	2	10	21	3	2	0	2	2
TEMA	<i>Tetroncium magellanicum</i>	0	3	0	3	13	1	0	0	0	2
HYSE	<i>Hymenophyllum secundum</i>	0	4	0	0	0	0	0	0	14	2
DRMU	<i>Drapetes muscosus</i>	0	3	0	3	4	6	0	0	0	1
EMCO	<i>Embotrium coccineum</i>	0	3	0	7	71	1	0	0	8	1

CABI	<i>Calceolaria biflora</i>	3	0	0	3	0	0	4	1	0	1
GEPO	<i>Gentiana postrata</i>	2	0	2	0	0	7	1	0	0	1
HYAR	<i>Hypochoeris arenaria</i>	1	2	0	7	0	5	0	0	2	1
AGPU	<i>Agropyron pubiflorum</i>	2	0	2	7	0	6	0	0	0	1
AGCA	<i>Agrostis capillaris</i>	0	3	0	7	0	6	0	0	0	1
TRCO	<i>Triglochin concinna</i>	3	0	0	0	13	5	0	0	0	1
ASDA	<i>Asplenium dareoides</i>	0	3	0	0	0	0	0	2	3	1
AZFI	<i>Azorella filamentosa</i>	2	0	2	3	0	6	0	0	0	1
SEAL	<i>Senecio allocephyllus</i>	0	3	0	0	0	2	0	2	0	1
AGST	<i>Agrostis stolonifera</i>	0	3	0	0	4	0	0	1	3	1
POAL	<i>Poa alopecurus</i>	2	0	0	0	0	2	1	1	0	1
TRPA	<i>Triglochin palustris</i>	2	1	0	7	0	1	0	0	0	1
ARSE	<i>Arenaria serpens</i>	0	2	0	7	0	3	0	0	0	1
BAMA	<i>Baccharis magellanica</i>	1	1	0	10	0	2	0	0	0	1
EPCI	<i>Epilobium ciliatum</i>	0	2	0	0	17	0	0	2	0	1
HYIN	<i>Hypochoeris incana</i>	0	2	0	0	0	3	0	0	2	1
LEVU	<i>Leucanthemum vulgare</i>	2	0	0	3	0	1	1	1	0	1
RAMI	<i>Ranunculus minutiflorus</i>	0	2	0	0	4	0	1	0	5	1
SESM	<i>Senecio smithii</i>	1	1	2	0	0	1	1	1	0	1
URMA	<i>Urtica magellanica</i>	0	2	0	7	4	2	0	0	0	1
AGMA	<i>Agrostis magellanica</i>	0	0	7	3	0	2	0	1	0	1
PORO	<i>Poa robusta</i>	0	2	0	0	0	3	0	1	0	1
TICE	<i>Trisetum cernuum</i>	0	2	0	0	29	0	0	2	0	1
DRMA	<i>Draba magellanica</i>	1	0	0	0	4	1	2	0	0	1
HIMU	<i>Hieracium murorum</i>	0	2	0	0	0	0	0	0	6	1
HIPI	<i>Hieracium pilosella</i>	2	0	0	3	4	2	1	0	0	1
PEMA	<i>Perezia magellanica</i>	0	2	0	0	0	2	1	0	0	1
PEPI	<i>Perezia pilifera</i>	1	1	0	0	0	5	0	0	0	1
SIPA	<i>Sisyrinchium patagonicum</i>	0	1	2	3	0	2	1	0	0	1
STDE	<i>Stellaria debilis</i>	1	0	0	0	0	1	1	0	2	1
ALPR	<i>Alopecurus pratensis</i>	0	1	0	0	0	0	0	1	0	1
FECO	<i>Festuca contracta</i>	0	1	2	3	0	1	1	0	0	1
FERU	<i>Festuca rubra</i>	0	2	0	7	0	2	0	0	0	1
POTR	<i>Poa trivialis</i>	0	2	0	3	4	0	0	1	2	1
ROMA	<i>Rostkovia magellanica</i>	0	2	0	0	8	0	1	0	2	1
AGCO	<i>Agoseris coronopifolium</i>	1	0	0	7	0	0	0	0	0	1
ANAL	<i>Anagallis alternifolia</i>	0	1	0	10	0	0	0	0	0	1
BEPE	<i>Bellis perennis</i>	0	1	0	0	4	1	1	0	2	1
BEEM	<i>Berberis empetrifolia</i>	1	0	0	0	0	3	0	0	0	1
HIAN	<i>Hieracium antarcticum</i>	0	1	0	0	0	1	1	0	2	1
NAMA	<i>Nassauvia magellanica</i>	0	1	0	0	67	3	0	0	0	1
PERE	<i>Perezia recurvata</i>	1	0	0	0	0	2	0	0	0	1
SAMA	<i>Saxifraga magellanica</i>	0	1	0	0	13	1	0	1	0	1
AGFU	<i>Agropyron fuegianum</i>	0	1	0	0	0	3	0	0	0	1
AGME	<i>Agrostis meyenii</i>	0	0	7	0	8	3	0	0	0	1
DEAT	<i>Deschampsia atropurpurea</i>	0	1	0	0	8	0	0	1	0	1

PHPR	<i>Phleum pratense</i>	1	0	0	0	0	2	0	0	0	1
AZCA	<i>Azorella caespitosa</i>	1	0	0	0	0	2	0	0	0	1
CIVU	<i>Cirsium vulgare</i>	1	0	0	0	4	0	1	0	0	1
GANI	<i>Gamochaeta nivalis</i>	1	0	0	0	4	2	0	0	0	1
GRMA	<i>Geranium magellanicum</i>	0	0	0	3	0	1	0	0	0	1
HEMA	<i>Hesperis matronalis</i>	0	1	0	3	0	0	0	0	0	1
HYRA	<i>Hypochoeris radicata</i>	0	1	0	0	0	1	0	0	0	1
LAHA	<i>Lagenifera hartioides</i>	0	1	0	0	0	0	0	1	0	1
PRLO	<i>Pratia longiflora</i>	1	0	0	0	4	0	1	0	0	1
RAHY	<i>Ranunculus hydrophilus</i>	0	1	0	0	0	1	0	0	0	1
RASE	<i>Ranunculus sericocephalus</i>	1	0	0	0	0	2	0	0	0	1
SEAR	<i>Senecio arnottii</i>	0	1	0	0	4	0	0	1	0	1
SEPA	<i>Senecio patagonicus</i>	0	1	0	3	0	1	0	0	0	1
AIPR	<i>Aira praecox</i>	0	1	0	3	0	1	0	0	0	1
CAAT	<i>Carex atropicta</i>	0	0	0	3	0	1	0	0	0	1
CACD	<i>Carex caduca</i>	0	1	0	3	0	0	0	0	2	1
HOSE	<i>Hordeum secalinum</i>	1	0	0	0	13	0	0	1	0	1
SCAN	<i>Schoenus andinus</i>	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1
STRA	<i>Stipa rariflora</i>	0	1	0	0	29	2	0	0	0	1
POMO	<i>Polystichum mohrioides</i>	0	1	0	0	0	0	0	0	3	1
ACAN	<i>Acaena antarctica</i>	0	0	0	3	0	0	0	0	0	1
ACLU	<i>Acaena lucida</i>	0	0	0	0	29	1	0	0	0	1
ACPU	<i>Acaena pumila</i>	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1
ANMU	<i>Anemone multifida</i>	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1
ARPA	<i>Arjona patagonica</i>	0	0	0	3	0	0	0	0	0	1
CAUN	<i>Calceolaria uniflora</i>	0	0	2	0	8	0	1	0	0	1
CADI	<i>Caltha dioneifolia</i>	0	0	0	0	29	0	0	0	0	1
CAGE	<i>Cardamine geraniifolia</i>	0	0	0	0	4	0	0	0	0	1
CODY	<i>Coronopus didymus</i>	0	0	0	3	4	0	0	0	0	1
DRFU	<i>Draba funiculosa</i>	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1
DRUN	<i>Drosera uniflora</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
ERPA	<i>Erigeron patagonicus</i>	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1
ESSE	<i>Escallonia serrata</i>	0	0	0	3	21	0	0	0	0	1
GESE	<i>Geranium sessiliflorum</i>	0	0	0	0	4	1	0	0	0	1
HAMA	<i>Hamadryas magellanica</i>	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1
HIFL	<i>Hieracium flagellare</i>	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1
HIVU	<i>Hippuris vulgaris</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
MYAR	<i>Myosotis arvensis</i>	0	0	0	0	13	1	0	0	0	1
NADA	<i>Nassauvia darwinii</i>	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1

Anexo 3. Frecuencia de ocurrencia (%), grupo taxonómico (D = dicotiledóneas, M = monocotiledóneas, H = helechos), origen (N = nativa, E = exótica), forma de crecimiento (ARB = árbol, AR = arbusto, HP = hierba postrada, HE = hierba erecta, GC = gramínea cespitosa, GR = gramínea rizomatosa, H = helecho), y códigos para las plantas vasculares muestreadas en los tipos de ambientes y fiordos en Isla de los Estados (P-B = pastizales a baja altitud, NB-B = bosque de *N. betuloides* a baja altitud, P-A = pastizales a alta altitud, NB-A = bosques de *N. betuloides* a alta altitud).

Código	Especies	Grupo	Forma de crecimiento	Ambientes				Fiordo			Total
				P-B	P-A	NB-B	NB-A	Oeste	Centro	Este	
CHDI	<i>Chiliodendron diffusum</i> (G.Forst.) Kuntze	D	AR	100	67	35	80	64	90	55	69
DRWI	<i>Drimys winteri</i> J.R.Forst. & G.Forst.	D	ARB	80	27	94	67	77	75	50	68
NOBE	<i>Nothofagus betuloides</i> (Mirb.) Oerst.	D	ARB	93	67	24	87	82	70	45	66
PEMU	<i>Pernettya mucronata</i> (L. f.) Gaudich. ex A. Spreng.	D	AR	53		94	100	64	60	65	63
LUMA	<i>Luzuriaga marginata</i> (Gaertn.) Benth. & Hook.f.	M	HP	87	7	82	53	55	70	50	58
MAGR	<i>Marsippospermum grandiflorum</i> (L. f.) Hook.	M	GR	100	93		40	55	50	65	56
BEIL	<i>Berberis ilicifolia</i> L.f.	D	AR	47	40	71	67	77	80	10	56
PEPU	<i>Pernettya pumila</i> (L. f.) Hook.	D	AR	87	20	41	80	50	60	60	56
EMRU	<i>Empetrum rubrum</i> Vahl ex Willd.	D	AR	87	80			36	35	50	40
HYTO	<i>Hymenophyllum tortuosum</i> Hook. & Grev.	H	H	13		82	53	32	30	55	39
GUMA	<i>Gunnera magellanica</i> Lam.	D	HP	47	13	29	67	50	10	55	39
PEMA	<i>Perezia magellanica</i> (L. f.) Lag.	D	HE	53	60			36	45		27
ASPU	<i>Astelia pumila</i> (J.R.Forst.) Gaudich.	M	HP	40	60		7	27	50		26
SEAC	<i>Senecio acanthifolius</i> Hombr. & Jacquinot ex Decne.	D	HE	20	13	24	40	14	35	25	24
HIRE	<i>Hierochloa redolens</i> (Vahl) Roem & Schult.	M	GR	27	7	12	40	5	40	20	21
NOAN	<i>Nothofagus antarctica</i> (Forst. f.) Oerst	D	ARB	7	27		27		5	40	15
COLE	<i>Codonorchis lessonii</i> (D'Urv.) Lindl.	M	HE			35			15	15	10
BLMA	<i>Blechnum magellanicum</i> Mett.	H	H			12	27	18	10		10
GULA	<i>Gunnera lobata</i> Hook. f.	D	HP	27	13			5	25		10
BOGU	<i>Bolax gummiifera</i> (Lam.) Spreng.	D	AR		40			14		15	10
ESSE	<i>Escallonia serrata</i> Sm.	D	AR				40	14		15	10
POMO	<i>Polystichum mohrioides</i> (Bory ex Willd.) C. Presl	H	H	20		12		14	5	5	8
CADI	<i>Caltha dioneifolia</i> Hook. f.	D	HP	33					25		8
RUGE	<i>Rubus geoides</i> Sm.	D	HP	13			20	23			8
MADI	<i>Maytenus disticha</i> (Hook.f.) Urb.	D	AR				33	23			8
DRMU	<i>Drapetes muscosus</i> Lam.	D	HP	7	20				10	10	6
COPI	<i>Cortaderia pilosa</i> (d'Urv.) Hack.	M	GC	7	13		7	18			6
GRMA	<i>Grammitis magellanica</i> Desv.	H	H			18		14			5
BLPE	<i>Blechnum penna-marina</i> (Poir.) Kuhn	H	H			6	7		5	5	3
ACPU	<i>Acaena pumila</i> Vahl	D	HP	13					10		3
FECO	<i>Festuca contracta</i> Kirk	M	GC		13					10	3
AZLY	<i>Azorella lycopodioides</i> Gaudich.	D	HP		7					5	2
DRUN	<i>Drosera uniflora</i> Willd	D	HP	7				5			2
CAAL	<i>Carpha alpina</i> R Br.	M	GR	7				5			2
GAAN	<i>Gaultheria antarctica</i> Hook. f.	D	AR	7				5			2

Anexo 4. Frecuencia de ocurrencia (%), grupo taxonómico (D = dicotiledóneas, M = monocotiledóneas, H = helechos), origen (N = nativa, E = exótica) y códigos para las plantas vasculares muestreadas en los tipos de ambientes (NB-B = bosque de *N. betuloides* a baja altitud, NP-B = bosque de *N. pumilio* a baja altitud, NP-A = bosques de *N. pumilio* a alta altitud, P-B = pastizales a baja altitud y P-A = pastizales a alta altitud), y tipos de uso de la tierra (NP-I = bosques de *N. pumilio* a baja altitud intactos, NP-AV = bosques de *N. pumilio* a baja altitud con aprovechamiento forestal viejo (> 50 años después del aprovechamiento), NP-AN = bosques de *N. pumilio* a baja altitud con aprovechamiento forestal nuevo (20-30 años después del aprovechamiento), NP-UG = bosques de *N. pumilio* a baja altitud con uso ganadero, P-I = pastizales a baja altitud intactos, y P-UG = pastizales a baja altitud con uso ganadero) de la cuenca del Valle de Andorra.

Código	Especie	Grupo	Origen	Ambientes						Uso de la tierra						
				NB-B	NP-B	NP-A	P-B	P-A	Total	NP-I	NP-AV	NP-AN	NP-UG	P-I	P-UG	Total
NOPU	<i>Nothofagus pumilio</i> (Poeppig & Endl.) Krasser	D	N	9,9	33,7	18,8		2,0	64,4	20,0	25,5	7,3	14,5			67,3
SEAC	<i>Senecio acanthifolius</i> Hombron & Jacquinot	D	N	6,9	23,8	19,8		5,9	56,4	18,2	20,0	1,8	9,1		1,8	50,9
GUMA	<i>Gunnera magellanica</i> Lam.	D	N	3,0	19,8	17,8	4,0	8,9	53,5	7,3	20,0	7,3	7,3	5,5	5,5	52,7
OSCH	<i>Osmorhiza chilensis</i> Hooker & Arn.	D	N	5,9	29,7	5,0	1,0	1,0	42,6	9,1	29,1	9,1	10,9	1,8		60,0
RUGE	<i>Rubus geoides</i> Sm.	D	N	8,9	18,8	9,9	1,0	1,0	39,6	12,7	12,7	3,6	5,5	1,8		36,4
DYGL	<i>Dysopsis glechomoides</i> (A. Richard) Müller Arg.	D	N	3,0	24,8	6,9			34,7	10,9	25,5	5,5	5,5			47,3
CAGL	<i>Cardamine glacialis</i> (Forster F.) DC.	D	N	3,0	25,7	5,0		1,0	34,7	10,9	23,6	5,5	10,9		1,8	52,7
EMRU	<i>Empetrum rubrum</i> Vahl ex Willd.	D	N	5,0	4,0	15,8	5,0	4,0	33,7	7,3			5,5	5,5	5,5	23,6
VIMA	<i>Viola magellanica</i> Forster f.	D	N	3,0	22,8	3,0	1,0		29,7	7,3	23,6	7,3	3,6	1,8		43,6
ACOV	<i>Acaena ovalifolia</i> Ruiz & Pavón	D	N	1,0	23,8	1,0	2,0	2,0	29,7	9,1	20,0	9,1	5,5	1,8	1,8	47,3
FEMA	<i>Festuca magellanica</i> Lam.	M	N		11,9	6,9	2,0	7,9	28,7	3,6	9,1	7,3	5,5	3,6	3,6	32,7
TAOF	<i>Taraxacum officinale</i> Weber	D	E		21,8	1,0	2,0	4,0	28,7	7,3	16,4	10,9	5,5	1,8	1,8	43,6
RIMA	<i>Ribes magellanica</i> Poirét	D	N	2,0	22,8	1,0		2,0	27,7	7,3	25,5	7,3	1,8			41,8
BLPE	<i>Blechnum penna-marina</i> (Poirét) Kuhn	H	N	3,0	20,8	1,0	2,0		26,7	7,3	21,8	7,3	1,8	3,6		41,8
PEPU	<i>Pernettya pumila</i> (L. f.) Hooker	D	N	5,0	3,0	4,0	5,9	6,9	24,8	3,6			1,8	7,3	7,3	20,0
ACMA	<i>Acaena magellanica</i> (Lam.) Vahl	D	N	1,0	16,8	4,0	2,0		23,8	3,6	18,2	3,6	5,5	3,6		34,5
ADCH	<i>Adenocaulon chilense</i> Less.	D	N	3,0	20,8				23,8	1,8	23,6	9,1	3,6			38,2
BEBU	<i>Berberis buxifolia</i> Lam.	D	N	2,0	9,9	5,0	3,0	4,0	23,8	9,1	3,6	3,6	1,8	3,6	3,6	25,5
PONE	<i>Poa nemoralis</i> L.	M	E	1,0	19,8		1,0		21,8		23,6	9,1	3,6	1,8		38,2
POPR	<i>Poa pratensis</i> L.	M	E		19,8		2,0		21,8	1,8	21,8	7,3	5,5	1,8	1,8	40,0
MAGR	<i>Macrachaenium gracile</i> Hooker f.	D	N	4,0	14,9	3,0			21,8	14,5	12,7					27,3
COLE	<i>Codonorchis lessonii</i> (D'Urv.) Lindley	M	N	5,0	15,8				20,8	7,3	12,7	7,3	1,8			29,1

Anexo 4

Código	Especie	Grupo	Origen	Ambientes						Uso de la tierra						
				NB-B	NP-B	NP-A	P-B	P-A	Total	NP-I	NP-AV	NP-AN	NP-UG	P-I	P-UG	Total
PHAL	<i>Phleum alpinum</i> L.	M	N		12,9	3,0	2,0	3,0	20,8		10,9	9,1	3,6	1,8	1,8	27,3
NOBE	<i>Nothofagus betuloides</i> (Mirbel) Oersted	D	N	15,8	2,0		2,0	1,0	20,8		1,8		1,8	3,6		7,3
CEFO	<i>Cerastium fontanum</i> Baumg.	D	E		19,8		1,0		20,8		23,6	7,3	5,5	1,8		38,2
PEMU	<i>Pernettya mucronata</i> (L. f.) Gaudich	D	N	5,9	6,9	5,0	1,0	1,0	19,8	9,1	1,8		1,8	1,8		14,5
GEPA	<i>Geum parviflorum</i> Comm. ex Sm.	D	N	1,0	5,0	10,9		2,0	18,8	1,8	7,3		1,8		3,6	14,5
RARE	<i>Ranunculus repens</i> L.	D	E		9,9	1,0	2,0	4,0	16,8		14,5	1,8	1,8	1,8	3,6	23,6
CYFR	<i>Cystopteris fragilis</i> (L.) Bernh.	H	N	1,0	12,9				13,9	5,5	10,9	5,5	1,8			23,6
MARGR	<i>Marsippospermum</i> sp. Desv.	M	N			3,0	5,0	5,9	13,9					7,3	3,6	10,9
HIRE	<i>Hierochloë redolens</i> (Vahl) Roemer & Schultes	M	N	2,0	5,9	3,0	1,0	2,0	13,9	1,8	7,3	1,8	1,8	1,8	1,8	16,4
NOAN	<i>Nothofagus antarctica</i> (Forster f.) Oersted	D	N		1,0	5,0	5,9	1,0	12,9		1,8			7,3	3,6	12,7
SETR	<i>Senecio tricuspidatus</i> Hooker & Arn.	D	N		10,9	1,0	1,0		12,9	1,8	7,3	9,1	1,8	1,8		21,8
COSC	<i>Cotula scariosa</i> (Cass.) Franchet	D	N		11,9		1,0		12,9	0,0	12,7	5,5	3,6	1,8		23,6
GALU	<i>Gavilea lutea</i> (Pers.) Correa	M	N		11,9				11,9	3,6	10,9	5,5	1,8			21,8
CHDI	<i>Chiliotrichum diffusum</i> (Forester f.) O. Kuntze	D	N	1,0	5,9	1,0	3,0	1,0	11,9	5,5	1,8	1,8	1,8	5,5	1,8	18,2
ACTE	<i>Acaena tenera</i> Alboff	D	N			4,0		6,9	10,9						3,6	3,6
STME	<i>Stellaria media</i> (L.) Vill.	D	E		10,9				10,9		10,9	3,6	5,5			20,0
TRSP	<i>Trisetum spicatum</i> (L.) K. Richter	M	N		5,9	2,0	1,0	1,0	9,9	5,5	1,8		5,5	1,8		14,5
CALTA	<i>Caltha</i> sp. L.	D	N	1,0	1,0	2,0	3,0	3,0	9,9			1,8		5,5	1,8	9,1
ASPU	<i>Astelia pumila</i> (Forster f.) Gaudich.	M	N			4,0		5,0	8,9						3,6	3,6
LUAL	<i>Luzula alopecurus</i> Desv.	M	N		4,0	1,0	1,0	3,0	8,9	1,8	1,8	1,8	1,8	1,8	1,8	10,9
CASA	<i>Caltha sagittata</i> Cav.	D	N		3,0			5,9	8,9		3,6	1,8			1,8	7,3
AZFU	<i>Azorella fuegiana</i> Speg.	D	N			2,0		5,9	7,9						3,6	3,6
AZLY	<i>Azorella lycopodioides</i> Gaudich.	D	N			1,0		5,9	6,9						3,6	3,6
RAFU	<i>Ranunculus fuegianus</i> Speg.	D	N	2,0	2,0	3,0			6,9		1,8	1,8				3,6
RAPE	<i>Ranunculus peduncularis</i> Sm.	D	N		1,0	2,0		4,0	6,9		1,8				1,8	3,6
PRMA	<i>Primula magellanica</i> Lehm.	D	N			1,0	2,0	4,0	6,9					3,6	1,8	5,5
EPAU	<i>Epilobium australe</i> Poeppig & Hausskn.	D	N		5,0			2,0	6,9		9,1					9,1
AGST	<i>Agrostis stolonifera</i> L.	M	E	2,0	2,0		2,0		5,9		3,6				3,6	7,3

Anexo 4

Código	Especie	Grupo	Origen	Ambientes						Uso de la tierra						
				NB-B	NP-B	NP-A	P-B	P-A	Total	NP-I	NP-AV	NP-AN	NP-UG	P-I	P-UG	Total
RAMA	<i>Ranunculus maclovianus</i> D'Urv.	D	N	4,0	1,0		1,0	5,9			7,3					7,3
SEAL	<i>Senecio alloephyllus</i> O. Hoffm.	D	N	2,0	1,0	1,0	2,0	5,9		1,8	1,8				1,8	5,5
ASVA	<i>Aster vahllei</i> (Gaudich.) Hooker & Arn.	D	N	1,0			2,0	3,0	5,9					3,6	1,8	5,5
ALMA	<i>Alopecurus magellanicus</i> Lam.	M	N			1,0	1,0	3,0	5,0				1,8		3,6	5,5
TRCE	<i>Trisetum cernuum</i> Trin.	M	N		5,0				5,0	1,8	5,5		1,8			9,1
PORO	<i>Poa robusta</i> Steudel	M	N		1,0	1,0		3,0	5,0		1,8				1,8	3,6
OXMA	<i>Oxalis magellanica</i> Forster f.	D	N		2,0	1,0		2,0	5,0		3,6				1,8	5,5
ROMA	<i>Rostkovia magellanica</i> (Lam.) Hooker f.	M	N	1,0		2,0	1,0		4,0						1,8	1,8
DRMU	<i>Drapetes muscosus</i> Banks ex Lam.	D	N			1,0		3,0	4,0							0,0
VESE	<i>Veronica serpyllifolia</i> L.	D	E		4,0				4,0		5,5	1,8				7,3
NAMU	<i>Nanodea muscosa</i> Banks ex. C. F. Gaertner	D	N			2,0	1,0	1,0	4,0					1,8		1,8
RABI	<i>Ranunculus biternatus</i> Sm.	D	N	1,0		1,0		2,0	4,0							0,0
RUAC	<i>Rumex acetosella</i> L.	D	E		2,0	1,0	1,0		4,0		3,6				1,8	5,5
PEMA	<i>Perezia magellanica</i> (L. f.) Lag.	D	N			2,0	1,0	1,0	4,0					1,8		1,8
LUMA	<i>Luzuriaga marginata</i> (Banks & Sol. ex Gaertner) Bentham & Hooker	M	N	1,0	2,0				3,0	3,6						3,6
TEMA	<i>Tetroncium magellanicum</i> Willd.	M	N				3,0		3,0					1,8	3,6	5,5
TRISP	<i>Trisetum</i> sp. Pers.	M	N		2,0	1,0			3,0			1,8	1,8			3,6
DESAT	<i>Deschampsia atropurpurea</i> (Wahlenb.) Scheele	M	N		3,0				3,0		5,5					5,5
AGFU	<i>Agropyron fuegianum</i> (Speg.) F. Kurtz	M	N					3,0	3,0							0,0
CAMA	<i>Carex magellanica</i> Lam.	M	N				3,0		3,0					1,8	3,6	5,5
SAMA	<i>Saxifraga magellanica</i> Poirlet	D	N		2,0			1,0	3,0	3,6						3,6
TRIFOL	<i>Trifolium</i> sp.	D	E		2,0		1,0		3,0		3,6				1,8	5,5
NAMA	<i>Nassauvia magellanica</i> J. F. Gmelin	D	N					3,0	3,0							0,0
SENE1	<i>Senecio</i> sp. 1	D	N		2,0		1,0		3,0		3,6			1,8		5,5
BRUN	<i>Bromus unioloides</i> Humb. Bonpl. & Kunth	M	N				1,0	1,0	2,0						1,8	1,8
POTR	<i>Poa trivialis</i> L.	M	E		1,0	1,0			2,0		1,8					1,8
CAREX	<i>Carex</i> sp. L.	M	N				2,0		2,0					3,6		3,6

Anexo 4

Código	Especie	Grupo	Origen	Ambientes						Uso de la tierra						
				NB-B	NP-B	NP-A	P-B	P-A	Total	NP-I	NP-AV	NP-AN	NP-UG	P-I	P-UG	Total
UNLE	<i>Uncinia lechleriana</i> Steudel	M	N	1,0				1,0	2,0	1,8						1,8
GAAP	<i>Galium aparine</i> L.	D	N	2,0					2,0	1,8	1,8					3,6
ACPI	<i>Acaena pinnatifida</i> Ruiz y Pavón	D	N	1,0			1,0		2,0			1,8			1,8	3,6
HYIN	<i>Hypochoeris incana</i> (Hooker & Arn.) Macloskie	D	N					2,0	2,0						1,8	1,8
ERMY	<i>Erigeron myosotis</i> Pers.	D	N					2,0	2,0							0,0
LAHA	<i>Lagenifera hariotii</i> (Franchet) T. Dudley	D	N	2,0					2,0	1,8	1,8					3,6
PEPI	<i>Perezia pilifera</i> (D. Don) Hooker & Arn.	D	N					2,0	2,0							0,0
CEAR	<i>Cerastium arvense</i> L.	D	N	1,0				1,0	2,0		1,8					1,8
POLAN	<i>Polystichum andinum</i> Phil.	H	N					1,0	1,0							0,0
POAL	<i>Poa alopecurus</i> ssp. fuegiana (Hooker f.) D. M. Moore & Doggett	M	N					1,0	1,0							0,0
DESKI	<i>Deschampsia kingii</i> (Hooker f.) Desv.	M	N					1,0	1,0							0,0
STRA	<i>Stipa rariflora</i> (Hooker f.) Benth	M	N					1,0	1,0							0,0
CAGA	<i>Carex gayana</i> Desv.	M	N					1,0	1,0							0,0
SCAN	<i>Schoenus antarcticus</i> (Hooker f.) Dusén	M	N				1,0		1,0					1,8		1,8
CACU	<i>Cartex curta</i> Gooden.	M	N				1,0		1,0						1,8	1,8
BOGU	<i>Bolax gummifera</i> (Lam.) Sprengel	D	N			1,0			1,0							0,0
OUBR	<i>Ourisia breviflora</i> Benth	D	N			1,0			1,0							0,0
GAAN	<i>Galium antarcticum</i> Hooker f.	D	N	1,0					1,0	1,8						1,8
HAMA	<i>Hamadryas magellanica</i> Lam.	D	N					1,0	1,0							0,0
ARMA	<i>Armeria maritima</i> (Miller) Willd.	D	N					1,0	1,0							0,0
HIVU	<i>Hippuris vulgaris</i> L.	D	N				1,0		1,0					1,8		1,8
CAGE	<i>Cardamine geraniifolia</i> (Poiret) DC.	D	N	1,0					1,0		1,8					1,8
DRMA	<i>Draba magellanica</i> Lam.	D	N	1,0					1,0	1,8						1,8
SEMA	<i>Senecio magellanicus</i> Hooker & Arn.	D	N					1,0	1,0							0,0
SENE2	<i>Senecio</i> sp. 2	D	N					1,0	1,0							0,0
GASP	<i>Gamochaeta spiciformis</i> (Sch. Bip.) Cabrera	D	N	1,0					1,0			1,8				1,8
SAPR	<i>Sagina procumbens</i> L.	D	E	1,0					1,0		1,8					1,8

