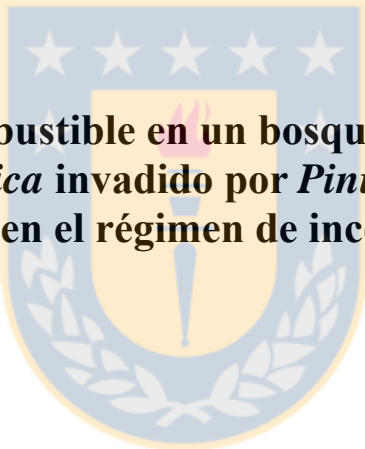




Universidad de Concepción

Dirección de Postgrado

Facultad de Ciencias Forestales - Programa de Magister en Ciencias Forestales



Cambios en el combustible en un bosque de *Araucaria araucana* y *Nothofagus antarctica* invadido por *Pinus contorta*: implicaciones en el régimen de incendios

ANA JOSÉ CÓBAR CARRANZA

Profesor Guía: Eduardo Peña Fernández
Dpto. de Silvicultura, Facultad de Ciencias Forestales
Universidad de Concepción

CONCEPCIÓN-CHILE
2013

CAMBIOS EN EL COMBUSTIBLE EN UN BOSQUE DE *Araucaria araucana* Y *Nothofagus antarctica* INVADIDO POR *Pinus contorta*: IMPLICACIONES EN EL RÉGIMEN DE INCENDIOS

Comisión Evaluadora:

Eduardo Peña Fernández (Profesor guía)

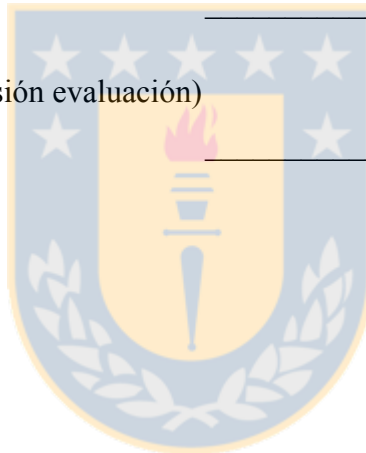
Ingeniero Forestal, Dr. _____

Aníbal Pauchard Cortés (Profesor co-guía)

Ingeniero Forestal, Dr. _____

Rafael García Araya (Comisión evaluación)

Ingeniero Forestal, Dr. _____



Director de Postgrado:

Darcy Ríos Leal

Prof. Biología y Química, Dra. _____

Decano Facultad de Ciencias Forestales:

Manuel Sánchez Olate.

Ingeniero Forestal, Dr. _____

AGRADECIMIENTOS

Tesis financiada por FONDECYT 1100792, ICM 05- 002 y PFB-23, a la Beca de la Organización de Estados Americanos (OEA) por financiar los estudios de Maestría. Agradecimientos especiales a Fernando Contreras del Laboratorio de Semillas y al decano de la Facultad de Ciencias Forestales por el uso del invernadero y a la administración de la Reserva Malalcahuello y CONAF por el permiso de trabajo en el área. Este estudio se enmarca en el trabajo del Laboratorio de Invasiones Biológicas (LIB), www.lib.udec.cl.



INDICE

TEMA	N° de pág.
1. Resumen General.....	5
2. Resumen en inglés.....	6
3. Introducción General	7
4. Capítulo I : <i>Pinus contorta</i> invasion changes forest fuel properties and could impact fire regimes in <i>Araucaria araucana</i> and <i>Nothofagus antarctica</i> forests	10
5. Capítulo II: Estrategias de regeneración post-fuego de la especie invasora <i>Pinus contorta</i> Douglas ex Loudon: Respuesta de la germinación y supervivencia de plántulas a altas temperatura.....	44
6. Discusión General.....	64
7. Conclusiones Generales.....	68
8. Referencias Generales.....	69



1. RESUMEN GENERAL

Pinus contorta es reconocido como una de las especies de pinos más invasoras a nivel mundial. En Chile se le reporta invadiendo en Coyhaique y en la Reserva Nacional Malalcahuello. Uno de los impactos que provocan las invasiones de pinos a nivel ecosistémico son cambios en el régimen de incendios. Impactos que han sido poco estudiados, por lo que el objetivo del estudio fue evaluar el aporte de combustible y cambios en sus propiedades generado por la invasión de *P. contorta*, y la respuesta del ecosistema ante la ocurrencia de un incendio forestal sometiendo semillas a altas temperaturas bajo condiciones controladas. Se estudiaron los bosques de *Araucaria araucana* y *Nothofagus antarctica* invadidos y no invadidos por *P. contorta*, así como áreas sólo de invasión cercanas a las plantaciones originales. Los cambios en el combustible se evaluaron mediante las variables: carga de combustible, continuidad vertical y horizontal del combustible e inflamabilidad, esta última, mediante variables como contenido de humedad foliar, contenido de volátiles, poder calorífico superior, proporción de combustible por tamaño y densidad de biomasa de copa fina. Los resultados mostraron que la invasión es aún joven por lo que no se reflejan aún cambios en la carga del combustible y continuidad horizontal, registrándose sólo aumentos en la continuidad vertical del combustible que provocará incendios de copa. Así como, aumentos en la inflamabilidad, debido a que *P. contorta* resultó ser más inflamable en comparación a las especies nativas, lo que aumentará la intensidad de los incendios forestales. Además, los ensayos de germinación con semillas sometidas a altas temperaturas (80, 100 y 120°C), mostraron que las semillas de *P. contorta* soportan temperaturas de hasta 120°C y que a pesar que el porcentaje de germinación es bajo, tiene una ventaja en comparación a las semillas de *A. araucana* que soportan temperaturas hasta de 80°C y *N. antarctica* que la germinación fue nula. Por lo que después de incendios de alta intensidad ocasionados por la invasión, favorecerán la regeneración de *P. contorta*, aumentando la invasión en la Reserva Nacional Malalcahuello.

Palabras clave: Ecología del fuego, Invasiones biológicas, Pinos, Reserva Nacional Malalcahuello

2. GENERAL ABSTRACT

Worldwide, *Pinus contorta* is recognized as one of the most invasive pines. In Chile have been reported invading Coyhaique and the Malalcahuello National Reserve. One of the impacts that pines causes within the ecosystem in the areas that are invading are changes in the fire regime; impact poorly studied. The aim of this research was to evaluate the input and the changes in the fuel properties caused by the *P. contorta* invasion, and the ecosystem response to the occurrence of wildfires by seeds subjected to high temperatures under controlled conditions. We studied stands of *Araucaria araucana* and *Nothofagus antarctica* invaded and non-invaded by *P. contorta* and areas of *P. contorta* invasion near the original plantations. The fuel changes were evaluated through the variables: fuel load, vertical and horizontal fuel continuity, and fuel flammability, the latter using variables such as foliar moisture content, volatile content, higher calorific value, fuel proportion by size, and crown bulk density. Results showed that the invasion is still young, so no further changes are reflected in fuel load and horizontal fuel continuity, showing only increases in the vertical fuel continuity that will cause crown fires. Also, increases in fuel flammability, because *P. contorta* was more flammable than the native species, increasing the intensity of forest fires. Furthermore, tests of germination of seeds subjected to high temperatures (80, 100 and 120°C) showed that the seeds of *P. contorta* withstand temperatures up to 120°C, and although the germination percentage is low, it has an advantage compared to the seeds of *A. araucana* that withstand temperatures up to 80°C and *N. antarctica* where germination was nil. So after wildfires of high intensity caused by the invasion, the regeneration will be enhanced, increasing the *P. contorta* invasion in the Malalcahuello National Reserve.

Keywords: Fire ecology, Biological invasions, Pines, Malalcahuello National Reserve

3. INTRODUCCIÓN GENERAL

En las últimas décadas las invasiones biológicas son una preocupación mundial, siendo una importante amenaza a la integridad ecológica de los ecosistemas nativos (Chornesky y Randall, 2003; Jose et al., 2013; Randall, 1996; Westbrooks, 1998). Los efectos de las especies invasoras se han observado en todos los niveles organizacionales, teniendo impacto en la riqueza y diversidad de especies. Pero más allá de la pérdida de especies es necesario evaluar el impacto que provocan a nivel ecosistémico.

Una de las principales causas de la migración de especies exóticas fuera de su rango de distribución natural es el valor económico y productivo (Richardson, 1998). Esto ha conllevado a establecer plantaciones forestales y agrícolas, muchas veces con especies con gran amplitud ecológica que fácilmente se adaptan y establecen en el nuevo ambiente y que al sobrepasar barreras medioambientales logran dispersarse, colonizar e invadir nuevos ambientes. Esto se ha documentado con muchas especies de interés forestal como el género *Pinus* y *Eucalyptus* (Rejmaneck y Richardson, 1996; Richardson, 1998). El área forestada con pinos y eucaliptos en el hemisferio sur incrementó en la segunda mitad del siglo XX (Richardson, 1998). Un claro ejemplo, es el crecimiento de plantaciones de pinos a gran escala que se observó en Chile donde las grandes plantaciones empezaron a principios de 1970. Además de la expansión de plantaciones con fines comerciales, se han utilizado para proveer de pulpa u otros subproductos, así como para su uso en reforestaciones en suelos degradados y erosionados (Le Maitre et al., 2002; Richardson, 1998).

Las plantaciones del género *Pinus* fuera de su rango natural de distribución, han provocado que actualmente se reporten invasiones en diferentes partes del mundo como Argentina, Australia, Brasil, Chile, Madagascar, Malawi, Nueva Zelanda, Sudáfrica y Uruguay (Richardson et al., 1994; Richardson, 1998; Simberloff et al., 2010). Este grupo de plantas es considerado uno de los más invasores a nivel mundial, por presentar características altamente invasivas (Richardson et al., 1994; Rejmanek y Richardson, 1996). Se tienen reportes de al menos 19 especies de *Pinus* invadiendo ecosistemas naturales en el hemisferio sur (Richardson, 1998).

Existen múltiples impactos relacionados a las invasiones de *Pinus* en áreas naturales, desde reducción del caudal de agua, acidificación de suelos, cambios en el ciclo de nutrientes (Le Maitre et al., 1996), cambios en la forma de vida dominante, reducción de la abundancia de fauna y flora nativa (Richardson et al., 1994; Richardson, 1998), incrementos en biomasa y cambio en el régimen de fuego (Simberloff et al., 2010; Mandle et al., 2011).

El régimen de fuego y la composición de una comunidad vegetal, están altamente relacionados, por lo que la introducción de plantas invasoras en un ecosistema va a tener un rol importante modificando el comportamiento de los incendios, la composición vegetal y las características del combustible (Brooks et al., 2004; Mandle et al., 2011). Pocos estudios se han realizado evaluando la relación entre plantas invasoras leñosas y su efecto en el régimen del fuego, observándose que los efectos van a depender de la especie invasora y las características específicas del sitio invadido (Mandle et al., 2011). Es necesario comprender la relación planta invasora-régimen de fuego, ya que cambios en este último, tienen impactos en la diversidad de flora y fauna nativa y en los procesos ecosistémicos; reportándose también aumentos en las poblaciones de las plantas invasoras (Keeley et al., 2011; Brooks y Pyke, 2002).

Los impactos del cambio del régimen de fuego van a depender de la capacidad de respuesta de la planta invasora y las plantas nativas ante la modificación en el régimen de disturbio. En este sentido las plantas pueden estar adaptadas para resistir los incendios mediante rasgos adaptativos como corteza gruesa, auto-poda, protección de meristemas, capacidad de rebrote; o mediante adaptaciones que les permitan regenerar las poblaciones a través de plántulas, con semillas en donde la germinación sea estimulada por altas temperaturas (Bond y Keeley, 2005; Bond y Midgley, 1995; Keeley et al., 2011; Kimmins, 1987; Pyne et al., 1996). Por lo tanto, es necesario comprender el efecto de la planta invasora en el combustible y el efecto del fuego en la germinación, para poder predecir los cambios en los incendios forestales y la regeneración post-fuego. Estos impactos toman mayor importancia cuando afectan áreas protegidas, y las especies nativas que se conservan son endémicas y tienen un grado de protección.

Este trabajo busca determinar los impactos de la invasión de *Pinus contorta* Douglas ex Loudon en el combustible en los bosques de *Araucaria araucana* (Molina) C. Koch y *Nothofagus antarctica* (G.Forst.) Oerst., ambas especies endémicas, en la Reserva Nacional Malalcahuello. Así como, el efecto de las altas temperaturas en la germinación de la especie invasora y las especies nativas arbóreas.

3.1 OBJETIVOS

General:

Evaluar el aporte de combustible y cambios en sus propiedades generado por la invasión de *P. contorta* y la respuesta del ecosistema ante la ocurrencia de un incendio forestal en la Reserva Nacional Malalcahuello.

Específicos:

Capítulo I

- Comparar diferencias en la carga de combustible del bosque de *A. araucana* y bosque de *N. antarctica* invadido y no invadido por *P. contorta*.
- Describir los cambios en la continuidad vertical y horizontal del combustible.
- Comparar la inflamabilidad de *P. contorta* en relación a especies nativas.

Capítulo II

- Determinar el efecto del fuego en la germinación de *P. contorta* y especies nativas en condiciones controladas.

3.2 HIPÓTESIS

Capítulo I

La invasión de *Pinus contorta* aumenta la carga de combustible, la inflamabilidad, la continuidad vertical y horizontal del combustible en el bosque nativo de la Reserva Nacional Malalcahuello.

Capítulo II

Las altas temperaturas disminuyen en menor grado el porcentaje de germinación de *A. araucana* en comparación a las semillas de *N. antarctica* y *P. contorta*.

4. CAPÍTULO I

***Pinus contorta* invasion changes forest fuel properties and could impact fire regimes in *Araucaria araucana* and *Nothofagus antarctica* forests**

(La invasión de *Pinus contorta* cambia las propiedades del combustible y puede causar impactos en el régimen de fuego del bosque de *Araucaria araucana* y *Nothofagus antarctica*)

Autores: Ana J. Cobar-Carranza^{ab*}, Rafael A. García^b, Aníbal Pauchard^{ab}, Eduardo Peña^a

^aFacultad de Ciencias Forestales, Universidad de Concepción, Concepción, Chile .

^bInstituto de Ecología y Biodiversidad (IEB), Santiago de Chile, Chile.

Enviado a la Revista Forest Ecology and Management

4.1 RESUMEN

Las plantas leñosas invasoras pueden cambiar el régimen de incendios modificando las propiedades del combustible. Se estudiaron los efectos de la invasión en las características del combustible para predecir el comportamiento de los incendios forestales y estimar los cambios en el régimen del fuego. Los bosques andinos de *Araucaria-Nothofagus* (ambientes adaptados al fuego) en la Reserva Nacional Malalcahuello en el centro-sur de Chile están siendo invadidos por la especie exótica *Pinus contorta*, afectando las comunidades nativas de *Araucaria araucana* y *Nothofagus antarctica*. Varios componentes del combustible fueron evaluados, mediante el estudio de variables como carga de combustible, continuidad vertical y horizontal del combustible, e inflamabilidad de las especies arbóreas nativas y exóticas. El muestreo se realizó en cinco condiciones: el bosque de *A. araucana* no invadido e invadido por *P. contorta*, bosque de *N. antarctica* no invadido e invadido por *P. contorta*, e invasión de *P. contorta* (cercana a la fuente de semillas). Para la carga y continuidad del combustible, se establecieron cinco parcelas en cada condición estudiada. En cada parcela se cuantificó la biomasa del estrato arbóreo, arbustivo, herbáceo, hojarasca y material leñoso seco caído. Para determinar la biomasa del combustible de copa, se desarrollaron ecuaciones alométricas usando métodos destructivos. La inflamabilidad se evaluó a través del análisis de humedad foliar, contenido de volátiles, poder calorífico superior, densidad de copa, y proporción de combustible por tamaño. La invasión de *P. contorta* solo incrementó la continuidad vertical del combustible en el bosque de *Araucaria*. Los análisis de inflamabilidad mostraron que *P. contorta* es una especie altamente inflamable en comparación a las especies nativas estudiadas. La invasión de *P. contorta* en la Reserva Malalcahuello se encuentra aún en desarrollo y de continuarse su expansión los efectos en las características del combustible se incrementarán. Los resultados sugieren que el régimen de fuego en la Reserva Malalcahuello cambiará de un régimen mixto a incendios de copa, cambios que afectarán la regeneración y generarán un potencial ciclo de retroalimentación positiva del fuego, favoreciendo la invasión de *P. contorta*. Son necesarios estudios a largo plazo para comprender los efectos de las especies leñosas invasoras en el régimen de fuego, información que será esencial para el control de la invasión, así como para la conservación de la biodiversidad y los procesos ecosistémicos en las áreas invadidas.

Palabras clave: Invasión de pinos, carga de combustible, inflamabilidad, continuidad del combustible, plantas leñosas invasoras

4.2 ABSTRACT

Invasive woody plants can change fire regimes through modifications of fuel properties. The effect of the invasion on the fuel characteristics was studied to predict fire behaviour and estimate the changes of the fire regime. Subalpine Andean forests (fire-prone environments) in the Malalcahuello Reserve in south-central Chile were invaded by the non-native *Pinus contorta* affecting the native *Araucaria araucana* and *Nothofagus antarctica* communities. Several fuel components were evaluated by studying different variables, such as fuel load, vertical and horizontal fuel continuity, and flammability of native and invasive tree species. The survey was conducted in five stand conditions: *A. araucana* and *N. antarctica* stands, each with and without invasion of *P. contorta*, and stands with only *P. contorta* (invasion source). For fuel load and fuel continuity, 25 plots were established in total, five per stand condition. In each plot, quantifications of the biomass of tree layers, shrub layer, herb layer, litter, and downed woody material were realized. To determine the crown fuel biomass, allometric equations were developed using destructive sampling. The flammability was addressed by analysis of foliar moisture and volatile content, higher calorific value, crown bulk density, and proportion of fuel by sizes. The invasion of *P. Contorta* only increased the vertical fuel continuity in the *Araucaria* forest. The flammability analysis showed that *P. contorta* is a species highly flammable in comparison to the native trees. The invasion of *P. contorta* in the Malalcahuello Reserve is under progression and if the process of invasion continues the effects on fuel characteristics will increase. These results suggest that wildfires will be more intense and severe, and that the fire regime of the Malalcahuello Reserve will change from a mixed fire regime to a crown fire regime. These changes will affect plant regeneration and could create a positive feedback between fire regime, that favours the *P. contorta* invasion. Long-term studies to understand the effect of invasive woody plants on the fire regime are essential for the control of invasion, as well as for conservation of biodiversity and ecosystem processes in the invaded areas.

Keywords: Pine invasion, Fuel load, Flammability, Fuel continuity, Woody plant invasion, Fire ecology

4.3 Introduction

In ecosystems with natural fire dynamics the fire regime and the composition of plant communities are highly related. Invasive plants that arrive in these ecosystems are supposed to play an important role in modifying these two variables, and affecting the fuel properties (Brooks et al., 2004; Mandle et al., 2011). Fuel is an important component of fire regimes, related by positive feedback through ecosystem properties and plant composition. Changes in fuel can alter fire behaviour, plants composition, and structure of the ecosystem, and in the long term modify the fire regime in an invaded area (Brooks et al., 2004). Invasive plants modify fuel through changes in fuel load, phenology of plants by altering light availability, flammability by volatile chemicals, and a new spatial arrangement of fuel (Dibble and Rees, 2005). Most of the information of the effects of invasive plants on fire regime is revealed from studies of invasive grasses, showing that increases on fuel biomass and horizontal continuity enhance the frequency of fire (Brooks and Pyke, 2002; Brooks et al., 2004; D'Antonio et al., 2000; Mandle et al., 2011; Platt and Gottschalk, 2001). Few studies on invasive woody plants showed decrease or inhibition of fire (Brooks et al., 2004) while others report an increase in frequency and intensity of fire (Garcia et al., 2013). This relationship between fire and invasive woody plants is not fully understood depending on the characteristics of the invasive species and the affected habitat (Mandle et al., 2011).

Over the last decades, increasing evidence has confirmed that the genus *Pinus* comprises some of the most invasive tree species. At least 19 species have been recognized for invading natural ecosystems in the southern hemisphere, eight of which were considered to cause major problems due to their invasive capacity (*Pinus halepensis* Mill., *Pinus patula* Schldl. & Cham., *Pinus pinaster* Aiton, *Pinus radiata* D.Don, *Pinus contorta* Douglas ex Loudon, *Pinus nigra* Arnold, *Pinus ponderosa* P.Lawson & C.Lawson and *Pinus sylvestris* L.) (Richardson, 1998). Several attributes have been identified as promoters of their invasiveness, including a high seed production, small seeds size, short juvenile period, and a short interval of seed production (Rejmánek and Richardson, 1996; Richardson et al., 1994). These attributes help *Pinus* spp. populations to persist in habitats with frequent disturbance regimes (Richardson et al., 1994).

Disturbance events like wildfires enhance the invasion of pines, because many species are distributed on fire-prone habitats, ranging from environments favouring frequent understory or surface fires to sites subject to less frequent but high intensity crown fires (Keeley, 2012). Pines have evolved in association to fire regimes, promoting the dominance of fire adaptations (Keeley, 2012; Keeley et al., 2011). Fire-adaptive traits include bark thickness, self-pruning, resprouting, flammability, serotinous cones, and germination triggered by smoke, ashes and heat-shock (Bond and Keeley, 2005; Bond and Midgley, 1995; Keeley et al., 2011; Kimmins, 1987; Pyne et al., 1996). The relationship between fire and pine invasions have been studied in the fynbos ecosystem in South Africa where invasive pines, e.g. *P. halepensis*, *P. radiata*, and *P. pinaster*, showed rapid population growth after fire (Richardson, 1988). However, evidence remains scarce on the effects of pines in fire regimes in other regions of the globe.

In order to understand the effects of the presence of an invasive pine as a new element in an ecosystem, it is necessary to know the properties of native and exotic fuels. These effects have to be evaluated at two levels, on changes in the ecosystem, and on differences in the fuel characteristics between native and invasive species. The aim of this research was to determine the effects of the exotic woody plant Lodgepole pine (*Pinus contorta*) on the components that influence the fire regime in the Malalcahuello National Reserve in south-central Chile (hereinafter “Malalcahuello Reserve”). This exotic species is considered one of the most invasive species in the world (Ledgard, 2001; Peña et al., 2007; Rejmánek and Richardson, 1996; Richardson, 1998; Richardson et al., 1994; Simberloff et al., 2010). Countries affected by *P. contorta* include Argentina, Australia, Ireland, New Zealand, Sweden, United Kingdom, and Chile (Despain, 2001; Langdon et al., 2010; Ledgard, 2001; Peña et al., 2008; Rejmánek and Richardson, 1996; Richardson and Rejmánek, 2004; Richardson et al., 1994; Sarasola et al., 2006; Simberloff et al., 2010). In Chile is currently invading more than 78 ha of native forest of the endangered species Araucaria (*Araucaria araucana* (Molina) K.Koch) and Ñirre (*Nothofagus antarctica* (G.Forst.) Oerst.) in the Malalcahuello Reserve (Peña et al., 2007; Peña et al., 2008). Here, the following questions are addressed: (1) Which are the changes that the invasion of *P. contorta* causes on fuel load, and on vertical and horizontal fuel continuity in the native forest?; (2) What are the differences of fuel flammability between the exotic (*P. contorta*) and the native tree species (*A. araucana* and *N. antarctica*)?; (3) What are the

potential implications of *P. contorta* invasion for the fire regime in the Malalcahuello Reserve?

4.4 Methods

4.4.1 Study species

Pinus contorta is native to the northwest of North America. Its natural range covers parts of Canada and the United States (Klinka, 2002). Reaching heights until 35 m and a DBH of 60 cm, it is pioneer tree of rapid growth, that is shade intolerant and grows in areas with low demand for nutrients (Klinka, 2002; Kral, 1993; Ledgard, 2001; Lotan and Critchfield, 1990). *Pinus contorta* is known by its wide ecological amplitude and tolerance, growing from sea level to 3,660 m a.s.l. (Lotan and Critchfield, 1990). Considering the large geographical distribution, minimum tolerable temperatures range from -57 to 7°C, and maximum temperatures from 27 to 38°C. Annual precipitation varies between 250 and 500 mm.

In its natural range, *P. contorta* produces viable seeds at an early age between 5 and 10 years. The production of seeds varies within intervals of 1 to 3 years with hundreds to thousands of seeds per tree. The seeds are small and wind dispersed (Lotan and Critchfield, 1990). Germination and establishment is enhanced at full sunlight and on mineral soil (Despain, 2001). *Pinus contorta* is adapted to wildfires by serotinous cones (Muir and Lotan, 1985; Kral, 1993). *Pinus contorta* forests are dependent of wildfires with variable fire regimes, ranging from superficial fires of low intensity to crown fires of high intensity, and fire intervals from 100 to 500 years (Brown, 1975; Lotan et al., 1985). This range varies from one locality to another. Lotan et al. (1985) determined a fire interval for the Rocky Mountains of 22 to 50 years.

4.4.2 Study site

The Malalcahuello Reserve is located in the Araucanía Region (71°28' and 71°35'W; 38°23' and 38°30'S) with an extension of 13,730 ha (Figure 1). The climate is mediterranean humid with a mean annual temperature of 8.5°C and mean annual precipitations of 3,083 mm and 1-2 dry months per year. Topographically, one of the most outstanding characteristics is the Lonquimay volcano with an altitude of 2,806 m a.s.l., the mean latitude of the reserve is 1420 m a.s.l. (Espinosa, 1996). The main vegetation formation corresponds to high-Andean

deciduous forest with *A. araucana* occurring with two main associations, and Roble (*Nothofagus obliqua* (Mirb.) Oerst.), Raulí (*Nothofagus alpina* (Poepp. ex A.DC.) Oerst.), and Coigüe (*Nothofagus dombeyi* (Mirb.) Oerst.) forests up to 1,200 m a.s.l. Above 1,200 m a.s.l. the vegetation is dominated by the *A. araucana* forest type with an abundant grass cover (*Festuca scabriuscula* Phil.) and in less proportion by the dense forests of Ñirre (*N. antarctica*) and Lengua (*Nothofagus pumilo* (Poepp. & Endl.) Krasser). An important element in the plant composition of the understory is *Chusquea culeou* E.Desv. forming dense masses of vegetation (Espinosa, 1996; Peña et al., 2008).

In the reserve, there are experimental plantations of *P. contorta*, *P. sylvestris*, *P. ponderosa* and *Pseudotsuga menziesii* (Mirb.) Franco, established by the Forest Institute (INFOR) in 1970's (Peña et al., 2008). These plantations are abandoned under no forest management. Currently, *P. contorta* is reported as invasive in the Reserve (Langdon et al., 2010; Peña et al., 2007; Peña et al., 2008). Peña et al. (2008) determined that the invasion of *P. contorta* is affecting more than 78 ha, initiated from the original plantation of 0.12 ha; the invasion process occurred during a period of 33 years. The natural regeneration of the species had an average density of 1,043 plants ha⁻¹. The average maximum distance at which an individual was found from the seed source was 1.2 kilometers. The invaded areas were mainly related to *A. araucana* forests, and the invasion diminished under the canopy of other pine species, and within the dense *Nothofagus* forests.

The relation of *Araucaria-Nothofagus* forests dynamics with a disturbance regime where wildfires are the most important disturbance is well known (Burns, 1993; González et al., 2006; 2010b). The *Araucaria-Nothofagus* forests are strongly influenced by a gradient of mixed severity surface fires up to high severity crown fires (Burns, 1993; González et al., 2010b). Silva (2009) determined for the Malalcahuello Reserve that at least nine wildfires have occurred during the period from 1898 to 1975, with a high fire recurrence period from 1927 to 1975 and the highest concentration within the 1960's decade.

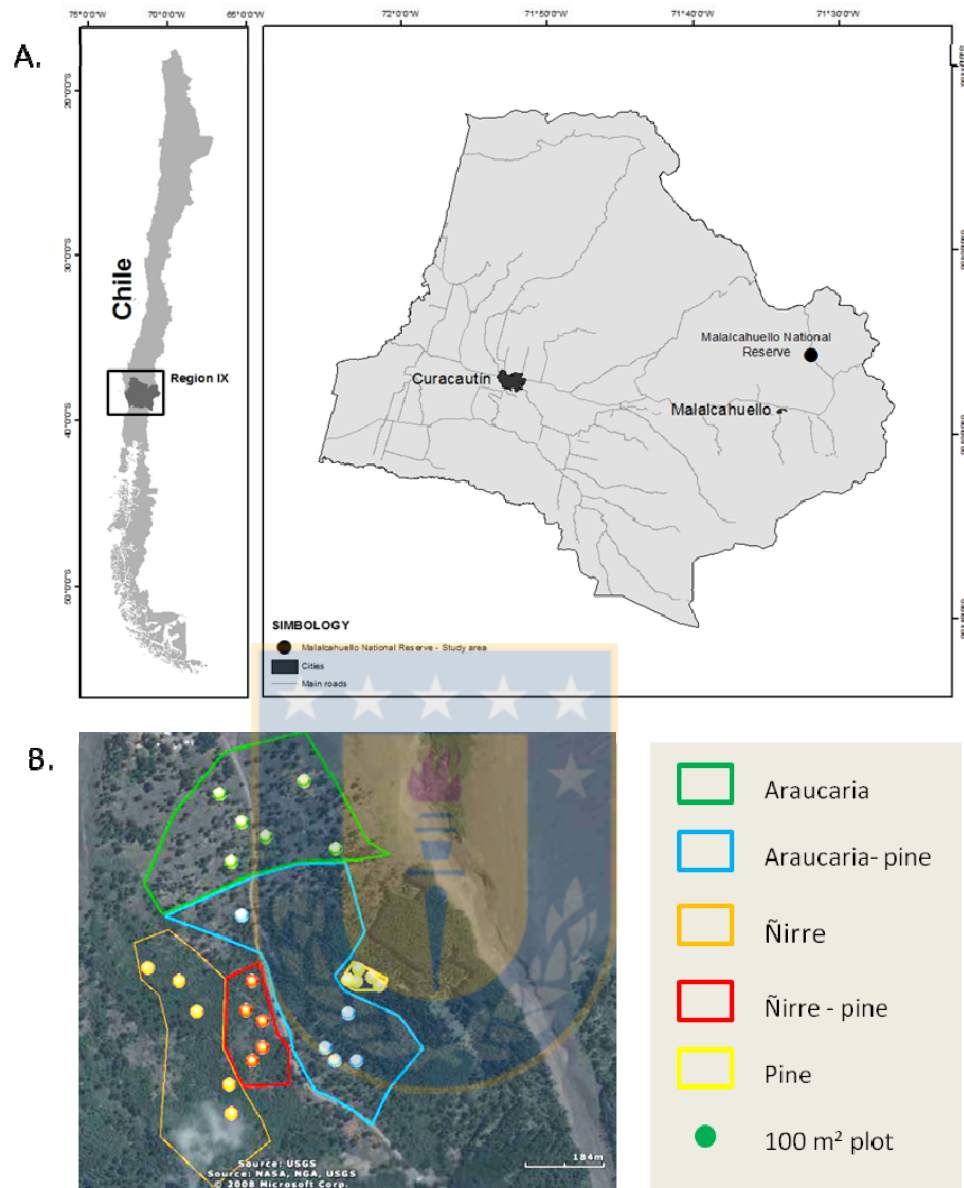


Fig. 1. Study site. A. The location of the study site in the Araucanía Region in Chile. B. The conditions studied and location of the random plots within these conditions (USGS, NASA, NGA, 2008).

4.4.3 Sampling design

4.4.3.1 Fuel load

The survey was conducted in five different stand conditions at the reserve during autumn 2012: 1) *A. araucana* forests (hereinafter “araucaria condition”), 2) *A. araucana* forests invaded by *P. contorta* (“araucaria-pine condition”), 3) *N. antarctica* forest (“ñirre condition”), 4) *N. antarctica* forest invaded by *P. contorta* (“ñirre-pine condition”), and 5) *P.*

contorta invasion (seed source, “pine condition”) (Figure 2). Each condition was georeferenced by using a geographic information system (GIS).

Five 100 m² plots (10 x 10 m) were randomly chosen in each condition. All trees (height > 1.5 m) in the plots were recorded, and for each tree it was measured: diameter at breast height (DBH), total height (H), crown diameter (CD), height to crown base (HC), crown length (CL), and cover of each species (C) using the method of Braun-Blanquet (1964). Because *N. antarctica* trees branches into several shoots from the ground, for this species also the number of stems per tree was counted.

For the shrub and herb layer, two 1 m² (1 x 1 m) subplots were established in opposite corners of the 100 m² plot. For shrubs, herbs, and trees less than 1.5 m height, in each subplot, species cover and mean height were measured. The biomass in each subplot was cut and transported to the laboratory for classification in herbs, shrubs and *C. culeou*. To quantify the debris, four 0.0625 m² (0.25 x 0.25 m) subplots, were established in each corner of the 100 m² plots. All biomass was collected and separated in litter and downed woody material. The debris was then classified in size classes by average moisture time lag: 1 h (0-0.6 cm diameter) and 10-100 h (0.6-7.5 cm) (Brown, 1974). All biomass material classified was dried in ovens at 105°C until constant weight was reached and then was weighed to obtain dry weight (DW).

To estimate canopy fuel biomass allometric equations were developed. For this a total of 60 trees were sampled by destructive methods: 20 *P. sylvestris*, 20 *P. contorta* trees, and 20 *N. antarctica* shoots. The trees represented the diametric amplitude of the plots surveyed, 4-5 trees per diametric class between 1-20 cm DBH were sampled during the summer of 2013. For each tree, measurements of DBH, H, HC, CL, CD and age (by counting growth rings) were taken. The material was weighed *in situ* and a sample of branches and cross sections of the trunk were taken. The fuel was separated in size classes: foliage + branches < 0.6 cm, branches 0.6-2.5 cm, 2.5-7.5 cm and bole (Brown, 1974; Reinhardt et al., 2006; Scott and Reinhardt, 2002). The fine crown fuel (foliage + branches < 0.6 cm) was considered as active fuel (Scott and Reinhardt, 2002), except for *A. araucana*, where only leaves were considered as active crown fuel. The biomass was oven dried at 105°C until constant weight and then weighed. The dry weight was used to adjust biomass functions based in regression models for

fuel components, crown fuel, and total tree biomass. The models were selected using indicators of goodness of fit, including the Akaike criterion information (AIC) (1974), Furnival index (FI) (1961), the adjusted R^2 and the root mean square error (RMSE) (Tabla 1) (Segura and Andrade, 2008). Fittings of the allometric models were processed using the REG procedure of the statistical analysis software SAS version 9.0. Due to the protection status of *A. araucana* in Chile, which does not allow cutting this species, available biomass equations for *Araucaria angustifolia* (Bertol.) Kuntze were used: foliage $P_s = -67.01 + 4.389 * DBH$, branches $P_s = -137.238 + 7.145 * DBH$, trunk $P_s = 635.374 + 32.302 * DBH^2 * H$, and total tree $P_s = -41.713 + 0.565 * DBH^2$ (Fernández et al., 2004).

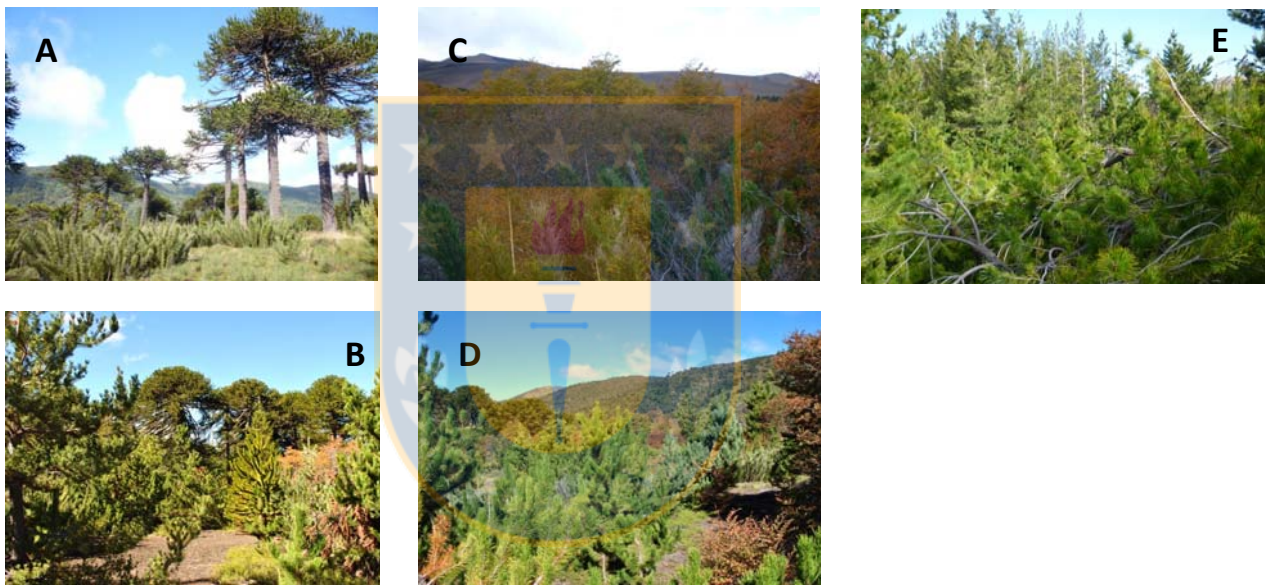


Fig. 2. Conditions studied. A. *A. araucana* forest, B. *A. araucana* forest invaded by *P. contorta*; C. *N. antarctica* forest; D. *N. antarctica* forest invaded by *P. contorta*. E. *P. contorta* invasion near the seed source.

4.4.3.2 Fuel structure sampling

The vertical and horizontal fuel continuity was determined using the data from the plots and subplots. Mean height (H), height to crown base (HC), and mean cover was calculated for each understory component (herbs, shrubs, and *C. culeou*), and the different tree species for each condition. The disruption of the vertical continuity (DVC) was determined by the equation:

$$DVC = \text{Mean H understory} - \text{mean HC dominant tree species.} \quad (1)$$

Horizontal continuity was evaluated through the accumulative crown area (ACA) of the tree layer through the equation:

$$ACA = \Sigma [\pi/4 \times (CD_i)^2] \quad (2)$$

where, CD_i is the crown diameter for i^{th} tree.

4.4.3.3 Fuel flammability

The flammability is defined as the capacity of the plants to burn, which can be evaluated by four aspects: ignitability, sustainability, combustibility, and consumability (Anderson, 1970; Martin et al., 1994). The following characteristics were used to estimate flammability: foliar moisture content (ignitability), crown bulk density (sustainability), higher calorific value (combustibility), volatile content, and fine fuel proportion (consumability). The analyses were performed for *P. contorta*, *N. antarctica*, *C. culeou* and *A. araucana*. The foliar moisture content (MC) was calculated based on the fresh weight, the analysis was done for 5 samples for each species, and each sample consisted of several leaves of a tree:

$$MC = (\text{fresh weight} - \text{dry weight} / \text{fresh weight}) \times 100. \quad (3)$$

The higher calorific value and the volatile material content analysis were developed by the ASTM Norms D5865 (ASTM, 2001a) and D3175 (ASTM, 2001b) on three samples. Each sample consisted of several leaves of a tree; the leaves were dried at room temperature and grind. One gram from each dried, grind sample material was taken for the analysis.

The proportion of the fuel by size per species was determined with the data of the trees used in the development of the allometric functions. The proportion was calculated as the percentage of the fuel by size classes (foliage + branches < 0.6 cm, branches 0.6-2.5 cm, 2.5-7.5 cm) by DBH category. According to Riaño et al. (2004), the crown bulk density (CBD) was determined by the equation:

$$CBD = \text{Fine crown biomass} / (CL \times CD^2). \quad (4)$$

4.4.3.4 Statistical analysis

The fuel load by condition and the fuel flammability by species was analysed through the generalized linear model procedure (GLM) in the statistical analysis software SAS. The Tukey test was used as a multiple comparison test to determine significant differences between conditions and species ($\alpha = 0.05$). In addition, the homoscedasticity and normality of residuals were verified. For the vertical and horizontal fuel continuity the pairwise t-student test was used to evaluate differences between invaded vs. non-invaded conditions, through TTEST procedure in SAS. A GLM analysis was used for comparing the invaded conditions with the plantation. The multiple mean comparison between conditions was developed with the Tukey test ($\alpha = 0.05$).



Table 1. Adjusted models for biomass (kg) estimation for *N. antarctica*, *P. contorta* and *P. sylvestris*. Letters *a-d* show the fitted parameters. RMSE: root mean square error, CF: correction factor (Sprugel, 1983), FI: Furnival Index, AIC: Akaike information criterion, R^2_{adj} : coefficient of determination, δ mean: mean relative error.

Models	Species	<i>a</i>	<i>b</i>	<i>c</i>	<i>d</i>	<i>n</i>	RMSE	CF	FI	AIC	R^2_{adj}	δ mean (kg)
Biomass foliage + branches < 0.6 cm												
$\ln(DW)=a + b \ln(DBH) + c \ln(CL)$	<i>N. antarctica</i>	-2.26	0.41	1.39		20	0.392	1.080	0.246	-53.31	0.81	0.002
$\ln(DW)=a + b \ln(DBH)$	<i>P. contorta</i>	-1.97	1.74			20	0.256	1.033	0.385	-36.30	0.96	0.026
$\ln(DW)=a + b \ln(DBH^2)$	<i>P. sylvestris</i>	-1.42	0.69			20	0.357	1.066	0.349	-40.20	0.89	0.200
Biomass branches 0.6-2.5 cm												
$\ln(DW)=a + b \ln(DBH \times CL)$	<i>N. antarctica</i>	-2.34	0.91			20	0.423	1.093	0.201	-32.55	0.85	0.028
$\ln(DW)=a + b \ln(DBH)$	<i>P. contorta</i>	-4.12	2.35			19	0.807	1.385	1.328	12.68	0.79	0.230
$\ln(DW)=a + b \ln(DBH)$	<i>P. sylvestris</i>	-3.01	1.82			20	0.453	1.108	0.375	-37.31	0.89	0.048
^aBiomass branches 2.5-7.5 cm												
$\ln(DW)=a + b \ln(DBH) + c \ln(H) + d \ln(CL)$	<i>N. antarctica</i>	-5.39	5.59	-7.00	3.56	14	0.806	1.384	1.481	-2.75	0.84	0.112
$\ln(DW)=a + b \ln(DBH^2 \times CL)$	<i>P. contorta</i>	-7.08	1.22			12	0.562	1.171	0.913	-12.01	0.71	0.007
$\ln(DW)=a + b \ln(DBH) + c \ln(H) + d \ln(CL)$	<i>P. sylvestris</i>	-10.85	11.94	-20.56	10.77	11	0.769	1.344	0.483	-2.76	0.86	0.347
Crown biomass												
$\ln(DW)=a + b \ln(DBH \times CL)$	<i>N. antarctica</i>	-1.86	1.04			20	0.558	1.169	0.574	-21.43	0.81	0.130
$\ln(DW)=a + b \ln(DBH)$	<i>P. contorta</i>	-2.18	2.09			20	0.351	1.064	0.738	-10.24	0.95	0.018
$\ln(DW)=a + b \ln(DBH)$	<i>P. sylvestris</i>	-1.31	1.56			20	0.441	1.102	0.682	-13.42	0.87	0.045
Total tree biomass												
$\ln(DW)=a + b \ln(DBH^2 \times CL)$	<i>N. antarctica</i>	-0.80	0.62			20	0.306	1.048	0.621	-15.15	0.94	0.077
$\ln(DW)=a + b \ln(DBH)$	<i>P. contorta</i>	-1.74	2.16			20	0.278	1.039	0.677	-13.73	0.97	0.026
$\ln(DW)=a + b \ln(DBH^2)$	<i>P. sylvestris</i>	-0.80	0.81			20	0.321	1.053	0.650	-15.32	0.93	0.034

^aFuel present only in trees with DBH>6 cm

4.5 Results

4.5.1 Site characteristics

The studied ecosystem presented four tree species: *A. araucana* and *N. antarctica* (native trees), *P. contorta* and *P. sylvestris* (exotic invasive species); the last species was present in considerable lower abundance than *P. contorta*, reason why this study will only focus on the impacts of *P. contorta*. In addition, there were also isolated trees of *P. ponderosa* and *Pseudotsuga menziesii* present outside the plots. In the understory, shrub species had stunted growth with similar heights to herbs; *C. culeou* was the most important element with greater abundance in this vegetation stratum (Table 2).

The *A. araucana* forest showed low density and tree cover and the highest mean height and DBH. In the understory layer, this forest showed a decrease in the shrub cover in the invaded condition. In the araucaria-pine condition, *P. contorta* and *P. sylvestris* were mostly young individuals (*P. contorta* mean age: 12.1 ± 0.9 , min: 6, max: 23; *P. sylvestris* mean age: 12.26 ± 0.6 , min: 8, max: 16) (Table 2). The *N. antarctica* forests were dense and of low height, the species had tortuous and branched stems from the base (mean number of shoots 19.3 ± 3). The condition ñirre-pine had lower density of *N. antarctica* compared with the non-invaded condition. In the ñirre-pine condition, *P. contorta* had a density similar to the density for *N. Antarctica* (Table 2).

The pine condition located near the original plantation, had the highest cover and density for *P. contorta* compared to the other conditions studied. In this condition both pine species had higher height and DBH in relation with the other invaded conditions (Table 2). In all the conditions a high variability in size, cover and density of trees, primarily for *P. contorta* and *P. sylvestris*, was observed, which was reflected in the extreme minimum and maximum values (Table 2).

Table 2. Study site characterization. Cond.: Condition (A: araucaria, API: araucaria-pine, NI: ñirre, NIPI: ñirre-pine, PI: pine), Layer (T: tree, U: understory), Veget.: Vegetation (*Aa*: *Araucaria araucana*, *Pc*: *Pinus contorta*, *Ps*: *P. sylvestris*, *Na*: *Nothofagus antarctica*, *Cc*: *Chusquea culeou*), DBH: diameter at breast height, H: height, Min.: minimum, Max: maximum, s.e.: standard error.

Cond.	Layer	Veget.	DBH (cm)			H (m)			Density (No. trees ha ⁻¹)			No. shoots	Cover (%)		
			Mean (s.e.)	Min	Max	Mean (s.e.)	Min	Max	Mean (s.e.)	Min	Max	Mean (s.e.)	Mean (s.e.)	Min	Max
A	T	<i>Aa</i>	44.6 (12.5)	2.1	82.76	9.4 (2.2)	1.6	17	220 (73.5)	100	400		34 (8.1)	10	60
	U	Shrubs				0.3 (0.1)	0.1	0.5					12.8 (3.0)	4.2	19.4
		<i>Cc</i>				1.8 (0.2)	1.3	2					14 (7.9)	0	31.3
		Herbs				0.2 (0.02)	0.1	0.3					15.5 (4.5)	6	26.3
API	T	<i>Aa</i>	41.6 (13.8)	8.1	79.8	8.4 (1.8)	2.53	15.25	280 (91.7)	100	500		27 (8.6)	5	50
		<i>Pc</i>	4.1 (0.9)	0.5	14.6	3.0 (0.3)	1.6	7.02	1,120 (432.9)	500	2,800		23 (7.2)	10	50
		<i>Na</i>	1.3 (0.3)	2.1	3.2	1.9 (0.1)	1.6	2.27	80 (67.6)	0	400		4 (3.4)	0	20
		<i>Ps</i>	2.6 (1.1)	1.5	4.1	2.7 (0.7)	2	5.9	120 (77.5)	0	400		2.2 (1.0)	0	5
	U	Shrubs				0.2 (0.01)	0.1	0.4					6.5 (0.5)	3.1	10
		<i>Cc</i>				1.5 (0.1)	1.2	1.6					14.3 (7.9)	7.5	31.3
		Herbs				0.2 (0.02)	0.2	0.3					13 (2.2)	5.5	25.6
NI	T	<i>Na</i>	5.9 (0.8)	0.6	26.2	3.6 (0.4)	1.7	7.7	2,580 (753.3)	1,400	5,500	19.3 (3.0)	53 (7)	40	80
	U	Shrubs				0.2 (0.1)	0.1	0.7					4.9 (0.8)	3.3	7.9
		<i>Cc</i>				1.0 (0.1)	0.8	1.3					31.5 (8.8)	0	51.3
		Herbs				0.2 (0.1)	0.1	0.5					9.9 (5.9)	0	31.3
NIPI	T	<i>Pc</i>	3.7 (0.8)	1.1	13	2.8 (0.6)	1.6	11	900 (356.4)	200	2,200		24.6 (9.8)	5	60
		<i>Na</i>	4.9 (1.0)	1	15	3.3 (0.4)	1.6	6.8	960 (310.8)	300	1,800	15.0 (1.5)	40 (7.2)	20	65
		<i>Ps</i>	2.6 (1.2)	1	12.8	3.2 (0.6)	1.7	7.1	160 (135.2)	0	800		1 (0.4)	0	3
	U	Shrubs				0.4 (0.02)	0.1	0.6					13.8 (2.3)	5	20
		<i>Cc</i>				0.7 (0.1)	0.6	1.4					20.4 (6.4)	0	38.8
		Herbs				0.2 (0.03)	0.1	0.3					8.6 (0.8)	7.1	10.9
P	T	<i>Pc</i>	4.3 (0.5)	0.4	21.2	3.3 (0.2)	1.1	10.75	4,560 (1768.8)	600	10,700		59 (14.1)	15	95
		<i>Ps</i>	11.9 (5.4)	1	25.4	6.8 (2.1)	1.8	11.5	540 (465.4)	0	2,400		7.9 (3.6)	0	20
	U	Shrubs				0.4 (0.03)	0.1	0.8					6.6 (1.5)	1.3	10
		<i>Cc</i>				1.2 (0.3)	0.7	1.8					13.3 (10.5)	0	51.3
		Herbs				0.2 (0.02)	0.2	0.3					13.3 (2.9)	6.3	23.1

4.5.2 Ecosystem differences

4.5.2.1 Fuel load

In the debris and understory no significant differences were detected, except for the fine downed woody fuel (twigs < 0.6 cm), where the araucaria-pine condition had the lowest value, 551.7 (± 213.7) kg ha⁻¹ and ñirre the highest value with 1,930.6 (± 307.1) kg ha⁻¹ (F: 2.95, p < 0.05) (Figure 3, Appendix 1).

In the tree layer, the araucaria and araucaria-pine condition had 30,517.7 ($\pm 10,427.5$) kg ha⁻¹ and 30,433.8 (± 7966.8) kg ha⁻¹ of fine crown fuel (foliage + branches < 0.6 cm), both values were significantly higher (F: 3.41, p < 0.05) in comparison with the other conditions. For this component the pine condition had more biomass than ñirre and ñirre-pine (Figure 3, Appendix 1). The araucaria condition had a biomass of 77,735.7 ($\pm 25,952$) kg ha⁻¹ for the total crown component, which was significantly higher (F: 3.0; p < 0.05) than the other conditions. Ñirre had 25,002.6 ($\pm 6,259$) kg ha⁻¹ and pine 21,581.6 ($\pm 4,158.5$) kg ha⁻¹, both with the lowest biomass (Figure 3, Appendix 1). The total biomass of the araucaria and araucaria-pine condition, reached values of 354,213.7 ($\pm 106,880.9$) kg ha⁻¹ and 323,361.1 ($\pm 89,916.1$) kg ha⁻¹, significantly higher (F: 483, p < 0.05) than the pine condition, which had a lower biomass of 67,692.8 ($\pm 10,211.9$) kg ha⁻¹ (Figure 3, Appendix 1). The higher biomass in the araucaria and araucaria-pine conditions in the tree layer, were due to the larger size of *A. araucaria* trees (greater biomass per tree) in comparison to *P. contorta*, *P. sylvestris*, and *N. antarctica*.

The native species *A. araucana* and *N. antarctica* had a lower biomass in the invaded than the non-invaded condition for the three canopy fuel components (Table 3). The canopy fuel biomass from the two invasive pines in the native forest is lower compared with the native species. The sum of the biomass of fine crown fuel in the pine condition, for *P. contorta* and *P. sylvestris*, was higher than the biomass that *N. antarctica* provides in the invaded and non-invaded ñirre condition (Table 3).

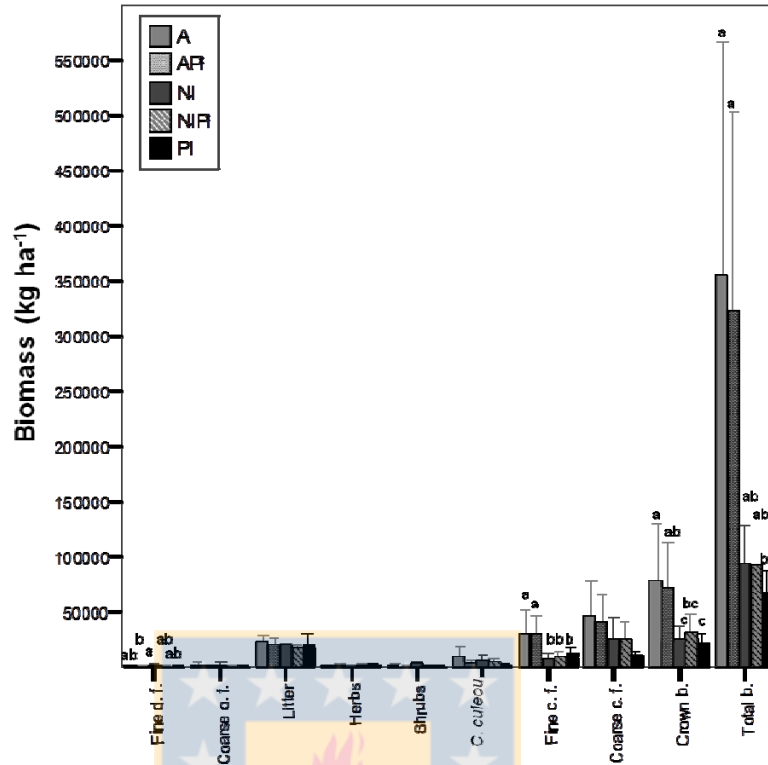


Fig. 3. Fuel load (kg ha^{-1}) by components within conditions studied. Letter a-c show significant ($\alpha = 0.05$) differences between conditions by Tukey pairwise comparison. Standard error shown in error bars. Conditions: A: araucaria, API: araucaria-pine, NI: ñirre, NIPI: ñirre-pine, PI: pine. Components: Fine d. f.: fine downed woody fuel (< 0.6 cm), Coarse d.f.: Coarse downed woody fuel (0.6-7.5 cm), Fine c.f.: fine crown fuel (foliage + branches 0-0.6 cm), Coarse c.f.: coarse crown fuel (branches 0.6-7.5 cm), Crown b.: crown biomass, Total b.: Total biomass.

Table 3. Canopy fuel load for tree species. Mean dry weight for components (standard error), within studied conditions. Components: Fine crown f.: fine crown fuel (foliage + branches 0-0.6 cm), Coarse crown f.: coarse crown fuel (branches 0.6-7.5 cm), Tree: total tree biomass.

Condition	Species	Canopy fuel (kg ha ⁻¹)		
		Fine crown f.	Coarse crown f.	Tree
Araucaria	<i>A. araucana</i>	30,517.7 (10,427.5)	47,218 (15,539.6)	314,062.6 (110,355.8)
Araucaria-pine	<i>A. araucana</i>	28,018.3 (8009.6)	39,528 (12,188.8)	28,8370.3 (86,651.9)
	<i>P. contorta</i>	2,171.3 (567.2)	1,605.7 (517.5)	6,474.8 (1805.6)
	<i>N. antarctica</i>	31.5 (26.6)	35.7 (30.2)	185.4 (156.7)
	<i>P. sylvestris</i>	212.7 (154.8)	99.6 (79.0)	586.5 (445.7)
Ñirre	<i>N. antarctica</i>	7,974.3 (2,285.6)	25,583.7 (10,052.6)	59,788 (14,558.1)
Ñirre-pine	<i>P. contorta</i>	1,724.4 (687.3)	1,047.7 (446.5)	4,839.8 (1978.4)
	<i>N. antarctica</i>	7,483.5 (2,399.6)	23,816.8 (8,195.9)	59,527.8 (19,509.6)
	<i>P. sylvestris</i>	4,36.4 (368.9)	263.9 (223.1)	1288.7 (1,089.2)
Pine	<i>P. contorta</i>	9,760.4 (2,833.8)	7,838.4 (1,778.1)	29,981.9 (7,887.3)
	<i>P. sylvestris</i>	2,480.6 (1,421.9)	2,695.6 (1,281.8)	8,677 (4,616)

4.5.2.2 Vertical and horizontal fuel continuity

The araucaria, araucaria-pine and ñirre conditions showed a disruption in the vertical fuel continuity (Table 4, Figure 4). The araucaria condition had a significantly higher disruption of fuel than araucaria-pine ($p < 0.05$, Table 4). No significant differences were detected when comparing the other conditions due to little or no disruption of fuel. *Pinus contorta* increased the vegetation cover in the invaded ecosystems (ñirre and araucaria) enhancing the vertical and horizontal continuity of fuel (Figure 4).

Table 4. Disruption of vertical fuel continuity (m) within conditions. t: T-student test, F: one-way ANOVA.

Conditions	Mean (s.e.)	t value	Pr > t
Araucaria	6.3 (1.3)	-2.95	0.0215
Araucaria-pine	1.2 (1.1)		
Ñirre	0.3 (0.2)	1.43	0.2238
Ñirre-pine	0.03 (0.03)		
Conditions	Mean (s.e.)	F value	Pr > F
Araucaria-pine	1.2 (1.1)	1.1	0.3638
Ñirre-pine	0.03 (0.03)		
Pine	0 (0)		

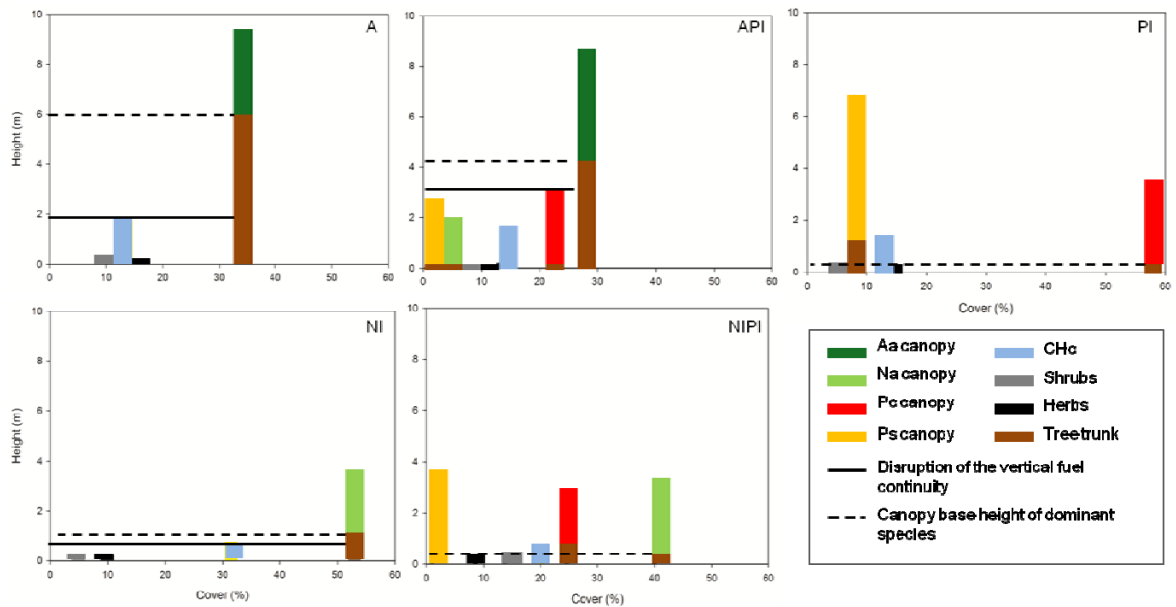


Fig. 4. Vertical vegetation structure and disruption of vertical fuel continuity. Height (m) of vegetation and cover (%) within studied conditions. Conditions: A: araucaria, API: araucaria-pine, NI: ñirre, NIPI: ñirre-pine, PI: pine. Species: Aa: *Araucaria araucana*, Na: *Nothofagus antarctica*, Pc: *Pinus contorta*, Ps: *Pinus sylvestris*, CHc: *Chusquea culeou*.

In the horizontal fuel continuity, no significant differences were found for any condition (Table 5). The pine condition had the highest value of accumulative crown area and araucaria the lowest value. The accumulative crown area in the invaded condition of araucaria showed a higher value than the non-invaded (Figure 5). The crown area of *A. araucana* in the araucaria and araucaria-pine condition showed no difference. *Nothofagus antarctica* had a higher crown area and tree density in the ñirre condition than in ñirre-pine. In the ñirre-pine condition the tree density and crown area of *P. contorta* and *P. sylvestris* was similar to *N. antarctica*. The pine condition had the highest tree density and crown area, compared with the other conditions (Figure 5).

Table 5. Horizontal fuel continuity. Accumulated crown area within conditions ($\text{m}^2 \text{ha}^{-1}$). t: T-student test, F: one-way ANOVA.

Conditions	Mean (s.e.)	t value	Pr > t
Araucaria	3,653.2 (1,234.5)	1.3	0.2301
Araucaria-pine	5,840.2 (1,144.3)		
Ñirre	7,998.5 (2,556.6)	1.22	0.2583
Ñirre-pine	4,580 (1,164.5)		
Conditions	Mean (s.e.)	F value	Pr > F
Araucaria-pine	5,840.2 (1,144.3)	3.35	0.0697
Ñirre-pine	4,580 (1,164.5)		
Pine	9,899.7 (2,061.6)		

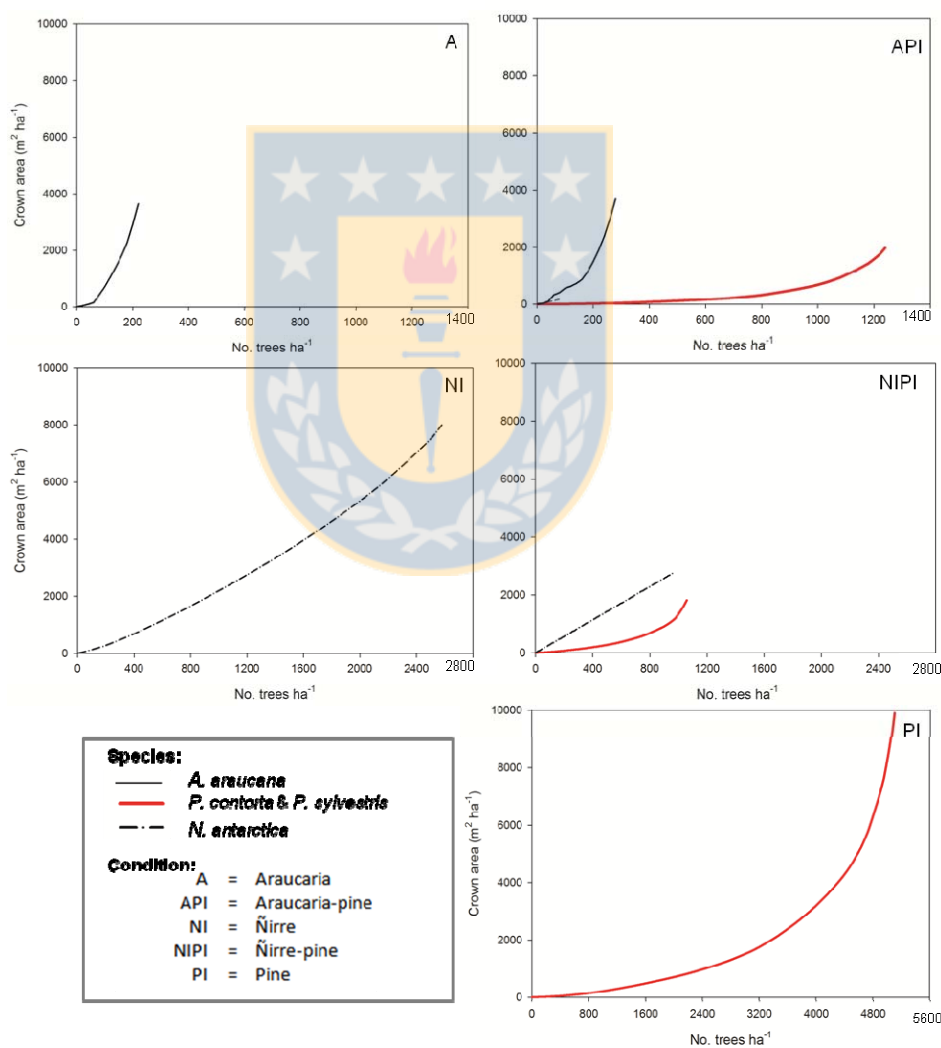


Fig. 5. Accumulative crown area ($\text{m}^2 \text{ha}^{-1}$) and tree density (No. trees ha^{-1}) by species within the conditions studied. Trees were sorted from smallest to largest. When all the trees are of the same size, a straight line is expected, on the contrary a curve. The curve shows greater heterogeneity in the sizes of the trees.

4.5.3 Species differences

4.5.3.1 Fuel flammability

Araucaria araucana had the highest foliar moisture content, followed by *N. antarctica*, *P. contorta* and *C. culeou* with the lowest value. *Chusquea culeou* is significantly different from the other species ($p < 0.0001$) and *A. araucana* moisture content value was different from *P. contorta* ($F: 39.97$; $p < 0.0001$). *Pinus contorta* and *C. culeou* had significantly higher volatile content ($F: 154.2$; $p < 0.0001$) than *N. antarctica* and *A. araucana*, the latter species with the lowest value (Table 6). The higher calorific value for the four species is significantly different ($F: 87.87$; $p < 0.0001$), *A. araucana* had the lowest value and *P. contorta* the highest.

Table 6. Mean value (s.e) of moisture content (%), volatile material (%), and higher calorific value (kcal kg^{-1}) for species within conditions. Letters a-d show significant ($\alpha = 0.05$) differences between species by Tukey pairwise comparison.

Species	Moisture content (%)	Volatile material (%)	Higher calorific value (kcal kg^{-1})
<i>A. araucana</i>	73.2 (2.4) a	93.4 (0.7) c	5,359.6 (136.1) d
<i>C. culeou</i>	50.6 (0.8) c	130.1 (3.1) a	7,250.9 (195.1) a
<i>N. antarctica</i>	68.8 (1.5) ab	106.7 (0.5) b	6,257.4 (164.2) c
<i>P. contorta</i>	64 (1) b	136.1 (0.3) a	8,617.6 (72.7) b

For the three species there is a negative relation between the proportion of the fine fuel (foliage + branches < 0.6 cm) and the DBH, contrariwise the coarse fuel (branches > 2.5 cm) increases with the DBH (Figure 6). *Pinus contorta* and *P. sylvestris* had more proportion of fine fuel than *N. antarctica*. The latter had higher fuel of medium branches (0.6-2.5 cm) in the trees with lower DBH and when the DBH increases, the thicker branches (> 2.5 cm) proportion increase as well. *Pinus sylvestris* had highest proportions of fine fuel for all DBH classes (Figure 6). There are significant differences ($F: 9.26$; $p < 0.0003$) in the packing ratio of the fine crown fuel (Figure 7). *Nothofagus antarctica* had $0.095 (\pm 0.01) \text{ kg m}^{-3}$ of crown bulk density, a value significantly lower ($F: 9.26$; $p < 0.0003$) than *P. sylvestris* with $0.225 (\pm 0.03) \text{ kg m}^{-3}$ and *P. contorta* with $0.229 (\pm 0.03) \text{ kg m}^{-3}$ (Figure 7).

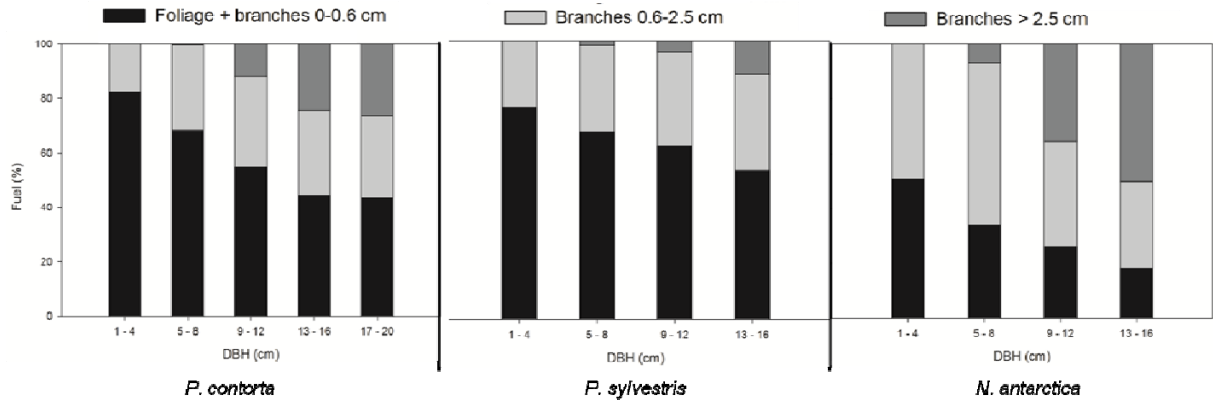


Fig. 6. Fuel size arrangement (%) of *P. contorta*, *P. sylvestris*, and *N. antarctica* by DBH category.

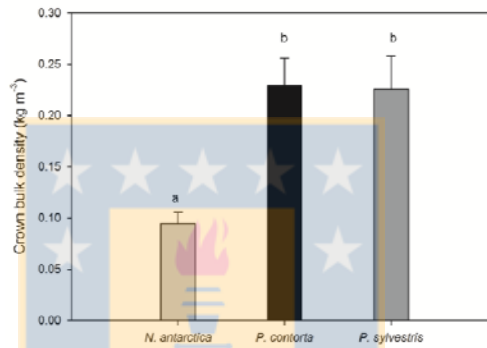


Fig. 7. Crown bulk density (kg m^{-3}) for *N. antarctica*, *P. contorta*, and *P. sylvestris*. Letter a-b show significant ($\alpha = 0.05$) differences between species by Tukey pairwise comparison. Standard error showed in error bars.

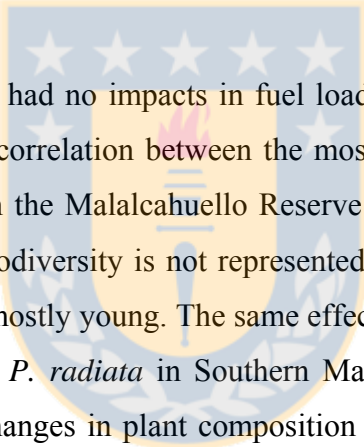
4.6 Discussion

4.6.1 Ecosystem differences

The invasion of *P. contorta* has already changed the fuel properties in the Malalcahuello Reserve, modifying the vertical continuity and flammability. These results suggest that future wildfires would be more intense and if these changes persist or increase after several fires, the fire regime will change, affecting the endangered species *A. araucana* and the trajectory of succession of the protected area. However, our findings show less dramatic changes in biomass and fuel accumulation probably because this is still a relatively new invasion and invasive stands have not reached mature conditions.

The differences in fine downed woody fuel suggest that *N. antarctica* has more dry twigs providing greater quantity of debris than the other species. For the other fuel components evaluated in the understory and debris, a decrease tendency of biomass in the invaded

condition was observed. This is consistent with Dibble and Rees (2005), who studied the effect of different invasive shrub species in fuel accumulation, concluding that the invaded condition had a lower biomass and litter depth (for the fine downed woody biomass there was no definite trend), and only found increases in coverage, frequency, and height of shrub layer. The effect of invasive species on fuel is not fully understood and depends on the species and the native vegetation affected (Mandle et al., 2011). This was confirmed for four woody species: *Rhamnus cathartica* L. decreased the litter in the invaded area and increased the quantity of dead stems in the shrub layer (Heneghan et al., 2004; Zouhar, 2011), *Robinia pseudoacacia* L. increased litter biomass in invaded areas (Stone, 2009), and *Hakea sericea* Schrad. and *Acacia saligna* (Labill.) H.L.Wendl. increased the litter and fine fuel in the shrub layer and decreased herbaceous biomass in the invaded areas (van Wilgen and Richardson, 1985).



The invasion of *P. contorta* had no impacts in fuel load, which is interesting because recent studies reported a negative correlation between the most invaded areas and the richness and abundance of native flora in the Malalcahuello Reserve (Urrutia et al., 2013). However, this shows that the decline in biodiversity is not represented in biomass; this could be due to the age of the pines, which are mostly young. The same effect on diversity in native flora has been reported by the invasion of *P. radiata* in Southern Marin County, California (Steers et al., 2013). This suggests that changes in plant composition caused by pine invasion occur faster than the impacts on ecosystem cycles as in the fire regime.

Currently, pine invasion is affecting areas with low tree cover of the araucaria and ñirre forests, which is normal in the early stages of the invasion process of shade-intolerant species with high capacity for regeneration (Klinka, 2002; Kral, 1993). The process of infilling in relatively more open natural forests, was confirmed by the fact that the fuel accumulation of *A. araucana* and *N. antarctica* was lower in the invaded condition than in the non-invaded forest. This would explain why in most fuel components the biomass was lower in the invaded condition, due to the young age of *P. contorta* trees and the high variability in the size and density found in the actual populations. Although the invasion was in an early stage and homogenization of the invaded conditions has not been achieved, the potential growth of the trees is still high, suggesting that the canopy fuel load will increase over time. The same

occurred when evaluating the fuel horizontal continuity, where the accumulative crown area provided by *P. contorta* was not significantly higher in the invaded areas, due to the heterogeneity found in the sample plots. When tree growth and the area occupied reaches a plateau, the crown area will get to similar values for the pine condition, resulting in higher horizontal fuel continuity in the invaded forests.

The fuel vertical continuity was the only factor, in terms of fuel structure at the ecosystem level, where the invasion of *P. contorta* had a measurable impact. The araucaria-pine condition showed a significant decrease in the disruption of vertical vegetation. This decrease will facilitate the vegetation to act as ladder fuel causing crown fires, which are more intense and cause more damage (Scott and Reinhardt, 2002). In the araucaria-pine condition, as the DBH and height of *P. contorta* increase, the discontinuity will be less and in the ñirre-pine condition the height of *P. contorta* will surpass the height of *N. antarctica*, which will cause a light competition between the two species and could affect *N. antarctica* regeneration. According to Veblen et al. (1996), the establishment of seedlings of *Nothofagus* spp. is best under moderately light conditions. Several studies agreed that the establishment of *N. antarctica* increases with decreasing tree cover (Bahamonde et al., 2011; Bahamonde et al., 2013; Tejera et al., 2005). Changes in the vertical structure have been reported in South Africa in the fynbos scrub ecosystem invaded by woody species *H. sericea* and *A. saligna* (van Wilgen and Richardson, 1985).

4.6.2 Species differences

The most flammable species are *P. contorta* and *C. culeou*, with the lowest foliar moisture content. This is critical for fire regimes because the moisture content is one of the characteristics of greater influence in the flammability, having a direct effect on the ignitability, retarding the ignition, reducing the probability of ignition, and combustion efficiency (Chandler et al, 1991; Montgomery and Cheo, 1969; Tolhurst and Cheney, 1999). *Pinus contorta* and *C. culeou* had the highest volatile content and calorific value. In addition, *P. contorta* had more proportion of fine fuel, characteristics related to the combustibility and consumability during a wildfire. The combustibility is directly related with the energy released by burning the fuel. This energy depends of the chemical composition of the plant. The chemical composition of the species varies depending on the age, part of the plant, and the

physiological state or growth. In living plants, cellulose constitutes 75%, meanwhile lignin is 15-35% of the dry weight. Thus, cellulose combustion releases less heat than lignin. In dead fuel, this proportion is inverted (Chandler et al., 1991).

There are also important variations in the species content of volatile substances, and the calorific value of the species, these variations were also observed in the moisture content of the plant, where it depended on weather conditions, mainly for the dead fuel. Living fuel plants also experience humidity variations along the year, and due to age, and growth stage (Pyne et al., 1996). The results suggest that in a wildfire *C. culeou* would favour the rapid ignition and an efficient combustion. Considering it is an important element in the understory (high coverage), superficial fires would be facilitated by this fuel.

Pinus contorta would favour crown wildfires with a slow sustainability of fire and great heat release, due to its characteristics of high flammability and high packing ratio of fine fuel in the canopy. Additionally, pines have high quantities of volatile oils, which are highly flammable. Volatile oils (terpenes) in the pine needles make up to 2% of plant tissue and have a caloric value of 32.36 MJ kg⁻¹, twice the value for cellulose and hemicelluloses (Feng-jun et al., 2011). Ormeño et al. (2009) concluded that the concentration of monoterpenes in litter were positively correlated to the flame height and negatively correlated to residence time of the flame and the ignition delay. The contribution of volatile oils in wildfires is little, participating in the initial stages of a fire (when the moisture of fuel is lost), but it has been observed that species with high contents of volatile oils are susceptible to high intensity fires (Feng-jun et al., 2011). When comparing the studied species, *N. antarctica* had medium values of flammability, with a moderate caloric, moisture, and volatile content, and a low proportion of fine fuel and crown bulk density. *Araucaria araucana* had less flammability, with low ignitability and combustibility.

4.6.3 Potential impacts in fire regime

Invasive plants that cause changes in the fire regimes (e.g. frequency, intensity, extension, type, and timing of fires) are considered important, due to impacts resulting in changes of community and ecosystem alterations (Brooks et al., 2004; D'Antonio and Chambers, 2006; D'Antonio and Vitousek, 1992; Mandle et al., 2011). The effects of invasive species at the

ecosystem level, which can cause changes in the fire regime, are increases in fuel load and changes in vertical and horizontal fuel continuity. In the long term, modifications to these components will cause changes in the fire regime; especially if the introduced species has a different chemical composition and physiognomy of the plant that can cause changes in the magnitude of wildfires through changes in fuel flammability. Our results suggests that given the current condition of *P. contorta* invasion in the Malalcahuello Reserve, the fire regime will be modified in the intensity of the fires, due to increased canopy density that will decrease the speed of ignition. In addition to a low moisture content, a high volatile content, and a high caloric value of *P. contorta*, the species will cause wildfires to be more intense in the invaded araucaria and ñirre forests.

As a result of the increase of vertical fuel continuity in the invaded araucaria forest, the type of wildfires will change from a superficial fire regime, prevailing in pure *A. araucana* forests (Burns, 1993), to crown fires that reduce the frequency but increase the intensity of wildfires (Brooks et al., 2004; Mandle et al., 2011; van Wilgen and Richardson, 1985). Ñirre forests that already had crown fires, will not manifest changes in the type of fires, however the fires will be of more intensity. Summarizing, in the invaded area in the Malalcahuello Reserve fires will be transformed from mixed fires to crown fires, which are more devastating, hindering the regeneration of native plants.

The invasion process in the Malalcahuello Reserve is under development; therefore the maximum density of the invasion has not been achieved (Urrutia et al., 2013). It is likely that when the density and size of trees increase, the biomass in the understory will decrease, as a result of less light available, and the soil moisture will increase making fuel bed difficult to ignite, causing a decline in fire frequency. However, considering also increases in the horizontal fuel continuity and fuel load, wildfires will be more extensive and severe (Mandle et al., 2011). Our findings agreed with those reported for South Africa, where the woody invasive species, *H. sericea* and *A. saligna* suppress forest fires. Van Wilgen and Richardson (1985) suggested that under extreme climatic conditions as droughts, it would enhance flammability, increasing the frequency of high intensity fires, which would be rare in normal conditions. This implies that the effects of invasive woody species not only depend on the

characteristics of the species, but also on weather conditions and stochastic environmental events (Mandle et al., 2011; van Wilgen and Richardson, 1985).

Many studies highlight the importance of fire as a factor that enhances the expansion of *Pinus* spp. populations in open areas in their natural range, and in invaded areas (Harvey et al., 2001; Núñez and Raffaele, 2007; Richardson, 1998; Zalba et al. 2008). This capacity of pine expansion reflects the high invasiveness of *P. contorta* and the rapid colonization of new areas in absence or after fire events (e.g. Despain, 2001; Johnstone and Chapin, 2003; Langdon et al., 2010; Ledgard, 2001; Peña et al., 2008).

The intensity of the fire events can influence the regeneration of plants through post-disturbance environmental modifications, especially by mortality of plants and propagules (Halpern and Franklin, 1990). In our study system, more intense wildfires could affect the establishment and repopulation of *N. antarctica* and *A. araucana*, the first one by diminishing their capacity to resprout, and for *A. araucana* decreasing the number of young trees resisting the fires. It has been studied, that *A. araucana* after fires relies first on the resistance and epicormic regrowth of remnant trees and then increases density through seedlings (Burns, 1993; González et al., 2006; Gonzalez et al., 2010a). On the contrary, *N. antarctica* mortality is high after wildfires, and their populations only recover by resprouting (Burns, 1993).

Information regarding the effect of invasive woody species in fire regimes is slowly increasing globally but requires local long-term efforts to fully understand these processes (Mandle et al., 2011). In the Malalcahuello area, the *P. contorta* invasion is under progression already causing changes in plant composition, functional groups diversity (Urrutia et al., 2013), and some, but not all, fuel properties. These changes could extend into the landscape and the effects intensify as the species continues its invasive process. These impacts are important not only due to the loss of diversity, but also to the effect on the colonization processes after fire. This process would limit the establishment of native species, reducing the resilience of the ecosystems, and causing possible changes in successional trajectories, as reported for shrubs in the Patagonia of Argentina (Núñez and Raffaele, 2007).

4.7 References

- Akaike, H., 1974. A new look at the statistical model identification. *IEEE Trans. Automat. Contr.* 19(6), 716-723.
- Anderson, H.E., 1970. Forest fuel ignitibility. *Fire Technol.* 6, 312-319.
- ASTM (American Society for Testing and Materials, US), 2001a. D 5865 Standard test method for gross calorific value of coal and coke, in: *Annual Book of ASTM Standards*. Philadelphia, US, ASTM.
- ASTM (American Society for Testing and Materials, US), 2001b. D 3175 Standard test method for volatile matter in the analysis sample of coal and coke, in: *Annual Book of ASTM Standards*. Philadelphia, US, ASTM.
- Bahamonde, H.A., Petri, P.L., Monelos, L.H., Martínez Pastur, G., 2011. Aspectos ecológicos de la regeneración por semillas en bosques nativos de *Nothofagus antarctica* en Patagonia Sur, Argentina. *Bosque* 32 (1), 20-29.
- Bahamonde, H.A., Petri, P.L., Monelos, L.H., Martínez Pastur, G., 2013. Regeneración por semillas en bosques nativos de *Nothofagus antarctica* bajo uso silvopastoril en Patagonia Sur, Argentina. *Bosque* 34 (1), 89-101.
- Bond W.J., Keeley, J.E., 2005. Fire as a global 'herbivore': the ecology and evolution of flammable ecosystems. *Trends Ecol. Evol.* 20(7), 387-394.
- Bond, W.J., Midgley, J.J., 1995. Kill the neighbour: An individualistic argument for the evolution of flammability. *Oikos* 73(1), 79-85.
- Braun-Blanquet, J., 1964. *Pflanzensoziologie - Grundzüge der Vegetationskunde*. Springer Verlag, Vienna, Austria.
- Brooks, M.L., D'Antonio, C., Richardson, D.M., Grace, J.B., Keeley, J.E., DiTomasso, J.M., Hobbs, R.J., Pellant, M., Pyke, D., 2004. Effects of invasive alien plants on fire regimes. *BioSci.* 54, 677-688.
- Brooks, M.L., Pyke, D.A., 2002. Invasive plants and fire in the deserts of North America, in: Galley, K.E.M., Wilson, T.P. (Eds.), *Proceedings of the Invasive Species Workshop: the Role of Fire in the Control and Spread of Invasive Species*, Fire Conference 2000: the First National Congress on Fire Ecology, Prevention, and Management. Miscellaneous Publication No. 11, Florida, pp. 1-14.
- Brown, J., 1974. *Handbook for inventorying downed woody materials*. U.S. Department of Agriculture, Forest Service, USA.
- Brown, J., 1975. Fire cycles and community dynamics in lodgepole pine forests, in: Baumgartner, D. (Ed.), *Management of lodgepole pine ecosystems: symposium proceedings*. pp. 429-456.

- Burns, R.M., 1993. Fire induced dynamics of *Araucaria araucana*-*Nothofagus antarctica* forest in the Southern Andes. *J. Biogeogr.* 20(6), 669-685.
- Chandler, C., Cheney, P., Thomas, P., Trabaud, L., Williams, D., 1991. Fire in forestry. Volume I: Forest fire behavior and effects. Krieger Publishing Company. Malabar, Florida.
- D'Antonio, C.M., Chambers, J.C., 2006. Using ecological theory to manage or restore ecosystems affected by invasive plant species, in: Falk, D.A., Palmer, M.A., Zedler, J.B. (Eds.), *Foundations of restoration ecology*. Island Press, Washington, pp. 260-279.
- D'Antonio, C.M., Vitousek, P.M., 1992. Biological invasions by exotic grasses, the grass/fire cycle, and global change. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 23, 63-87.
- D'Antonio, C., Tunison, T., Loh, R., 2000. Variation in the impact of exotic grasses on native plant composition in relation to fire across an elevation gradient in Hawaii. *Austral Ecol.* 25, 507-522.
- Despain, D.G., 2001. Dispersal ecology of lodgepole pine (*Pinus contorta* Dougl.) in its native environment as related to Swedish forestry. *For. Ecol. Manage.* 141, 59-68.
- Dibble, A.C., Rees, C.A., 2005. Does the lack of reference ecosystems limit our science? A case study in nonnative invasive plants as forest fuels. *J. For.*, 329-338.
- Feng-Jun, Z., Li-fu, S., Qiu-hua, W., Ming-yu, W., Xiao-rui, T., 2011. Emissions of volatile organic compounds from heated needles and twigs of *Pinus pumila*. *J. Forest. Res.* 22(2), 243-248.
- Fernández Schneider, E., Martiarena, R., Goya, J., Lupi, A., Frangi, J., 2004. Determinación de la biomasa aérea de plantaciones de *Araucaria araucana* (Bert.) O. Ktze en el Norte de la Provincia de Misiones. XI Jornada Técnica Forestal y Ambiental – FCF, UNAM- EEA Montecarlo, INTA. Argentina.
- Furnival, G., 1961. An index for comparing equations used in constructing volume tables. *Forest Sci.* 7(4), 337-341.
- García, A.R., Pauchard, A., Escudero, A., 2013. French broom (*Teline monspessulana*) invasion in south-central Chile depends on factors operating at different spatial scales. *Biol. Invasions*. DOI 10.1007/s10530-013-0507-y.
- González, M., Cortés, M., Izquierdo, F., Gallo, L., Echeverría, C., Bekkesy, S., Montaldo, P., 2006. *Araucaria araucana* (Molina) K. Koch, in: Donoso, C., (Ed.), *Las especies arbóreas de los bosques templados de Chile y Argentina: Autoecología*. Marisa Cuneo Ediciones, Chile, pp. 36-53.
- González, M.E., Szejner, M., Muñoz, A.A., Silva, J., 2010a. Incendios catastróficos en bosques andinos de *Araucaria-Nothofagus*: Efecto de la severidad y respuesta de la vegetación. *Bosque Nativo* 46, 12-17.

- González, M.E., Veblen, T.T., Sibold, J.S., 2010b. Influence of fire severity on stand development of *Araucaria araucana*-*Nothofagus pumilo* stands in the Andean cordillera of south-central Chile. *Austral Ecol.* 35, 597–615.
- Halpern, C.B., Jerry, F.F., 1990. Physiognomic development of *Pseudotsuga* forests in relation to initial structure and disturbance intensity. *J. Veg. Sci.* 1, 475-482.
- Harvey, B.J., Holzman, B.A., Davis, J.D., 2011. Spatial variability in stand structure and density-dependent mortality in newly established post-fire stands of a California closed-cone pine forest. *For. Ecol. Manage.* 262, 2042-2051.
- Heneghan, L., Rauschenberg, C., Fatemi, F., Workman, M., 2004. European buckthorn (*Rhamnus cathartica*) and its effects on some ecosystem properties in an urban woodland. *Ecol. Restoration* 22(4), 275-280.
- Johnstone, J.F., Chapin, F.S., 2003. Non-equilibrium succession dynamics indicate continued northern migration of lodgepole pine. *Glob. Chang. Biol.* 9, 1401-1409.
- Klinka, K., 2002. *Pinus contorta* Douglas ex Loudon, in: CAB International (Ed.), Pines of silvicultural importance. CAB Publishing, Estados Unidos, pp. 67-78.
- Kral, R., 1993. *Pinus*. Flora of North America Editorial Committee (Eds). [WWW Document]. Flora of North America and North of Mexico, Vol. 2. Oxford University Press. <http://www.efloras.org/florataxon.aspx?flora_id=1&taxon_id=233500927>. (accessed 06.25.12).
- Keeley, J.E., 2012. Ecology and evolution of pine life histories. *Ann. For. Sci.* 69, 445-453.
- Keeley, J.E., Pausas, J.G., Rundel, P.W., Bond, W.J., Bradstock, R.A., 2011. Fire as an evolutionary pressure shaping plants traits. *Trends Plant Sci.*, 16(8), 406-411.
- Kimmins, J.P., 1987. Forest Ecology. Macmillan Publishing Company, USA.
- Espinosa, A., (Ed.). 1996. Plan de Manejo Reserva Forestal Malalcahuello. Documento de Trabajo No. 243, CONAF, Chile.
- Fernández, E.T., Martiarena, R., Goya, J., Lupi, A., Frangi, J., 2004. Determinación de la biomasa aérea de plantaciones de *Araucaria angustifolia* (Bert.) O.Ktze. en el Norte de la Provincia de Misiones, in: 11va. Jornadas Técnicas Forestales y Ambientales- FCF, UNaM, Montecarlo.
- Langdon, B., Pauchard, A., Aguayo, M., 2010. *Pinus contorta* invasion in the Chilean Patagonia: local patterns in global context. *Biol. Invasions* 12, 3961–3971.
- Ledgard, N., 2001. The spread of lodgepole pine (*Pinus contorta*, Dougl.) in New Zeland. *For. Ecol. Manage.* 141, 43-57.
- Lotan, J., Brown, J., Neuenschwander, L., 1985. Role of fire in lodgepole pine forests, in: Baumgartner, D. et al. (Eds.), Lodgepole pine the species and its management Symposium Proceedings. Washington State University, Pullman. pp. 133-152.

- Lotan, J.E., Critchfield, W.B., 1990. Lodgepole pine, in: Burns, R.M., Honkala, B.H. (Tech. coords), Silvics of North America. No 1 Conifers, Agriculture handbook 654, vol 2.. US Department of Agriculture & Forest Service, Washington, USA. 877 p.
- Mandle, L., Bufford, J., Schmidt, I., Daehler, C., 2011. Woody exotic plant invasions and fire: reciprocal impacts and consequences for native ecosystems. *Biol. Invasions* 13, 1815-1827.
- Martin, R.E., Gordon, D.A., Gutierrez, M.A. 1994. Assessing the flammability of domestic and wildland vegetation, in: Proceedings 12th Conference on fire and forest meteorology, 26-28 october 1993, Jekyll Island, Galapagos, p.796.
- Montgomery, K.R., Cheo, P.C., 1969. Moisture and salt effects on fire retardance in plants. *Am. J. Bot.* 56(9), 1028-1032.
- Muir, P.S., Lotan, J.E., 1985. Serotiny and life history of *Pinus contorta* var. *latifolia*. *Can. J. Bot.* 63, 938-945.
- Núñez, M.A., Raffaele, E., 2007. Afforestation causes changes in post-fire regeneration in native shrubland communities of northwestern Patagonia, Argentina. *J. Veg. Sci.* 18, 827-834.
- Ormeño, E., Céspedes, B., Sánchez, I.A., Velasco-García, A., Moreno, J.M., Fernandez, C., Baldy, V., 2009. The relationship between terpenes and flammability of leaf litter. *For. Ecol. Manage.* 257, 471–482.
- Peña, E., Langdon, B., Pauchard, A., 2007. Árboles exóticos naturalizados en el bosque nativo chileno. *Bosque Nativo* 40, 3–7.
- Peña, E., Hidalgo, M., Langdon, B., Pauchard, A., 2008. Patterns of spread of *Pinus contorta* Dougl. ex Loud. invasion in a Natural Reserve in southern South America. *For. Ecol. Manage.* 256, 1049–1054.
- Platt, W., Gottschalk, R., 2001. Effects of exotic grasses on potential fine fuel loads in the groundcover of south Florida slash pine savannas. *Int. J. of Wildland Fire* 10, 155-159.
- Pyne, S., Andrews, P., Laven, R., 1996. Introduction to wildland fire. John Wiley & Sons, second ed. New York.
- Reinhardt, E., Scott, J., Gray, K., Keane, R., 2006. Estimating canopy fuel characteristics in five conifer stands in the western United States using tree and stand measurements. *Can. J. For. Res.* 36, 2803-2814.
- Rejmánek, M., Richardson, D.M., 1996. What attributes make some plant species more invasive?. *Ecology* 77(6), 1655-1661
- Riaño, D., Chuvieco, E., Conde, S., González-Matesanz, J., Ustin, S.L., 2004. Generation of crown bulk density for *Pinus sylvestris* L. from lidar. *Remote Sens. Environ.* 92, 345–352.
- Richardson, D.M., 1988. Age structure and regeneration after fire in a self-sown *Pinus halapensis* forest on the Cape Peninsula, South Africa. *S. Afr. Tydskr. Plantk.* 54(2), 140-144.

- Richardson, D.M., 1998. Forestry trees as invasive aliens. *Conserv. Biol.* 12(1), 18-26.
- Richardson, D.M., Rejmánek, M., 2004. Conifers as invasive aliens: a global survey and predictive framework. *Diversity Distrib.* 10, 321-331.
- Richardson, D.M., Williams, P.A., Hobbs, R.J., 1994. Pine invasions in the southern hemisphere: Determinants of spread and invadability. *J. Biogeogr.* 21, 511-527.
- Sarasola, M.M., Rusch V.E., Schlichter T.M., Ghersa C. M. 2006. Invasión de coníferas forestales en áreas de estepa y bosques de ciprés de la cordillera en la Región Andino-Patagónica. *Ecol. Austral* 16, 143-156.
- Scott, J.H., Reinhardt, E.D., 2002. Estimating canopy fuels in conifer forests. *Fire Manage. Today* 62(4), 45-50.
- Segura M., Andrade, H.J., 2008. ¿Cómo construir modelos alométricos de volumen, biomasa o carbono de especies leñosas perennes?. *Agroforestería en las Américas* 46, 89-96.
- Silva, J.S., 2009. Estructura y composición de los bosques de *Araucaria-Nothofagus* en la Reserva Nacional Malalcahuello, posterior a su explotación selectiva. Tesis para optar al título de Ingeniero Forestal. Universidad Austral de Chile, Chile.
- Simberloff, D., Núñez, M.A., Ledgard, N.J., Pauchard, A., Richardson, D.M., Sarasola, M., Van Wilgen, V.W., Zalva, S.M., Zenni, R.D., Bustamante, R., Peña, E., Ziller, S.R., 2010. Spread and impact of introduced conifers in South America: Lessons from other southern hemisphere regions. *Austral Ecol.* 35, 489-504.
- Sprugel, D.G., 1983. Correcting for bias in log-transformed allometric equations. *Ecology* 64(1), 209-210.
- Steers, R.J., Fritzke, S.L., Rogers, J.J., Cartan, J. Hacker, K., 2013. Invasive pine tree effects on northern coastal scrub structure and composition. *Invasive Plant Sci. Manag.* 6(2), 231-242.
- Stone, K.R., 2009. *Robinia pseudoacacia*, in: Fire Effects Information System, [Online]. U.S. Department of Agriculture, Forest Service, Rocky Mountain Research Station, Fire Sciences Laboratory, United States. <<http://www.fs.fed.us/database/feis/plants/tree/robpse/all.html#273>>. (accessed 08.06.13).
- Tejera, L., Hansen, N., Fertig, M., 2005. Efecto de la cobertura arbórea y del pastoreo vacuno sobre el establecimiento de la regeneración de *Nothofagus antarctica* (G. Forst.) Oerst, in: Actas III Congreso Forestal Argentino y Latinoamericano, Corrientes, Argentina, septiembre de 2005. CD-ROM.
- Tolhurst, K.G., Cheney, N.P., 1999. Synopsis of the knowledge used in prescribed burning in Victoria. Department of Natural Resources and Environment. Melbourne, Australia.

- Urrutia, J., Pauchard, A., García, R.A., 2013. Diferencias en la composición vegetal de un bosque de *Araucaria araucana* (Molina) K.Koch y *Nothofagus antarctica* (G. Forst.) Oerst. asociadas a un gradiente de invasión de *Pinus contorta* Douglas ex Loudon. *Gayana Bot.* 70(1), 92-100.
- USGS, NASA, NGA, 2008. Malalcahuello Reserve 38°25'26"S, 71°32'37"W. ArcGis Explorer v.1500, Esri Microsoft Corp.
- Van Wilgen, B.W., Richardson, D.M., 1985. The effects of alien shrubs on vegetation structure and fire behavior in SouthAfrican fynbos shrubland: A simulation study. *J. App. Ecol.* 22(3), 955-966.
- Veblen, T.T., Donoso, C., Kitzberger, T., Rebertrus, A.J., 1996. Ecology of Southern Chilean and Argentinean *Nothofagus* forests, in: Veblen, T.T., Hill, R.S., Read, J., (Eds.). *The ecology and biogeography of Nothofagus forests.* Yale University Press, London, pp. 293-353.
- Zalba, S.M., Cuevas, Y.A., Boó, R.M., 2008. Invasion of *Pinus halapensis* Mill. Following a wildfire in an Argentine grassland nature reserve. *J. Environ. Manage.* 88, 539-546.
- Zouhar, K., 2011. *Rhamnus cathartica*, *R. davurica*, in: Fire Effects Information System, [Online]. U.S. Department of Agriculture, Forest Service, Rocky Mountain Research Station, Fire Sciences Laboratory, United States. <<http://www.fs.fed.us/database/feis/plants/shrub/rhaspp/all.html#96>>. (accessed 08.06.13).



Appendix

Appendix 1. Biomass (kg ha⁻¹) components by studied conditions. Mean values of dry weight in parenthesis standard error. Letter a-c show significant ($\alpha = 0.05$) differences between conditions. Components: Fine crown f.: fine crown fuel (foliage + branches 0-0.6 cm), Coarse crown f.: coarse crown fuel (branches 0.6-7.5 cm), Fine downed f.: fine downed woody fuel (< 0.6 cm), Coarse downed f.: Coarse downed woody fuel (0.6-7.5 cm).

Biomass (kg ha ⁻¹)	Conditions				
	Araucaria	Araucaria-pine	Ñirre	Ñirre-pine	Pine
Fine crown. f.	30 517.7 (10 427.5) a	30 433.8 (7966.8) a	7974.3 (2285.6) b	9644.4 (2236.8) b	12 241 (2532.9) b
Coarse crown. f.	47 218 (15 539.6)	41 269 (12 249.4)	25 583.7 (10 052.6)	25 128.5 (8149.2)	10 534 (1914)
Crown	77 735.7 (25 952) a	71642.6 (20 171.6) ab	25 002.6 (6259) c	31 030.1 (9042.3) bc	21 581.6 (4158.5) c
Tree	314 062.6 (110 355.8)	29 5617 (86 697.8)	59 788 (14 558.1)	65656.3 (19 216.9)	38 658.8 (7339)
Shrubs	1913.9 (805.4)	615.9 (174.3)	2790.8 (1334.5)	1343.6 (389.1)	716.3 (314.8)
<i>C. coleou</i>	9421.6 (4984.5)	3515.8 (1581.8)	6247.9 (2470)	4826.6 (1889.6)	1514.1 (1254.8)
Herbs	1772.9 (175.2)	1634.3 (513.7)	523.9 (278.8)	1574.9 (632.4)	1578 (466.2)
Fine downed. f.	1148.2 (416.5) ab	551.7 (213.7) b	1930.6 (307.1) a	795.5 (170.1) ab	1014 (348.1) ab
Coarse downed. f.	2036.4 (1420)	1260.6 (526.8)	2327.8 (1032.3)	889 (507.7)	507.1 (311.6)
Litter	23 858.2 (2079.9)	19 688.1 (3435.4)	20 862.3 (573)	16 581.8 (2140)	20 913.5 (4329)
Total	354 213.7 (106 880.9) a	323 361.1 (89 916.1) a	94 471.3 (16 610.7) ab	91 667.7 (20 168.7) ab	67 692.8 (10 211.9) b

5. CAPÍTULO II

Estrategias de regeneración post-fuego de la especie invasora *Pinus contorta*

**Douglas ex Loudon: Respuesta de la germinación y supervivencia de
plántulas a altas temperatura**

**(Strategies of post-fire regeneration of the invasive species *Pinus contorta* Douglas ex
Loudon: Response on the germination and survival seedlings to high temperatures)**



5.1 RESUMEN

Los eventos de disturbio como los incendios forestales favorecen la invasión de pinos. Estudios en Sudamérica han reportado aumentos de invasibilidad en *Pinus* spp. después de eventos de incendios. Esto se debe a adaptaciones morfológicas y fisiológicas a incendios que presentan algunas especies de este género específico. *Pinus contorta*, es una especie que se encuentra invadiendo los bosques de *Araucaria araucana* y *Nothofagus antarctica* en la Reserva Nacional Malalcahuello. Para comprender la respuesta de la regeneración post-incendios es necesario conocer la respuesta y tolerancia de la semilla a altas temperaturas. Las semillas de *P. contorta*, *A. araucana* y *N. antarctica* fueron sembradas en bandejas con arena y sometidas a 80, 100 y 120°C por cinco minutos, después fueron llevadas al invernadero para evaluar la germinación y supervivencia de las plántulas. La germinación para *N. antarctica* fue nula incluso en el control. Las altas temperaturas no presentaron efectos negativos en la germinación y supervivencia de *P. contorta*, pero si en *A. araucana* inhibiendo la germinación a temperaturas mayores a 100°C y disminuyendo la supervivencia de plántulas a 80°C. Aun cuando el porcentaje de germinación de *A. araucana* fue mayor que *P. contorta*, estos resultados sugieren que *P. contorta* tiene una ventaja competitiva sobre *A. araucana* y *N. antarctica*, el banco de semillas tendrá mayores posibilidades de sobrevivir a eventos de incendios de alta intensidad en la Reserva Malalcahuello.

Palabras clave: *Araucaria araucana*, *Nothofagus antarctica*, incendio forestal, choque térmico

5.2 ABSTRACT

Disturbance events like wildfires stimulate the invasion of pines. Studies in South America have reported increments of invasivity of *Pinus* spp. after fire events. These increments are due to morphological and physiological adaptations to wildfires that some species of this specific genus. *Pinus contorta* is an invasive species that is affecting *Araucaria araucana* and *Nothofagus antarctica* forests in Malalcahuello National Reserve. In order to comprehend the regeneration response to post-fire it is necessary to know the response and tolerance of the seeds to high temperatures. Seeds of *P. contorta*, *A. araucana* and *N. antarctica* were sown in pots with sand and then were heated at 80, 100 and 120°C for five minutes. Germination and seedling survival test were carried out in a greenhouse. Germination in *N. antarctica* was null.

Heat treatments didn't had a negative effect on the germination and survival of *P. contorta*, but it did on *A. araucana* inhibiting the germination at temperatures higher than 100°C and decreased the seedling survival at 80°C. Even due the germination in *A. araucana* was higher than *P. contorta*, these results suggest that *P. contorta* has a competitive advantage over *A. araucana* and *N. antarctica*, the seed bank would have more possibilities to survive after high intensity wildfire events at Malalcahuello Reserve.

Keywords: *Araucaria araucana*, *Nothofagus antarctica*, wildfire, fire ecology, heat shock

5.3 Introducción

Los incendios tienen efectos sobre el suelo provocando cambios en sus propiedades físicas, químicas, mineralógicas y biológicas. Se han reportado modificaciones como cambios en el pH, disponibilidad de nutrientes, porosidad, estabilidad de los agregados, repelencia al agua y disminución de la materia orgánica (Chandler et al., 1983; Certini, 2005; DeBano et al., 1998). Sin embargo, estos cambios dependen de factores como la cantidad de combustible y su distribución, la humedad de la cama del combustible, la temperatura que alcanza en la superficie y la latencia de la combustión, los cuales definen la intensidad y duración del fuego (Certini, 2005; Chandler et al., 1991). La intensidad del incendio y la distribución del combustible en el suelo van a determinar el éxito de la emergencia, el establecimiento de plántulas, así como los patrones de regeneración de la vegetación (Chandler et al., 1983; Certini, 2005; DeBano et al., 1998; Herrero et al., 2007; Zuloaga-Aguilar et al., 2010).

La regeneración post-fuego es un proceso complejo que va a depender de las estrategias de germinación de las especies, la cantidad de semillas disponibles en el suelo, su viabilidad, las condiciones ambientales óptimas y las características del fuego (intensidad, duración, temporalidad) (Herrero et al., 2007; Zuloaga-Aguilar et al., 2010). Odion y Davis (2000) determinaron que los patrones de regeneración de plántulas dependen de la temperatura alcanzada en el suelo, el tiempo de latencia de la combustión y la distribución de las semillas post-fuego; y que la regeneración no está correlacionada con la distribución del banco de semillas antes del incendio.

Los incendios forestales afectan las dinámicas poblacionales de las plantas y favorecen las invasiones biológicas (Richardson, 1988; Richardson et al., 1994). Este fenómeno se ha reportado en el hemisferio sur en ecosistemas en los cuales, los pinos se encuentran invadiendo, observándose que tras incendios forestales la regeneración de pinos aumenta (e.g. *Pinus ponderosa* P.Lawson & C.Lawson y *Pinus halepensis* Mill.) (Núñez y Raffaele, 2007; Zalba et al., 2008). El éxito de establecimiento del género *Pinus* tras incendios forestales se debe a que varias especies (e.g. *Pinus contorta* Douglas ex Loudon) están adaptadas a incendios que provocan la sustitución de masas forestales; y la recuperación de sus poblaciones depende del banco de semillas (Ledgard, 2001). La formación de banco de semillas permanentes en el suelo en varias especies de *Pinus* es poco frecuente (Daskalakou et al., 1996). Sin embargo, en especies de pinos serótinos como *P. contorta* se ha comprobado que generan bancos de semillas viables en la copa o enterrados en el suelo (Teste et al., 2011; Turner, et al. 2007). Se han reportado casos de banco de semillas almacenado en conos viejos que mantienen una viabilidad y vigor de semillas aún después de 10 años de haber madurado el cono (Teste et al., 2011). El cono brinda protección a las semillas en los incendios soportando temperaturas de hasta 400°C y manteniendo aún viable la semilla (Habrouk et al., 1999), y la protege de la descomposición en el suelo ayudando a formar un banco de propágulos (Teste et al., 2011).

La serotinidad en *P. contorta* es variable con la edad del árbol, los árboles jóvenes tienen un mayor porcentaje de conos abiertos y los conos serótinos aumentan con la edad a partir de los 17 años (Lotan et al., 1985; 1985; Kral, 1993). La producción de conos abiertos y cerrados le provee a la especie una ventaja competitiva en la regeneración. La producción de conos abiertos permite la colonización gradual que ocurre en bosques con árboles dispersos, y los conos serótinos ofrecen un mecanismo de rápido establecimiento post-fuego de plántulas (Turner et al., 2007). Además, la regeneración post-fuego se ve favorecida por la liberación de competencia y la reducción de la capa de hojarasca que habilita el suelo mineral, aumentando el éxito de establecimiento de plántulas (Fontúrbel et al., 2011).

Los productos del fuego como el calor, el humo, las cenizas y madera carbonizada tienen una influencia física y fisiológica en la dormancia de semillas (Hanley et al., 2003; Herrero et al.,

2007; Keeley, 1987; Ooi et al., 2006). La germinación de semillas de muchas especies creciendo en ecosistemas dependientes del fuego, se ve favorecida por una breve exposición a altas temperaturas. Esto ocurre principalmente en especies de semillas pequeñas almacenadas en el banco de semillas (Hanley et al., 2003; Zuloaga-Aguilar et al., 2010). La germinación es estimulada por choques térmicos entre 60 y 120°C aplicados entre 1-10 minutos; temperaturas por arriba de 150°C son letales para la mayoría de las especies (Keeley, 1987; Zuloaga-Aguilar et al., 2010).

Muchos estudios se han realizado sobre el efecto de altas temperaturas en la germinación (Alvarez et al., 2007; Habrouk et al., 1999; Hanley et al., 2003; Herrero et al., 2007; Keeley, 1987; Torres et al., 2006; Turna y Bilgili, 2006; Zuloaga-Aguilar et al., 2010). Varios de estos estudios se han realizado con el género *Pinus*, donde se demuestra que para muchas especies la germinación disminuye con la temperatura y tiempo de exposición al calor, con variaciones en el grado de tolerancia a las altas temperaturas según la especie (Alvarez et al., 2007; Habrouk et al., 1999; Herrero et al., 2007; Torres et al., 2006; Turna y Bilgili, 2006).

La respuesta de la germinación del banco de semillas a diferentes rangos de temperatura del fuego varía entre especies, lo cual es clave para la recuperación de la vegetación. Es importante tener conocimiento sobre los mecanismos de germinación de las especies después de eventos de fuego, ya que esto permitirá comprender la respuesta del banco de semilla, el potencial reclutamiento y regeneración post-incendio; además de ser importante para la conservación de las especies nativas y el manejo de especies introducidas.

El objetivo de este estudio fue evaluar el efecto de las altas temperaturas en la germinación y supervivencia de plántulas de *P. contorta*. Especie que se ha reportado invadiendo bosques nativos en el sur de Chile, como la Reserva Nacional Malalcahuello, donde en un período de 33 años ha afectado más de 78 ha de bosque nativo de las especies endémicas *Araucaria araucana* (Molina) K.Koch y *Nothofagus antarctica* (G. Forster) Oerst. El conocer la tolerancia de las semillas de la especie invasora en comparación a las dos especies nativas, permitirá inferir sobre el potencial de regeneración tras un evento de incendio. Este estudio

busca responder: ¿Cuáles son las diferencias en la respuesta de las semillas a altas temperaturas de una especie invasora en comparación a dos especies nativas?

5.4 Metodología

5.4.1 Especies de Estudio

Pinus contorta

Árbol mediano (35 m de altura y 60 cm de DAP), no presenta auto-poda y la corteza es de espesor medio (6.2 cm, obs. pers.), pionero y de rápido crecimiento, crece en áreas con altas limitantes nutricionales y es intolerante a la sombra (Ledgard, 2001; Lotan y Critchfield, 1990). Su distribución nativa abarca regiones de Estados Unidos y Canadá (Klinka, 2002). Especie con gran amplitud ecológica y tolerancia, habita en el Pacífico y en la región cordillerana, crece desde el nivel del mar hasta los 3660 msnm (Klinka, 2002; Lotan y Critchfield, 1990).

En su rango de distribución natural, es una especie adaptada a regímenes de incendios variables de fuegos superficiales de baja intensidad a fuegos de copa de alta intensidad (Ledgard, 2001; Lotan et al., 1985).

La especie produce semillas viables a temprana edad (5-10 años) (Langdon et al., 2010; Lotan y Critchfield, 1990; Peña et al., 2008;). Cuenta con conos serótinos, pero esta característica es variable con la edad del árbol (Lotan et al, 1985; Kral, 1993). La producción de conos es anual y produce abundantes semillas entre 500,000 a 800,000 semillas por hectárea por año (Kral, 1993; Lotan y Critchfield, 1990). Las semillas tienen una viabilidad entre 65-90% (Despain, 2001; Ledgard, 2001), y se dispersan por viento, alcanzando distancias de dispersión de hasta 30 kilómetros con vientos fuertes (Ledgard, 2001).

Las semillas germinan después del derretimiento de la nieve, la profundidad de la capa de nieve limita su germinación (Pierce y Taylor, 2011). La germinación por debajo de los 15°C es baja, las temperaturas óptimas para germinar son entre 21-27°C (Bates, 1930; Hassis y Thrupp, 1931). Las plántulas son relativamente resistentes a lesiones por heladas (Lotan y Critchfield, 1990).

Araucaria araucana

Especie endémica de los bosques templados de Sudamérica. Se distribuye en la cordillera de los Andes (Chile y Argentina), y en la cordillera de la Costa. Se desarrolla sobre un amplio rango ecológico, desde climas templado-cálido hasta climas con influencia mediterránea, tolerando temperaturas extremas desde -20°C hasta 30°C (González et al., 2006).

Árbol siempreverde, dioico, alcanza hasta 40 m de altura. En su forma adulta la copa es reducida y ramificada, corteza gruesa (20 cm de espesor) y sus hojas son coriáceas (González et al., 2006).

Araucaria inicia la producción de flores y frutos a edades sobre los 15-25 años (González et al., 2006) y presenta una fluctuación anual en la producción de conos y semillas por árbol (promedio: 2 a 45 conos/árbol y 58 a 135 semillas/cono) (Sanguinetti y Kitzberger, 2009). La viabilidad germinativa esta reportada entre 60-80% (González et al., 2006). Las semillas están sometidas a depredación por fauna silvestre como la cachaña (*Enicognathus ferrugineus*) que consume del 2-21% de semillas del árbol (Shepherd et al., 2008), y roedores quienes consumen entre el 30-70% de semillas que caen la piso (Sanguinetti y Kitzberger, 2009). La dispersión de semillas promedio del árbol madre es de 13 m y el establecimiento de plántulas de corta distancia es a 15 m del árbol (Sanguinetti y Kitzberger, 2009). La fructificación y diseminación de semillas ocurre entre febrero-mayo y germinan en la primavera después del deshielo del invierno (González et al., 2006).

Los bosques de *A. araucana* están asociados a eventos de disturbio; adaptados a regímenes de incendios superficiales principalmente, aunque hay casos documentados de resistir incendios de copa, por su capacidad de rebrote epicórmico (Burns, 1993; González et al., 2006; 2010a; 2010b).

En 1990 en Chile la especie obtuvo el estatus de Monumento Natural, además se encuentra en el Apéndice I de la Convención sobre Comercio Internacional de Especies Amenazadas de Fauna y Flora Silvestre (González et al., 2006).

Nothofagus antarctica

Especie endémica de los bosques costeros templado lluvioso o subantárticos de Chile y Argentina, presenta la mayor amplitud ecológica de las especies de *Nothofagus* sudamericanos (Donoso et al., 2006). Adopta diferentes morfotipos dependiendo del ambiente en el que se desarrolla, se sugiere que existen diferencias en las semillas según los morfotipos. El morfotipo arbóreo la semillas tienen mayor capacidad germinativa, en tanto los individuos achaparrados rara vez producen semillas y con escasa capacidad germinativa, y los caméfitos carecen de reproducción sexual (Premoli, 1991).

La especie florece entre octubre y noviembre y la fructificación se produce entre diciembre y abril. La producción de semillas reportada para la Patagonia Argentina es altamente variable, con promedio desde dos hasta 52 millones de semillas ha⁻¹ (Bahamonde et al., 2011). En bosques nativos en Argentina el establecimiento de plántulas correspondía al 0,5% del total de las semillas producidas y la supervivencia de plántulas al final del período de crecimiento fue igualmente baja (Bahamonde et al., 2011). *Nothofagus antarctica* es una especie adaptada a regímenes de incendios forestales, a pesar de quemarse completamente, las raíces logran sobrevivir y rebrotar, regenerándose en los ecosistemas (Armesto et al., 2009; González et al., 2010a).

5.4.2 Ensayo

Se utilizaron semillas de *P. contorta* colectadas en la Reserva Malalcahuello en el año 2011 (87% viabilidad de semillas estratificadas, determinado en ensayo previo en cámara de germinación), y semillas de *A. araucana* adquiridas en el mercado de Chillán y *N. antarctica* provenientes de bosques en Osorno. Las semillas fueron sometidas a estratificación por frío sobre arena húmeda a 4°C por un período de 20 días para el caso de *P. contorta* y *A. araucana* y 45 días para *N. antarctica* (Stevens, 1996; Baskin y Baskin, 2002; González et al., 2006).

Se evaluó el efecto de las altas temperaturas en las tres especies. Se utilizaron 3 diferentes temperaturas 80, 100, 120°C por 5 minutos de exposición. Se seleccionaron estas temperaturas

y exposición para simular los efectos de un incendio forestal (Alvarez et al., 2007; Habrouk et al., 1999; Herrero et al., 2007; Torres et al., 2006; Turna y Bilgili, 2006).

Para cada especie, se usaron cinco réplicas con 10 semillas para cada tratamiento, más cinco réplicas de semillas no expuestas a calor que se usó como tratamiento control. El calentamiento de las semillas se realizó en bandejas de aluminio con arena, para simular el efecto de un incendio en el banco de semillas del suelo.

Previo a calentar las semillas se colocó en el horno bandejas con arena, para asegurar que la arena alcanzara la temperatura deseada, la temperatura se determinó usando termocuplas tipo K. Una vez se alcanzó la temperatura, las semillas de *P. contorta* se sembraron a 1 cm de profundidad y las de *A. araucana* hasta quedar cubiertas por la arena. Luego las bandejas ya con las semillas fueron colocadas nuevamente en el horno a la temperatura deseada por 5 minutos. Después del tratamiento las bandejas se llevaron al invernadero, donde se mantuvieron a temperatura promedio de 27°C. Las semillas se monitorearon cada dos días durante 18 semanas, y se regaron diariamente, tres veces al día por cinco minutos mediante riego automático. Se consideró germinación cuando se observó emergencia del tallo. El experimento se llevó a cabo de finales de octubre de 2012 a febrero 2013.

El tiempo medio de germinación (TMG) se calculó mediante la fórmula (Ranal et al., 2009):

$$TMG = \sum (n_i \times i) / N \quad (1)$$

donde, n_i es el número de semillas que germinaron en la semana i y N es el número de semillas germinadas en el período de estudio.

5.4.3 Análisis de datos

Para cada especie se realizó un ANDEVA de una vía para el porcentaje de germinación, supervivencia y el tiempo medio de germinación mediante el procedimiento de modelos lineal generalizados (GLM) con el Software de Análisis Estadístico SAS. Se utilizó el test de Tukey como test de comparaciones múltiples, para determinar diferencias significativas entre tratamientos ($\alpha = 0.05$). Los datos de porcentaje fueron transformados previamente al análisis

mediante el comando ARSIN en SAS, para lograr homocedasticidad y normalidad de los residuos (Ranal et al., 2009). Además se realizó un ANDEVA de dos vías con el porcentaje de germinación como variable dependiente y los tratamientos y las especies como independientes, para determinar el efecto de los tratamientos y las especies en la germinación, así como, para analizar la interacción entre tratamientos y especies. Las diferencias significativas se evaluaron con Tukey.

5.5 Resultados

La germinación de semillas de *N. antarctica* en el control y en el tratamiento de 80°C fue nula y únicamente se observó un 2% (± 2) de germinación en el tratamiento de 100 y 120°C. Por el bajo éxito germinativo estos datos no fueron incluidos en los análisis posteriores. Las temperaturas sobre 80°C disminuyeron la germinación de semillas ($p_{\text{tratamiento}} < 0.001$), además hubo diferencias en la germinación entre especies ($p_{\text{especie}} < 0.001$) y la interacción tratamientos y especies fue significativa ($p_{\text{tratamiento} \times \text{especie}} < 0.001$) (Tabla 1). La germinación en el control y a 80°C de *A. araucana* fue significativamente mayor en relación a la respuesta de germinación de *P. contorta* en todos los tratamientos. La germinación de *P. contorta* a 100°C fue significativamente mayor a la germinación de *A. araucana* a 100°C, pero a 120°C no hubo diferencias significativas entre ambas especies.

Tabla 1. Diferencias en la germinación de semillas *A. araucana* y *P. contorta* bajo diferentes tratamientos de alta temperatura. Analizados por ANDEVA de dos vías. *** $p < 0.001$.

	DF	MS	F
Tratamiento	3	1.493	39.42 ***
Especie	1	2.068	54.61 ***
Tratamiento x			
Especie	3	3.055	26.89 ***
Error	32	0.038	

Las temperaturas de 100 y 120°C inhibieron la germinación de semillas de *A. araucana*, sin embargo no hubo diferencias significativas en la respuesta de la germinación para *A. araucana* entre el control y 80°C. Al analizar la supervivencia de plántulas, ambos tratamientos fueron significativamente diferentes ($p < 0.001$), observándose una disminución

a 80°C (Figura 1). La germinación de semillas de *P. contorta* no mostró diferencias significativas entre el control y los diferentes tratamientos de altas temperaturas. De las plántulas emergidas no hubo mortalidad, por lo que no se presentan datos de supervivencia para la especie, ya que es la misma que el porcentaje de germinación. Las semillas de *A. araucana* presentaron un porcentaje de germinación más alto que *P. contorta*, pero las semillas de *A. araucana* soportaron temperaturas de hasta 80°C, mientras que *P. contorta* aunque el porcentaje de germinación fue menor, toleraron temperaturas de hasta 120°C.

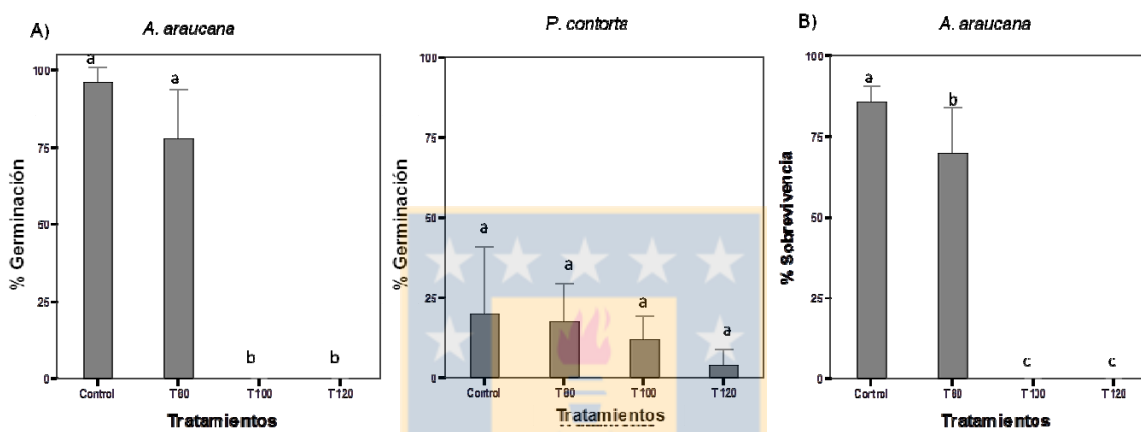


Figura 1. Germinación y supervivencia de plántulas. A) Porcentaje de germinación de semillas de *A. araucana* y *P. contorta* bajo diferentes tratamientos de altas temperaturas, B) Porcentaje de supervivencia de plántulas de *A. araucana* bajo diferentes tratamientos de altas temperaturas. Letras a-b indican diferencias significativas ($\alpha=0.05$) mediante la prueba de comparación múltiple Tukey. Error estándar mostrado en las barras de error.

En los tiempos promedios de germinación para cada especie no hubo diferencias significativas (Tabla 2). Ambas especies iniciaron la germinación en la semana dos, en *A. araucana* la máxima germinación fue entre las semanas 4-7, luego la germinación disminuyó terminando para el tratamiento de 80°C en la semana 11 y en la semana 15 para el control (Figura 2). En *P. contorta* el período de máxima germinación fue en las semanas 2-4, la mayoría de tratamientos terminaron de germinar en la semana 13 a excepción del control que en la semana 17 aún germinó una semilla (Figura 2).

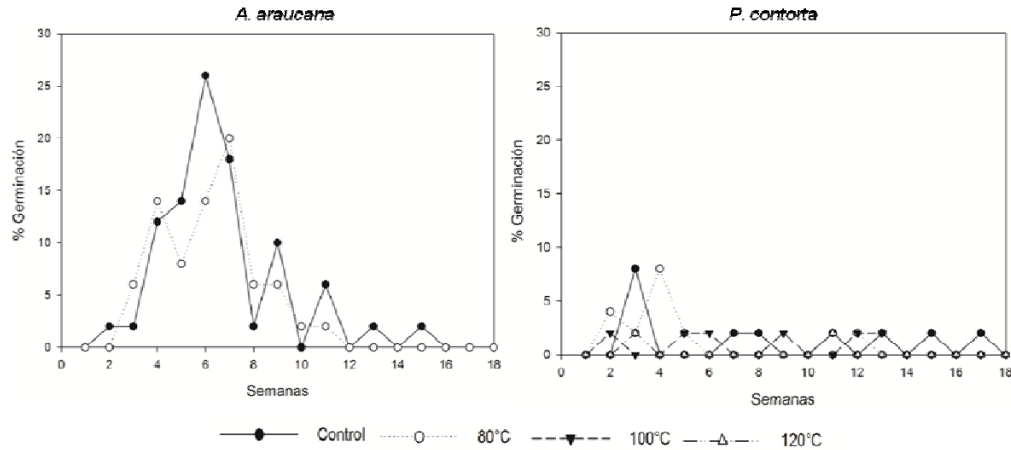


Figura 2. Germinación de semillas por semanas para *A. araucana* y *P. contorta* para los diferentes tratamientos de alta temperatura

Tabla 2. Tiempo medio de germinación (TMG) en semanas (error estándar) para *A. araucana* y *P. contorta* bajo diferentes tratamientos de alta temperatura.

Tratamiento	TMG (semanas)	
	<i>A. araucana</i>	<i>P. contorta</i>
Control	6.6 (0.4) a	7.2 (3.8) a
80°C	6.1 (0.5) a	3.8 (0.8) a
100°C	-	6.1 (2.4) a
120°C	-	2.8 (2.1) a

5.6 Discusión

La germinación de *N. antarctica* fue nula. *Pinus contorta* a pesar de presentar bajos porcentajes de germinación presenta una ventaja competitiva en comparación a *A. araucana*, ya que las semillas soportan temperaturas de hasta 120°C, en comparación a araucaria donde la germinación se ve inhibida a temperaturas mayores a 80°C. Esto aunado a que la producción de semillas de *P. contorta* es mayor a *A. araucana* y que la viabilidad de las semillas de *N. antarctica* es muy baja, después de un incendio la especie invasora serótina, *P. contorta* tendrá la capacidad de recuperar sus poblaciones más rápidamente.

La viabilidad de las semillas de *N. antarctica* es baja, se ha reportado capacidad germinativa de 1,7% con semillas no sometidas a pre-tratamiento y 20,6% después de estratificación fría de 90 días (Donoso et al., 2006). Las semillas utilizadas fueron estratificadas, sin embargo el porcentaje de germinación fue bajo en todos los tratamientos, esto comprueba que la reproducción sexual no es una estrategia muy importante para la mantención de sus poblaciones, en comparación a la reproducción vegetativa por rebrotes. Incluso después de incendios forestales se ha observado que la estrategia de regeneración de *N. antarctica* es mediante rebrotes de raíces que sobreviven los incendios (González et al., 2010a).

La germinación de *P. contorta* no presentó una diferencia entre el control y los tratamientos de alta temperatura, a pesar de observarse una tendencia a disminuir. Estos resultados no coinciden con lo reportado por Knapp y Anderson (1980) y Retamal (2012) para la misma especie, observándose una disminución en la germinación a temperaturas mayores a 75°C. Este efecto negativo de las altas temperaturas en la capacidad de germinación se ha reportado para otras especies: *Pinus sylvestris* L., *Pinus halepensis* Mill. y *Pinus nigra* Arnold (Casal, 1995; Habrouk et al., 1999; Núñez y Calvo, 2000). Esta correlación negativa no se presenta en *Pinus pinaster* Aiton y *Pinus radiata* D. Don, donde Casal (1995) y Herrero et al. (2007) no reportan diferencias significativas en la germinación a temperaturas entre 70°C-110°C (Álvarez et al., 2007; Casal, 1995; Herrero et al., 2007), incluso al compararlo con el control (Casal, 1995), lo que coincide con los resultados de este estudio.

Los bajos porcentajes de germinación observados para *P. contorta* coinciden con los estudios de Casal (1995) para *P. radiata* donde la germinación no supera el 22% de germinación en el control y a temperaturas de 90 a 110°C la germinación es de 14,4 y 13,9%, respectivamente. De igual forma, estudios de Knapp y Anderson (1980) para *P. contorta* reportan que la germinación en el control es de 24,8% y de 13,3 a 11,3% a temperatura entre 90 y 110°C. Estos bajos valores de germinación no se observan en otras especies de *Pinus* spp. Estudios con *P. sylvestris*, *P. halepensis* y *P. nigra*, reportan altos porcentajes de germinación (entre 60 y 90%) en semillas sometidas a temperaturas de 70 a 100°C por cinco minutos (Habrouk et al., 1999; Núñez y Calvo, 2000; Torres et al., 2006; Turna y Bilgili, 2006). Retamal (2012) reporta porcentajes de germinación entre 92 y 98% para *P. contorta* a temperaturas entre 60 y

80°C, resultados que no concuerdan con Knapp y Anderson (1980) y los resultados mostrados para este estudio.

Los porcentajes de germinación de *A. araucana* observados en el ensayo para el control son similares a lo reportado por Boberg et al. (2010). Considerando los resultados reportados por la literatura y los hallazgos de este estudio, se sugiere que existe una tendencia a una menor germinación al aumentar la temperatura, pero estas diferencias no son significativas para temperaturas medias (50-80°C). Sin embargo, altas temperatura entre 100 y 120°C muestran inhibición de la germinación, lo que no concuerda con Boberg et al. (2010) que reporta un porcentaje de germinación de 60 a 100°C.

Las diferencias en los valores de germinación tanto para *P. contorta* como *A. araucana* encontradas con respecto a lo que se reporta en la literatura consultada, puede deberse a dos factores: 1) a exceso de riego que disminuyó la germinación de *P. contorta*; en pruebas de germinación en invernadero se determinó una disminución de la germinación por exceso de humedad en el sustrato, recomendándose un contenido de humedad entre 6 y 12% (Bates, 1930); 2) a diferencias metodológicas. La mayoría de estudios donde se evalúa el efecto de altas temperaturas en la germinación se han realizado calentando directamente la semilla, sin embargo esto no refleja exactamente la realidad en un incendio forestal, ya que el calor se perdería más rápidamente en la semillas de lo que realmente ocurre en el suelo. Se ha determinado que los tiempos de calentamiento del suelo y la forma en que se transfiere el calor son los que causan mayor daño bajo el suelo (Certini, 2005) y en consecuencia al banco de semillas. Odion y Davis (2000) determinaron en un incendio de alta severidad en los matorrales de California que a una profundidad de 2 cm los suelos alcanzaron una temperatura máxima de 150°C y temperaturas >100°C permanecieron por más de una hora. La máxima temperatura disminuyó rápidamente con la profundidad, alcanzando 51 y 39°C a 5 y 10 cm, respectivamente. Esto comprueba que la combinación de la combustión y la transferencia del calor producen gradientes de temperatura en el suelo, temperaturas que disminuyen con la profundidad (DeBano et al, 1998).

Las semillas de *A. araucana* soportan temperaturas medias (50-80°C) sin afectar su capacidad germinativa y tienen mayores porcentajes de germinación que *P. contorta* a estas temperaturas. Sin embargo, las semillas de *P. contorta* aunque con bajos porcentajes de germinación tienen mayor capacidad de soportar altas temperaturas en comparación a *A. araucana*. Por lo que las semillas de *P. contorta* tendrán mayores posibilidades de sobrevivir a incendios intensos, sin embargo esto dependerá de la disponibilidad de semillas en el ecosistema.

Datos de lluvia de semillas para la Reserva Malalcahuello, establecen que *N. antarctica* aporta 34,9 semillas m⁻² al banco (Pauchard, datos no publ.), sin embargo su viabilidad es muy baja. Para *P. contorta* la lluvia de semillas fue de 13,7 semillas m⁻² y para *A. araucana* 0,3 semillas m⁻², ésta última con la menor cantidad de semillas (Pauchard, datos no publ.). Por lo que en incendios de alta intensidad el banco de semillas de *P. contorta* tendrá mayores posibilidades de sobrevivir que el de *A. araucana* y *N. antarctica*, tomando en cuenta la respuesta a las altas temperaturas de las tres especies. Además, hay que tomar en cuenta que las semillas de *A. araucana* están sometidas a fuertes presiones de depredación por roedores y la cachaña y que el rango de dispersión de la semilla es muy bajo (Sanguinetti y Kitzberger, 2009; Shepherd et al., 2008), disminuyendo la disponibilidad de las semillas en el banco y limitando su dispersión después de incendios forestales.

Las tres especies están adaptadas a regímenes de incendios, y se ha determinado que en incendios de alta intensidad, que provocan sustitución de masas forestales (Burns, 1993; González et al., 2010b; Ledgard, 2001), la recuperación de *A. araucana* y *P. contorta* está determinada por la supervivencia de individuos y del banco de semillas en la copa y el suelo (Burns, 1993; Teste et al., 2011; Turner, et al., 2007). Mientras que *N. antarctica* depende de la supervivencia de las raíces y posterior rebrote (González et al., 2010a). La producción de conos abiertos y cerrados le provee a *P. contorta* una ventaja competitiva en la regeneración sobre *A. araucana*, aunque para esta última se ha observado que los conos pueden tener una función de protección de la semilla a altas temperaturas (González et al., 2006) y están ubicados a mayor altura.

Además, *P. contorta* produce semillas viables a temprana edad, presenta una alta producción de semillas, la dispersión por viento le permite abarcar grandes distancias y las plántulas tienen rápido crecimiento, por lo que representa un buen competidor en el establecimiento tras eventos de disturbio y una especie altamente invasiva (Lotan et al., 1985; Rejmanek y Richardson, 1996; Richardson et al., 1994). Esto sugiere que la invasión de *P. contorta* en la Reserva Malalcahuello tras un evento de incendios continuaría y rápidamente podría establecerse.

Estudios como estos en donde se evalúa la capacidad de respuesta a altas temperaturas de las semillas de especies invasoras serótinas son importantes para la formulación de estrategias de manejo y conocer la trayectoria de sucesión de los ecosistemas invadidos después de incendios forestales.



5.7 Referencias bibliográficas

- Álvarez, R., Valbuena, L., Calvo, L., 2007. Effect of high temperatures on seed germination and seedling survival in three pines species (*Pinus pinaster*, *P. sylvestris* and *P. nigra*). *Int. J. Wildland Fire* 16, 63-70.
- Bahamonde, H.A., Petri, P.L., Monelos, L.H., Martínez Pastur, L., 2013. Aspectos ecológicos de la regeneración por semilla en bosques nativos de *Nothofagus antarctica* en Patagonia Sur, Argentina. *Bosque* 32(1), 20-29.
- Baskin, C.C., Baskin, J.M., 2002. Propagation protocol for production of container *Pinus contorta* Douglas ex Loudon plants. [Documento PDF]. Native Plant Network, University of Idaho, College of Natural Resources, Forest Research Nursery, Moscow. <<http://www.nativeplantnetwork.org>>. (Consultado 29.06.12).
- Bates, C.G., 1930. The production, extraction, and germination of lodgepole pine seed. *USDA Tech. Bull.* 191: 92.
- Boberg, P., Raffaele, E., Chaia, E., Eneström, J., Pettersson, L., D'Hertefeldt, T., 2010. The effect of high temperatures on seed germination of one native and two introduced conifers Patagonia. *Nordic J. Bot.* 28, 231-239.
- Burns, R.M., 1993. Fire induced dynamics of *Araucaria araucana*-*Nothofagus antarctica* forest in the Southern Andes. *J. Biogeogr.* 20(6), 669-685.
- Casal, R. 1995. Germination behavior of three species of the genus *Pinus* in relation to high temperatures suffered during forest fires. *Ann. Sci. For.* 52, 385-392.
- Certini, G. 2005. Effects of fire on properties of forest soils: a review. *Oecologia* 143, 1-10.
- Chandler, C., Cheney, P., Thomas, P., Trabaud, L., Williams, D., 1991. *Fire in forestry. Volume I: Forest fire behavior and effects.* Krieger Publishing Company. Malabar, Florida.
- Daskalidou, E.N., Thanos, C.A., 1996. Aleppo pine (*Pinus halepensis*) postfire regeneration: The role of canopy and soil seed banks. *Int. J. Wildland Fire* 6(2), 59-66.
- DeBano, L. F., Neary, D. G., Folliott, P. F., 1998. *Fire's Effects on Ecosystems.* J. Wiley, N.Y, 333 p.
- Despain, D.G., 2001. Dispersal ecology of lodgepole pine (*Pinus contorta* Dougl.) in its native environment as related to Swedish forestry. *For. Ecol. Manage.* 141, 59-68.
- Donoso, C.Z., Steinke, L., Premoli, A., 2006. *Nothofagus antharctica* (G. Forster) Oerst., in: Donoso, C., (Ed.), *Las especies arbóreas de los bosques templados de Chile y Argentina: Autoecología.* Marisa Cuneo Ediciones, Chile, pp.
- Fontúrbel, M.T., Vega, J.A., Pérez-Gorostiaga, P., Fernández, C., Alonso, M., Cuiñas, P., Jiménez, E., 2011. Effects of soil burn severity on germination and initial establishment of maritime pine

- seedlings, under greenhouse conditions in two contrasting experimentally burned soils. *Int. J. Wildland Fire* 20, 209-222.
- González, M., Cortés, M., Izquierdo, F., Gallo, L., Echeverría, C., Bekkesy, S., Montaldo, P., 2006. *Araucaria araucana* (Molina) K. Koch, in: Donoso, C., (Ed.), *Las especies arbóreas de los bosques templados de Chile y Argentina: Autoecología*. Marisa Cuneo Ediciones, Chile, pp. 36-53.
- González, M.E., Szejner, M., Muñóz, A.A., Silva, J., 2010a. Incendios catastróficos en bosques andinos de *Araucaria-Nothofagus*: Efecto de la severidad y respuesta de la vegetación. *Bosque Nativo* 46, 12-17.
- González, M.E., Veblen, T.T., Sibold, J.S., 2010b. Influence of fire severity on stand development of *Araucaria araucana-Nothofagus pumilo* stands in the Andean cordillera of south-central Chile. *Austral Ecol.* 35, 597–615.
- Habrouk, A., Retana, J., Espelta, J.M., 1999. Role of heat tolerance and cone protection of seeds in the response of three pine species to wildfires. *Plant Ecol.* 145, 91-99.
- Hanley, M.E., Unna, J.E., Darvill, E., 2003. Seed size and germination response: a relationship for fire-following plant species exposed to thermal shock. *Oecologia* 134, 18-22.
- Haasis, F.W., Thrupp, A.C., 1931. Temperature relations of lodgepole pine seed germination. *Ecol.* 12, 728-744.
- Herrero, C., San Martín, R., Bravo, F., 2007. Effect of heat and ash treatments on germination of *Pinus pinaster* and *Cistus laurifolius*. *J. Arid Environ.* 70, 540-548.
- Keeley, J.E., 1987. Role of fire in seed germination of woody taxa in California chaparral. *Ecol.* 68(2), 434-443.
- Klinka, K., 2002. *Pinus contorta* Douglas ex Loudon., in: CAB International. *Pines of Silvicultural Importance*. CABI Publishing, U.S.A., p. 67-78.
- Knapp, A.K., Anderson, J.E., 1980. Effect of heat on germination of seeds from serotinous lodgepole pine cones. *Am. Midl. Nat.* 104(2), 370-372.
- Kral, R., 1993. *Pinus*. Flora of North America Editorial Committee, (Eds.) *Flora of North America and North of Mexico*, Vol. 2. Oxford University Press. <www.efloras.org/florataxon.aspx?flora_id=1&taxon_id=233500927>. (accessed 25.06.13).
- Langdon, B., Pauchard, A., Aguayo, M., 2010. *Pinus contorta* invasion in the Chilean Patagonia: local patterns in global context. *Biol. Invasions* 12, 3961–3971.
- Ledgard, N., 2001. The spread of lodgepole pine (*Pinus contorta*, Dougl.) in New Zealand. *For. Ecol. Manage.* 141, 43-57.

- Lotan, J., Brown, J., Neuenschwander, L., 1985. Role of fire in lodgepole pine forests, in: Baumgartner, D. et al., (Eds). Lodgepole pine the species and its management Symposium Proceedings. Washington State University, Pullman. p. 133-152.
- Lotan, J.E., Critchfield, W.B., 1990. Lodgepole pine, in: Burns, R.M., Honkala, B.H., (tech. coords) Silvics of North America. No 1 Conifers. Agriculture handbook 654, vol 2. US Department of Agriculture & Forest Service, Washington, 877 p.
- Núñez, M.R., Calvo, L., 2000. Effect of high temperatures on seed germination of *Pinus sylvestris* and *Pinus halapensis*. For. Ecol. Manage. 131: 183-190.
- Núñez, M.A., Raffaele, E., 2007. Afforestation causes changes in post-fire regeneration in native shrubland communities of northwestern Patagonia, Argentina. J. Veg. Sci. 18, 827-834.
- Odion, D.C, Davis, F.W., 2000. Fire, soil heating, and the formation of vegetation patterns in Chaparral. Ecol. Monogr. 70(1), 149-169.
- Ooi, M.K.J., Auld, T.D., Whelan, R.J., 2006. Dormancy and the fire-centric focus: germination of three *Leucopogon* species (Ericaceae) from South-eastern Australia. Ann. Bot. 98, 421-430.
- Peña, E., Hidalgo, M., Langdon, B., Pauchard, A., 2008. Patterns of spread of *Pinus contorta* Dougl. ex Loud. invasion in a Natural Reserve in southern South America. For. Ecol. Manage. 256, 1049–1054.
- Pierce, A.D., Taylor, A.H., 2011. Fire severity and seed source influence lodgepole pine (*Pinus contorta* var. *murrayana*) regeneration in the southern cascades, Lassen volcanic National Park, California. Landsc. Ecol. 26, 225-237.
- Premoli, A., 1991. Morfología y capacidad germinativa en poblaciones de *Nothofagus antarctica* (G. Foster) Oerst. Del noreste andino-patagónico. Bosque 12, 53-59.
- Ranal, M.A., García de Santana, D., Ferreira, W.R., Mendes-Rodriguez, C., 2009. Calculating germination measurements and organizing spreadsheets. Rev. Brasil Bot. 32(4), 849-855.
- Rejmanek, M., Richardson, D.M., 1996. What attributes make some plant species more invasive? Ecol. 77(6), 1655-1661
- Retamal, C.J., 2012. Efecto del fuego y caracterización de la semilla de *Pinus contorta*. Seminario para optar al título de Biólogo. Facultad de Ciencias Naturales y Oceanográficas, Universidad de Concepción, Concepción. 35 p.
- Richardson, D.M., 1988. Age structure and regeneration after fire in a self-sown *Pinus halapensis* forest on the Cape Peninsula, South Africa. S. Afr. Tydskr. Plantk. 54(2), 140-144.
- Richardson, D.M., Williams, P.A., Hobbs, R.J., 1994. Pine invasions in the southern hemisphere: Determinants of spread and invadability. J. Biogeogr. 21, 511-527.

- Sanguinetti, J. y Kitzberger, T. 2009. Efectos de la producción de semillas y la heterogeneidad vegetal sobre la supervivencia de semillas y el patrón espacio-temporal de establecimiento de plántulas en *Araucaria araucana*. Rev. Chilena Hist. Nat. 82, 319-335.
- Sheperd, J.D., Ditgen, R.S., Sanguinetti, J., 2008. *Araucaria araucana* and the Austral parakeet: predispersal seed predation on a masting species. Rev. Chilena Hist. Nat. 81, 395-401.
- Stevens, F.K., 1996. Germinación de semillas de lenga, coihue de magallanes y ñirre a diferentes temperaturas y regímenes de aplicación. Tesis Ingeniero Forestal. Universidad de Concepción, Concepción, 79 p.
- Teste, F.P., Lieffers, V.J., Landhäusser, S.M., 2011. Viability of forest floor and canopy seed banks of *Pinus contorta* var. *latifolia* (Pinaceae) forests after a mountain pine beetle outbreak. Am. J. Bot. 98(4), 630–637.
- Torres, O., Calvo, L., Valbuena, L., 2006. Influence of high temperatures on seed germination of a special *Pinus pinaster* stand adapted to frequent fires. Plant Ecol. 186, 129-136.
- Turner, M.G., Turner, D.M., Romme, W.H., Tinker, D.B., 2007. Cone production in young post-fire *Pinus contorta* stands in Greater Yellowstone (USA). For. Ecol. Manage. 242, 119-126.
- Turna, I., Bilgili, E., 2006. Effect of heat on seed germination of *Pinus sylvestris* and *Pinus nigra* ssp. *pallasiana*. Int. J. Wildland Fires 15, 283-286.
- Zalba, S.M., Cuevas, Y.A., Boó, R.M., 2008. Invasion of *Pinus halepensis* Mill. Following a wildfire in an Argentine grassland nature reserve. J. Environ. Manage. 88, 539-546.
- Zuloaga-Aguilar, S., Briones, O., Orozco-Segovia, A., 2010. Effect of heat shock on germination of 23 plant species in pine-oak and mountain cloud forests in western Mexico. Int. J. Wildland Fire 19, 759–773.

6. DISCUSIÓN GENERAL

Existen varias características químicas y morfológicas de las plantas relacionadas a la evolución de rasgos asociados al fuego (Bond y Keeley, 2005; Bond y Midgley, 1995; Keeley et al., 2011). Estos rasgos de adaptación pueden tener importantes implicaciones en la dinámica de la vegetación a largo plazo y pueden determinar el éxito de los diferentes síndromes post-fuego bajo diferentes regímenes de fuego (Pausas et al., 2004).

Las estrategias de respuesta y adaptaciones son numerosas para las especies que habitan en ecosistemas dependientes del fuego; sin embargo esta respuesta va a estar influenciada por el régimen de fuego al que están sometidas (Pausas et al., 2004; Keeley et al., 2011). Con base a esto se identifican dos grupos, el primero corresponde a las plantas sujetas a régimen de fuegos superficiales, como *A. araucana* y varias especies de *Nothofagus*. La primera presenta corteza gruesa, copa reducida en su forma adulta, auto-poda, conos resistentes al fuego, protección de meristemas terminales de las ramas y capacidad de rebrotes vía raíces y tocón, aunque esta estrategia ha sido documentada se desconoce la importancia en la persistencia y expansión de la población (Burns, 1993; González et al., 2006; González et al., 2010). Por otra parte, *N. antarctica* presenta alta capacidad de rebrotar. El segundo grupo corresponde a las plantas sujetas a régimen de fuego de copa, a este grupo pertenecen algunas especies de *Pinus* (Keeley y Zedler, 1998; Keeley et al., 2011; Pausas et al., 2004; Schwilk y Ackerly, 2001). En Estados Unidos los bosques de *P. contorta*, presentan retención de ramas muertas bajas, corteza delgada, conos serótinicos y la liberación sincrónica de semillas post-incendio, para reemplazar los árboles por la alta mortalidad (Keeley et al., 2011)

Las adaptaciones y los niveles de respuesta ante incendios forestales que presentan *A. araucana* y *N. antarctica*, se debe a que los bosques andinos de *Araucaria-Nothofagus*, están fuertemente relacionados a eventos de disturbio, los cuales han determinado la estructura actual de la comunidad vegetal, uno de estos factores es el fuego el cual forma parte de la dinámica de regeneración de estos bosques (Burns, 1993; González et al., 2010, Pauchard et al., 2001). Por lo tanto, las especies arbóreas nativas en la Reserva Malalcahuello están

adaptadas al fuego, sin embargo estas adaptaciones se han desarrollado evolutivamente a un determinado régimen de fuego (Keeley et al., 2011).

Los resultados de este estudio muestran que la invasión de *P. contorta* ha provocado algunos cambios en las propiedades del combustible, lo cual afectará el comportamiento de los potenciales incendios forestales en la Reserva Malalcahuello, aumentando su intensidad y severidad. Las plantas invasoras que provocan cambios en el régimen de incendios son consideradas importantes, ya que los impactos resultan en cambios de las comunidades y alteraciones de los ecosistemas, muchas veces amenazando a las especies nativas (D'Antonio y Chambers, 2006; D'Antonio y Vitousek, 1992; Keeley et al., 2011). Proceso que se ha observado en matorrales con clima mediterráneo donde las plantas son resilientes a fuegos de copas periódicos de alta intensidad a intervalos de varias décadas. Sin embargo, cuando los fuegos se ven incrementados muchas especies llegan a desaparecer (Bradstock, 2008; Keeley et al., 2009).

Los procesos de regeneración post-incendios también están determinados por el banco de semillas y la capacidad de soportar la intensidad de los incendios. Los resultados sugieren que la viabilidad de las semillas de *N. antarctica* es baja, por lo que la recuperación de sus poblaciones después de incendios forestales depende de su capacidad de rebrotar, estableciéndose en las áreas donde antes existía, pero su capacidad de colonizar nuevas áreas es muy baja. Esto se ha observado en incendios, donde tres años después la mortalidad de *N. antarctica* fue casi del 100%, entre el 26-78% de *N. antarctica* presentaban múltiples rebrotes basales y no se observaron plántulas (Burns, 1993). Por otro lado, *A. araucana* a pesar que la viabilidad de las semillas es mayor y es capaz de germinar incluso hasta a temperaturas de 80°C, la capacidad de dispersión de las semillas es muy baja, aunado a una baja producción de semillas y supervivencia de las mismas por la presión de depredación; ocasionando que la colonización de plántulas sea más lenta (Sanguinetti y Kitzberger, 2009). Después de incendios forestales, *A. araucana*, puede establecerse por semillas de árboles remanentes, así como por rebrotes de individuos quemados (árboles > 30 cm DBH) (Burns, 1993; González et al., 2006; González et al., 2010). En este sentido, *P. contorta* tendrá mayores probabilidades de resistir incendios de alta intensidad, como los que se predice que ocurran por la invasión,

por la capacidad de la semilla de soportar altas temperaturas, presentar una mayor producción de semillas y un rápido crecimiento de plántulas. En Lassen Volcanic National Park, California, después de un incendio, se observó que la densidad total de árboles remanentes y regeneración de *P. contorta* fue mayor en los sitios de severidad leve; mientras que mayor regeneración se observó en la severidad moderada (4,416 individuos ha⁻¹), disminuyendo la abundancia en los sitios de alta severidad (1,532 individuos ha⁻¹) (Pierce y Taylor, 2011).

Hay que recordar que el impacto de los incendios forestales no depende solamente del combustible y las especies que lo componen, sino también de otras variables ambientales. El comportamiento del fuego está influenciado por la pendiente y topografía, la distribución del combustible y las condiciones climáticas prevalecientes, como la velocidad y dirección del viento, la temperatura, la humedad relativa y precipitación (Kimmins, 1987; Pyne et al., 1996). Por lo que el estudio del fuego y sus impactos se hace aún más complejo, ya que los efectos en el ecosistema serán variables con cada incendio dependiendo del momento en el cual ocurra y las condiciones ambientales durante su desarrollo.

La información sobre el efecto de especies invasoras leñosas en el régimen de fuego a nivel mundial es incipiente (Mandle et al., 2011). Se requieren estudios a largo plazo para poder entender la interacción invasión-fuego, así como las variaciones poblacionales de la planta invasora y los impactos en las comunidades de flora y fauna. Además se requieren más estudios cuantitativos y experimentales que investiguen todos los aspectos del fuego (características de combustibles, régimen de fuego, respuestas post-fuego) y su efecto en las comunidades de plantas nativas e invasoras. Según Gucker et al. (2012), la información entre especies invasoras y el fuego es deficiente en cantidad y calidad en Estados Unidos. La mayoría de la información es de tipo observacional, son pocos los estudios cuantitativos que comparan sitios invadidos y no invadidos, y para muchas especies invasoras la información es incompleta con respecto a todos los aspectos del fuego. Tomando en cuenta que Estados Unidos es uno de los países pioneros en esta temática, esto representa un desafío para los científicos a nivel mundial ya que la comprensión de estos procesos será esencial para el control de la invasión y para conservar a largo plazo la biodiversidad y los procesos ecosistémicos en las áreas invadidas.

Este estudio demuestra que para comprender el efecto de las especies invasoras en el régimen de fuego se requiere de investigación a largo plazo, y que a pesar de que la invasión es joven, ya hay indicios que comprueban el inicio de un cambio en la composición florística y en la diversidad de grupos funcionales (Urrutia et al., 2013); y en las propiedades del combustible causado por la invasión de *P. contorta*. Estos cambios podrían extenderse en el paisaje y los efectos exacerbarse a medida que la especie continúe el proceso invasivo.

Brooks et al. (2004), propone que las especies invasoras que no han modificado el régimen de fuego, pero que introducen en los ecosistemas características del combustible cualitativamente novedosas y además producen cambios en la composición vegetal y otras propiedades del ecosistema, deben considerarse grandes amenazas y priorizarse para el control. Sin embargo, en el estado de la invasión en la Reserva Malalcahuello, los costos y esfuerzo de control serán altos; tomando en cuenta que será necesaria la restauración del ecosistema.

Urrutia et al. (2013), propone para la Reserva Malalcahuello un manejo en función del gradiente de invasión, lo cual requeriría diferentes estrategias de manejo dependiendo de la densidad del pino, iniciándose con la eliminación de pino en las áreas menos invadidas y reducción de la invasión en las áreas de mayor densidad. Además, se podría implementar en las áreas de erradicación, la revegetación con especies nativas resistentes al fuego que compitan con la especie invasora e impida el restablecimiento de la misma en el área de erradicación. Así como, será necesario implementar en la Reserva acciones de manejo enfocada a la prevención del fuego, para evitar la probabilidad de incendios forestales que favorezcan la expansión de la invasión.

7. CONCLUSIONES GENERALES

- La hipótesis “La invasión de *Pinus contorta* aumenta la carga de combustible, la inflamabilidad y la continuidad vertical y horizontal del combustible en el bosque nativo de la Reserva Nacional Malalcahuello” se acepta parcialmente, ya que la invasión aumentó la continuidad vertical y la inflamabilidad, pero no provocó cambios en la carga de combustible y la continuidad horizontal.
- Los aumentos en la continuidad vertical del combustible e inflamabilidad por la invasión de *P. contorta*, cambiarán el tipo e intensidad de incendios en la Reserva Malalcahuello de un régimen mixto a un régimen de incendios de copa, de alta intensidad.
- La hipótesis “Las altas temperaturas disminuyen en menor grado el porcentaje de germinación de *Araucaria araucana* en comparación a las semillas de *Nothofagus antarctica* y *Pinus contorta*”, se rechaza. Las temperaturas entre 80-120°C no disminuyeron el porcentaje de germinación de *P. contorta*, pero temperaturas mayores a 80°C inhibieron la germinación de *A. araucana*.
- Las semillas de *P. contorta* soportan temperaturas de hasta 120°C, por lo que incendios de alta intensidad como los que se predice ocurran por la invasión, favorecerán la regeneración de *P. contorta* sobre las especies nativas *A. araucana*, *N. antarctica*.

8. REFERENCIAS GENERALES

- Bond W.J., Keeley, J.E., 2005. Fire as a global 'herbivore': the ecology and evolution of flammable ecosystems. *Trends Ecol. Evol.* 20(7), 387-394.
- Bond, W.J., Midgley, J.J., 1995. Kill the neighbour: An individualistic argument for the evolution of flammability. *Oikos* 73(1), 79-85.
- Brooks, M.L., D'Antonio, C., Richardson, D.M., Grace, J.B., Keeley, J.E., DiTomasso, J.M., Hobbs, R.J., Pellant, M., Pyke, D., 2004. Effects of invasive alien plants on fire regimes. *BioSci.* 54, 677-688.
- Brooks, M.L., Pyke, D.A., 2002. Invasive plants and fire in the deserts of North America. En Galley, K.E.M., Wilson, T.P. (Eds.), *Proceedings of the Invasive Species Workshop: the Role of Fire in the Control and Spread of Invasive Species. Fire Conference 2000: the First National Congress on Fire Ecology, Prevention, and Management.* Tallahassee, Florida. Miscellaneous Publication No. 11. p. 1-14.
- Bradstock, R.A., 2008. Effects of large fires on biodiversity in southeastern Australia: disaster or template for diversity? *Int. J. Wildland Fire* 17, 809-822.
- Burns, R.M., 1993. Fire induced dynamics of *Araucaria araucana*-*Nothofagus antarctica* forest in the Southern Andes. *J. Biogeogr.* 20(6), 669-685.
- Chornesky, E., Randall, J., 2003. The threat of invasive alien species to biological diversity: setting a future course. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 90, 67-76.
- D'Antonio, C.M., Chambers, J.C., 2006. Using ecological theory to manage or restore ecosystems affected by invasive plant species, in: Falk, D.A., Palmer, M.A., Zedler, J.B. (Eds.), *Foundations of restoration ecology.* Island Press, Washington, pp. 260-279.
- D'Antonio, C.M., Vitousek, P.M., 1992. Biological invasions by exotic grasses, the grass/fire cycle, and global change. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 23, 63-87.
- González, M., Cortés, M., Izquierdo, F., Gallo, L., Echeverría, C., Bekkesy, S., Montaldo, P., 2006. *Araucaria araucana* (Molina) K. Koch, in: Donoso, C., (Ed.), *Las especies arbóreas de los bosques templados de Chile y Argentina: Autoecología.* Marisa Cuneo Ediciones, Chile, pp. 36-53.
- González, M.E., Szejner, M., Muñóz, A.A., Silva, J., 2010a. Incendios catastróficos en bosques andinos de *Araucaria-Nothofagus*: Efecto de la severidad y respuesta de la vegetación. *Bosque Nativo* 46, 12-17.
- Gucker, C.L., Zouhar, K., Kapler, J.S., Stone, K.R., 2012. Characteristics of information available on fire and invasive plants in the eastern United States. *Fire Ecol.* 8(2), 57-81.

- Jose, S., Sigh, H.P., Batish, D.R., Kohli, R.K., Bardhan, S., 2013. Invasive plant ecology: The horse behind the cart?, in: Jose, S., Pal, H.S., Batish, D.R., Kumar, R.K. (Eds.), Invasive plant ecology. CRC Press, Florida, pp. 1-6.
- Keeley, J.E., Aplet, G.H., Christensen, N.L., Conard, S.G., Johnson, E.A., Omi, P.N., Peterson, D.L., Swetnam, T.W., 2009. Ecological Foundations for Fire Management in North American Forest and Shrubland Ecosystems, USDA Forest Service, Pacific Northwest Research Station.
- Keeley, J.E., Pausas, J.G., Rundel, P.W., Bond, W.J., Bradstock, R.A., 2011. Fire as an evolutionary pressure shaping plants traits. *Trends Plant Sci.*, 16(8), 406-411.
- Keeley, J.E., Zedler, P.H., 1998. Evolution of life histories in *Pinus*, in: Richardson, D.M., (Ed.), Ecology and Biogeography of *Pinus*. Cambridge University Press, U.K., pp. 219– 250.
- Kimmins, J.P., 1987. Forest Ecology. Macmillan Publishing Company, USA.
- Le Maitre, D., van Wilgen, B., Gelderblom, C., Bailey, C., Chapman, R., Nel, J. 2002. Invasive alien trees and water resources in South Africa: Case studies of the costs and benefits of management. *For. Ecol. Manage.* 160, 143-159.
- Mandle, L., Bufford, J., Schmidt, I., Daehler, C., 2011. Woody exotic plant invasions and fire: reciprocal impacts and consequences for native ecosystems. *Biol. Invasions* 13, 1815-1827.
- Pauchard, A., Ugarte, E., Millán, J., 2001. Biodiversidad y vegetación en la línea de base para la evaluación del impacto ambiental de proyectos de inversión en áreas silvestres protegidas de Chile, in: Alveal, K., (Ed.). Sustentabilidad de la biodiversidad: Un problema actual, bases científico técnicas, teorizaciones y proyecciones. Editorial Universidad de Concepción, Concepción, pp. 757-773.
- Pausas, J.G., Bradstock, R.A., Keith, D.A., Keeley, J.E., G.C.T.E. (Global Change of Terrestrial Ecosystems) Fire Network, 2004. Plant functional traits in relation to fire in crown-fire ecosystems. *Ecol.* 85(4), 1085–1100.
- Pierce, A.D., Taylor, A.H., 2011. Fire severity and seed source influence lodgepole pine (*Pinus contorta* var. *murrayana*) regeneration in the southern cascades, Lassen volcanic National Park, California. *Landsc. Ecol.* 26, 225-237.
- Pyne, S., Andrews, P., Laven, R., 1996. Introduction to wildland fire. John Willey & Sons, second ed. New York.
- Pywell, R.F., Bullock, J.M., Roy, D.B., Warman, L., Walker, K.J., Rothery, P., 2003. Plant traits as predictors of performance in ecological restoration. *J. Appl. Ecol.* 40, 65–77.
- Randall, J., 1996. Weed control for the preservation of biological biodiversity. *Weed Tech.* 10, 370-383.

- Rejmánek, M., Richardson, D.M., 1996. What attributes make some plant species more invasive?.
Ecology 77(6), 1655-1661.
- Richardson, D.M., 1998. Forestry trees as invasive aliens. *Conserv. Biol.* 12(1), 18-26.
- Richardson, D.M., Williams, P.A., Hobbs, R.J., 1994. Pine invasions in the southern hemisphere:
Determinants of spread and invadability. *J. Biogeogr.* 21, 511-527.
- Sanguinetti, J. y Kitzberger, T. 2009. Efectos de la producción de semillas y la heterogeneidad vegetal
sobre la supervivencia de semillas y el patrón espacio-temporal de establecimiento de plántulas
en *Araucaria araucana*. *Rev. Chilena Hist. Nat.* 82, 319-335.
- Schwilk, D.W., Ackerly, D.D., 2001. Flammability and serotiny as strategies: correlated evolution in
pines. *Oikos* 94, 326–336.
- Simberloff, D., Núñez, M.A., Ledgard, N.J., Pauchard, A., Richardson, D.M., Sarasola, M., Van
Wilgen, V.W., Zalva, S.M., Zenni, R.D., Bustamante, R., Peña, E., Ziller, S.R., 2010. Spread
and impact of introduced conifers in South America: Lessons from other southern hemisphere
regions. *Austral Ecol.* 35, 489-504.
- Urrutia, J., Pauchard, A., García, R.A., 2013. Diferencias en la composición vegetal de un bosque de
Araucaria araucana (Molina) K.Koch y *Nothofagus antarctica* (G. Forst.) Oerst. asociadas a
un gradiente de invasión de *Pinus contorta* Douglas ex Loudon. *Gayana Bot.* 70(1), 92-100.
- Westbrooks, R., 1998. Invasive plants, changing the landscape of America: Fact book. Federal
Interagency Committee for the Management of Noxious and Exotic Weeds, Washington.