

UNIVERSIDAD DE CONCEPCION
FACULTAD DE CIENCIAS FORESTALES
INGENIERIA EN CONSERVACION DE RECURSOS NATURALES



**EFFECTO DE INVASION DE *PINUS CONTORTA DOUGLAS EX*
LOUDON EN UNA COMUNIDAD DE ARBUSTOS EN LA
RESERVA NACIONAL MALALCAHUELLO**

Por

ANDREA SOLEDAD MUÑOZ TORRES

HABILITACION PROFESIONAL
PARA OPTAR AL TITULO DE
INGENIERA EN CONSERVACION
DE RECURSOS NATURALES

CONCEPCION - CHILE

2018

UNIVERSIDAD DE CONCEPCION
FACULTAD DE CIENCIAS FORESTALES
INGENIERIA EN CONSERVACION DE RECURSOS NATURALES

**EFFECTO DE INVASION DE *PINUS CONTORTA DOUGLAS EX*
LOUDON EN UNA COMUNIDAD DE ARBUSTOS EN LA
RESERVA NACIONAL MALALCAHUELLO**

Por

ANDREA SOLEDAD MUÑOZ TORRES

HABILITACION PROFESIONAL
PARA OPTAR AL TITULO DE
INGENIERA EN CONSERVACION
DE RECURSOS NATURALES

CONCEPCION - CHILE

2018

**EFFECTO DE INVASION DE *PINUS CONTORTA DOUGLAS EX LOUDON* EN
UNA COMUNIDAD DE ARBUSTOS EN LA RESERVA NACIONAL
MALALCAHUELLO**

Profesor Patrocinante

Rafael García Araya

Colaborador Académico

Ingeniero Forestal; Dr.



Profesor Patrocinante

Aníbal Pauchard Cortés

Profesor Titular

Ingeniero Forestal; Ph. D.

Calificación de la Habilitación Profesional:

Rafael García Araya: 7,0 (Siete coma cero)

Aníbal Pauchard Cortés: 7,0 (Siete coma cero)

AGRADECIMIENTOS

Gracias a mi familia, en especial a mis bellos sobrinos y hermanita por cada vez que me quitaron las ganas de viajar a Conce y a Eduardo por devolverlas con sus pizzas. A mis amigos, primos, compañeros y Ricky Martín por su apoyo, consejos y los buenos momentos.

Muchas gracias a los profesores que aportaron en esta habilitación y además agradecer del apoyo y financiamiento del Proyecto FONDECYT 1140485.



ÍNDICE DE MATERIAS

CAPÍTULOS	PÁGINA
I. RESUMEN.....	1
II. ABSTRACT.....	2
III. INTRODUCCIÓN.....	3
IV. METODOLOGÍA.....	9
4.1 Área de estudio.....	9
4.2 Muestreo.....	10
4.3 Análisis de datos.....	14
V. RESULTADOS Y DISCUSIÓN.....	17
5.1 Análisis florístico.....	17
5.2 Riqueza y abundancia de especies.....	18
5.2.1 Rasgos de crecimiento y reproductivos de arbustos nativos	23
5.2.2 Variables ambientales.....	35
VI. CONCLUSIONES.....	39
VII. BIBLIOGRAFÍA.....	41
VIII. APÉNDICE.....	45

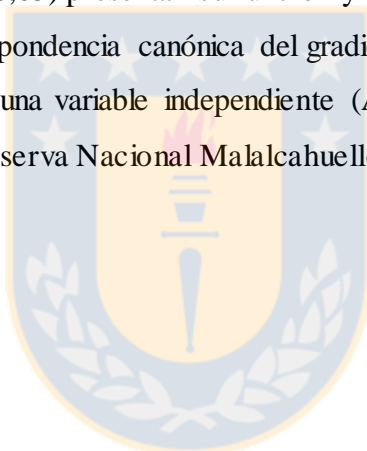
ÍNDICE DE TABLAS

TABLA N°	PÁGINA
<u>En el texto</u>	
1 Biomasa aérea de <i>Pinus contorta</i> (t ha ⁻¹) en cada una de las parcelas utilizadas para caracterizar el gradiente de invasión en la Reserva Nacional Malalcahuello	10
2 Variables bióticas y abióticas medidas en parcelas de 25 m ² y 1 m ² en la Reserva Nacional Malalcahuello, Región de la Araucanía	13
3 Rasgos de crecimiento y reproductivos estudiados para las especies arbustivas nativas presentes en el gradiente de invasión de <i>Pinus contorta</i> en la Reserva Nacional Malalcahuello, Región de la Araucanía	15
4 Riqueza de arbustos y sus correspondientes familias muestreadas en parcelas de 1 m ² en el gradiente de invasión de <i>Pinus contorta</i> , Reserva Nacional Malalcahuello-Región de la Araucanía	18
5 Clasificación de especies arbustivas nativas presentes en la Reserva Nacional Malalcahuello según rasgos de crecimiento y reproductivos.....	34

ÍNDICE DE FIGURAS

Figura N°	PÁGINA
<u>En el texto</u>	
1. Distribución espacial de parcelas (100 m ²) según biomasa correspondiente a <i>Pinus contorta</i> en la Reserva Nacional Malalcahuello, Región de la Araucanía	11
2. Esquema de ubicación de parcelas utilizadas para la caracterización del gradiente de invasión en la Reserva Nacional Malalcahuello, Región de la Araucanía	13
3. Variación de riqueza de familias de arbustos nativos a través del gradiente de invasión de <i>Pinus contorta</i> en Reserva Nacional Malalcahuello. Función y valor p dentro del gráfico representan regresiones lineares significativas ($p < 0,05$)	20
4. Variación de a) riqueza y b) abundancia de arbustos nativos a través del gradiente de invasión de <i>Pinus contorta</i> en Reserva Nacional Malalcahuello. Función y valor p dentro del gráfico representan regresiones lineares significativas ($p < 0,05$) ...	22
5. Variación de abundancia por especies arbustivas nativas a través del gradiente de invasión de <i>Pinus contorta</i> en Reserva Nacional Malalcahuello. Especies que presentaban regresiones lineales significativas ($p < 0,05$) presentan su función y valor p dentro del gráfico	23
6. Variación de Porcentaje de cobertura de <i>Chusquea culeou</i> en relación a biomasa de <i>Pinus contorta</i> y porcentaje de cobertura de arbustos y sub-arbustos nativos en el área de estudio ubicada en la Reserva Nacional Malalcahuello.....	24
7. Variación de forma de vida en cuanto a a) riqueza y b) abundancia de especies arbustivas nativas a través del gradiente de invasión de <i>Pinus contorta</i> en Reserva Nacional Malalcahuello. Especies que presentaban regresiones lineales significativas ($p < 0,05$) presentan su función y valor p dentro del gráfico.....	25
8. Variación del ciclo de vida de la hoja en cuanto a a) riqueza y b) abundancia de especies arbustivas nativas a través del gradiente de invasión de <i>Pinus contorta</i> en Reserva Nacional Malalcahuello. Especies que presentaban regresiones lineales significativas ($p < 0,05$) presentan su función y valor p dentro del gráfico	27

9. Variación de tipo de fruto en cuanto a) riqueza y b) abundancia de especies arbustivas nativas a través del gradiente de invasión de *Pinus contorta* en Reserva Nacional Malalcahuello. Especies que presentaban regresiones lineales significativas ($p < 0,05$) presentan su función y valor p dentro del gráfico29
10. Variación de dispersión en cuanto a a) riqueza y b) abundancia de especies arbustivas nativas a través del gradiente de invasión de *Pinus contorta* en Reserva Nacional Malalcahuello. Especies que presentaban regresiones lineales significativas ($p < 0,05$) presentan su función y valor p dentro del gráfico31
11. Variación de polinización en cuanto a a) riqueza y b) abundancia de especies arbustivas nativas a través del gradiente de invasión de *Pinus contorta* en Reserva Nacional Malalcahuello. Especies que presentaban regresiones lineales significativas ($p < 0,05$) presentan su función y valor p dentro del gráfico33
12. Análisis de correspondencia canónica del gradiente de invasión de *Pinus contorta* con 16 especies y una variable independiente (Abundancia de especies arbustivas) presentes en la Reserva Nacional Malalcahuello38



ÍNDICE DE APÉNDICE

ANEXO N°	PÁGINA
1 Clasificación de especies vegetales en el gradiente de invasión de <i>Pinus contorta</i> , en la Reserva Nacional Malalcahuello, Región de la Araucanía.	45
2 Resultados de regresión lineal de la variación de riqueza de especies arbustivas y Biomasa de <i>Pinus contorta</i> en la Reserva Nacional Malalcahuello. Valores p en negrita y cursiva muestran resultados significativos.	46
3 Resultados de regresión lineal de la variación de abundancia de individuos por especie arbustiva y Biomasa de <i>Pinus contorta</i> en la Reserva Nacional Malalcahuello. Valores p en negrita y cursiva muestran resultados significativos.	47
4 Resultados de regresión lineal de la variación de riqueza de especies arbustivas según su forma de vida y Biomasa de <i>Pinus contorta</i> en la Reserva Nacional Malalcahuello. Valores p en negrita y cursiva muestran resultados significativos.	47
5 Resultados de regresión lineal de la variación de abundancia de especies arbustivas según su forma de vida y Biomasa de <i>Pinus contorta</i> en la Reserva Nacional Malalcahuello. Valores p en negrita y cursiva muestran resultados significativos.	48
6 Resultados de regresión lineal de la variación de riqueza de especies arbustivas según su ciclo de vida de hoja y Biomasa de <i>Pinus contorta</i> en la Reserva Nacional Malalcahuello. Valores p en negrita y cursiva muestran resultados significativos.	48
7 Resultados de regresión lineal de la variación de abundancia de especies arbustivas según su ciclo de vida de hoja y Biomasa de <i>Pinus contorta</i> en la Reserva Nacional Malalcahuello. Valores p en negrita y cursiva muestran resultados significativos.	48

- 8 Resultados de regresión lineal de la variación de riqueza de especies arbustivas según su fruto y Biomasa de *Pinus contorta* en la Reserva Nacional Malalcahuello. Valores p en negrita y cursiva muestran resultados significativos.49
- 9 Resultados de regresión lineal de la variación de abundancia de especies arbustivas según su fruto y Biomasa de *Pinus contorta* en la Reserva Nacional Malalcahuello. Valores p en negrita y cursiva muestran resultados significativos.49
- 10 Resultados de regresión lineal de la variación de riqueza de especies arbustivas según dispersión de su semilla y Biomasa de *Pinus contorta* en la Reserva Nacional Malalcahuello. Valores p en negrita y cursiva muestran resultados significativos.50
- 11 Resultados de regresión lineal de la variación de abundancia de especies arbustivas según dispersión de semilla y Biomasa de *Pinus contorta* en la Reserva Nacional Malalcahuello. Valores p en negrita y cursiva muestran resultados significativos.50
- 12 Resultados de regresión lineal de la variación de riqueza de especies arbustivas según tipo de polinización y Biomasa de *Pinus contorta* en la Reserva Nacional Malalcahuello. Valores p en negrita y cursiva muestran resultados significativos.50
- 13 Resultados de regresión lineal de la variación de riqueza de especies arbustivas según tipo de polinización y Biomasa de *Pinus contorta* en la Reserva Nacional Malalcahuello. Valores p en negrita y cursiva muestran resultados significativos.50

I. RESUMEN

Las especies invasoras son consideradas una amenaza a la biodiversidad y estabilidad de los ecosistemas, y siendo responsables por la declinación de la riqueza de especies nativas y la extinción local de especies. Una de estas especies es *Pinus contorta*, la cual actualmente se encuentra invadiendo en la Reserva Nacional Malalcahuello. Debido a que esta especie ha logrado crear un gradiente regular de invasión es que se estudió cuáles son los rasgos de crecimiento y reproductivos, junto a variables ambientales que estarían repercutiendo en la abundancia y riqueza de arbustos nativos.

El gradiente de invasión se caracterizó a través de la biomasa de *P. contorta* al interior de 24 parcelas de 100 m², en donde además se midió la abundancia y riqueza de especies arbustivas nativas y variables ambientales. Posteriormente se clasificaron las especies arbustivas nativas encontradas en 5 rasgos. El efecto de la biomasa en la composición de arbustos nativos se estudió por medio de regresiones lineares, y para estudiar cómo se asocian los arbustos nativos con las variables ambientales a lo largo del gradiente se realizó un análisis de correspondencia canónico.

En cuanto a los rasgos de las especies que se vieron más afectados son las que presentan hoja perenne, una dispersión zoocora y anemócora, son polinizados por insectos y tienen el fruto aquenio. Por otro lado las variables ambientales que más afectan a los arbustos nativos son pH del suelo, temperatura del aire en otoño, radiación fotosintéticamente activa y cobertura de copas.

Las áreas más recientemente afectadas se están viendo afectadas principalmente por las variables ambientales relacionadas a biomasa aérea de *P. contorta* por lo que se recomienda una restauración natural asistida, ya que podría bastar con atender la amenaza. A medida que se avanza hacia sitios con mayor biomasa de *P. contorta* las mismas variables ambientales siguen perjudicando a las especies arbustivas nativas, pero los rasgos estudiados comienzan a ser más relevantes, ya que se pierden ciertas interacciones en el ecosistema que podrían no ser tan sencillas de manejar.

II. ABSTRACT

Invasive species are considered a threat to the biodiversity and stability of ecosystems, and are responsible for the decline of the richness of native species and the local extinction of species. One of these species is *Pinus contorta*, which is currently invading the Malalcahuello National Reserve. Because this species has managed to create a regular gradient invasion is that it was studied what are the growth and reproductive traits, together with environmental variables that would be having an impact on the abundance and richness of native shrubs.

For this, the gradient of invasion through biomass of *P. contorta* was characterized to 24 plots of 100 m², where additionally the abundance and richness of native shrub species and environmental variables were measured. Subsequently, the native shrub species found in 5 traits were classified: (1) life-form, (2) life cycle of the leaf, (3) type of fruit, (4) dispersion and (5) pollination. The effect of biomass on the composition of native shrubs was studied through linear regressions, and to study how native shrubs are associated with environmental variables along the gradient, a canonical correspondence analysis was performed.

As for the features of the species that were most affected are those with evergreen, a dispersion zoocora and anemocora, are pollinated by insects and have the achene fruit. On the other hand, the environmental variables that most affect native shrubs are soil pH, autumn air temperature, photosynthetically active radiation and canopy coverage.

The most recently affected areas are being affected mainly by the environmental variables related to aerial biomass of *P. contorta*, which is why an assisted natural restoration is recommended, since it could be sufficient to address the threat. As we move towards sites with greater biomass of *P. contorta*, the same environmental variables continue to harm native shrub species, but the traits studied become more relevant, as certain interactions in the ecosystem that might not be so important are lost by do not be simple to manage.

III. INTRODUCCIÓN

El transporte e introducción de especies fuera de su área nativa, ya sea por fines ornamentales, científicos o accidentales, es tan antiguo como la propia humanidad. Las especies que logran naturalizarse y mantener poblaciones estables en el tiempo, a distancias considerables de la planta madre y que logran el potencial de propagarse en un área considerable, se les llama especies invasoras (Richardson y Rejmánek 2004). Las especies invasoras son consideradas una amenaza a la biodiversidad y estabilidad de los ecosistemas, y son consideradas responsables por la declinación de la riqueza de especies nativas y la extinción local de ciertas especies (Gaertner *et al.* 2009). Las invasiones de plantas a menudo están asociadas a una declinación significativa de la riqueza de plantas nativas, lo cual se puede evidenciar aún más fuerte a pequeñas escalas espaciales, ya que es más fácil detectar efectos del proceso de competencia (Gaertner *et al.* 2009) situación que se vuelve más difícil al aumentar el área de estudio y la unidad de muestreo (Urrutia *et al.* 2013).

La dispersión de las semillas de especies potencialmente invasoras desde plantaciones hacia hábitats naturales o semi-naturales adyacentes, es un punto de partida para invasiones a gran escala, lo cual trae impactos en la composición, estructura y funcionamiento de los ecosistemas; siendo este un problema creciente, especialmente en el hemisferio sur. Aunque la mayoría de las semillas se depositan a pocos metros del árbol, algunas son ampliamente dispersadas gracias al viento llegando a los 30 km de la fuente de semillas (Despain 2001). Además de lo anterior, en el caso de las coníferas hay una variedad de depredadores de conos y semillas que no están presentes en América del Sur, lo cual sumado a la producción continua de semillas, resulta en las condiciones óptimas de invasión (Langdon *et al.* 2010). Un segundo conjunto de factores importantes que pueden influir en la invasión son las diferencias de micro-hábitats que existen adyacentes a la frontera forestal y los cambios en el micro-hábitat que provoca el establecimiento de un árbol en un área abierta. Los cambios en el micro-hábitat pueden explicar el patrón de crecimiento forestal en el sitio, por ejemplo la protección invernal de

árboles a plántulas, resultando en una expansión circular. Jakubos y Romme (1993) sugieren que la expansión de los bosques en prados subalpinos en el Parque Nacional Yellowstone en Estados Unidos está ocurriendo principalmente debido a los cambios micro-climáticos locales progresivos en la frontera de la pradera.

Entre los impactos de las especies invasoras se encuentra la homogeneización biótica lo cual ocurre por la sustitución gradual de especies nativas por no-nativas en un área determinada, este es un proceso global que disminuye la riqueza de flora y fauna autóctona (Olden *et al.* 2004). Con la invasión de plantas, se tienden a perder variadas funciones ecosistémicas, potenciando aquellas que son importadas por las especies invasoras, cuyo impacto depende particularmente de cuan novedosa es la función de esta nueva especie en la comunidad invadida (Castro-Díez *et al.* 2016). Si las especies que se pierden debido a la sinergia entre invasión y cambio climático tienen un rol funcional importante, las funciones ecosistémicas que estas brindan pueden perderse, a menos que las nuevas especies en el sistema tengan similares roles funcionales que las reemplacen (Oliver *et al.* 2015). Cada vez existe un mayor consenso en que la diversidad de procesos ecosistémicos depende de las funciones realizadas por las diferentes especies, más que el número de especies en sí (Hejda *et al.* 2009), por lo que la pérdida del mismo número de especies puede tener diferentes impactos sobre los procesos ecosistémicos, es por esto que se debe evaluar cada ecosistema en particular (Castro-Díez *et al.* 2016). Grime (1998) concluyó que la diversidad funcional entre especies dominantes y tal vez también dentro de especies estacionales, es capaz de frenar impactos inmediatos sobre las propiedades de los ecosistemas, por lo que siempre se debe resguardar la integridad del ecosistema para asegurar su resistencia.

Muchas invasiones de árboles ocurren en áreas que antes no tenían esta forma de vida, o al menos donde los árboles nativos rara vez dominan las formaciones vegetacionales. Sobre todo en extensas áreas de praderas, matorrales, barrancos oligotróficos, terrenos semiáridos y hábitats alpinos poseen condiciones limitantes que permiten dominar la vegetación herbácea o arbustiva. Las incursiones de árboles en estas áreas pueden implicar la coexistencia con comunidades herbáceas o arbóreas existentes, si es que los invasores

poseen nichos distintos a los de la flora nativa, de no ser así las invasiones de árboles conducen rápidamente a la exclusión competitiva de la mayoría de las especies nativas a medida que se establecen y sombrean la vegetación existente (Rundel *et al.* 2014). Los cambios en las formas de vida y las especies dominantes como resultado de la invasión, probablemente alterarán la cantidad y calidad de la descendencia, lo que podría dar lugar a efecto cascada sobre las comunidades subterráneas (Taylor *et al.* 2016). Los principales impactos que resultan por el reemplazo de las formas de vida dominantes son cambios en la diversidad estructural, incremento de la biomasa, alteración de la frecuencia e intensidad del fuego (Cóbar-Carranza *et al.* 2015; Daehler 2005). Se ha encontrado que en sitios de praderas y matorrales que fueron invadidos por *Pinus contorta* Douglas *ex loudon* (*P. contorta*), la forma de vida dominante disminuyó significativamente con el aumento de la cobertura del invasor (Taylor *et al.* 2016). Además en matorrales de zonas mediterráneas que mayormente carecen de especies arbóreas, la llegada de invasoras provocó cambios en la cobertura de copa, lo que pudo conducir a la disminución de especies por efectos de sombreado, ya que es ampliamente aceptado que muchas hierbas, árboles y arbustos son incapaces de establecerse donde existe una cobertura de vegetación cerrada que no deja expuesto el suelo mineral (Grime 1998). Holmes y Cowling (1997) señalan que la invasión por *Acacia saligna* (Labill.) H.L. Wendl en el Fynbos de Sudafrica causa una reducción en la diversidad local y en la cobertura y frecuencia de las especies remanentes, donde ocurrió una pérdida progresiva en el tiempo, siendo eliminadas primero las especies más sensibles.

Una de las especies invasoras que puede modificar la forma de vida dominante es *P. contorta*, la cual si bien tiene un establecimiento de baja densidad si se encuentra bajo un dosel cerrado, una vez que esta especie logra naturalizarse y se encuentra por encima de la vegetación nativa, crece tanto o más rápido que su competencia. Por lo tanto, después de una perturbación cuando especies nativas y exóticas están compitiendo por el espacio, *P. contorta* probablemente será el que domine el sitio (Despain 2001). Richardson y Rejmánek (2004) investigaron como los pinos cambian los ecosistemas de Fynbos, ellos reportaron cambios en el ecosistema del Fynbos ocasionados por 3 especies de la familia Pinaceae, entre ellas *Pinus radiata* D. Don, debido a los cortos periodos juveniles del pino

y sus grandes reservas de semillas que son ampliamente dispersadas, estos comienzan a ganar terreno por medio de la sustitución cíclica de arbustos nativos, lo cual después de cada incendio intensifica la competencia con los arbustos nativos, llevando eventualmente a la extinción local de arbustos nativos a medida que las reservas de semillas residuales se agotan.

Algunos impactos van más allá de la reducción de la diversidad vegetal y se relacionan con un cambio en el funcionamiento del ecosistema (Urrutia *et al.* 2013). Cuyos impactos se pueden ver en las condiciones bióticas y abióticas de los ecosistemas invadidos. La formación de densas coberturas altera las condiciones abióticas, por ejemplo, la disponibilidad de luz y nutrientes, la acidificación del suelo y la competencia por el espacio. Entre las alteraciones bióticas están la mayor presión de propágulos, la alelopatía y los efectos debido a su tamaño pueden amenazar la diversidad nativa (Braun *et al.* 2017).

Los efectos inmediatos de la invasión de *P. contorta* pueden no ser tan graves como se esperaría, ya que los impactos de las invasiones se presentan más fuertemente a largo plazo, debido a la deuda de extinción que se produce por la pérdida de conectividad y la calidad del hábitat, lo que indica que los impactos de la diversidad son lentos pero severos (Braun *et al.* 2017). En la Reserva Nacional Malalcahuello se evidenció que las diferencias en el ensamble de especies asociadas a las diferentes densidades de *P. contorta* y la ausencia de algunas especies en las áreas más invadidas, reflejan el inicio de un cambio en la composición florística causado por la invasión de esta conífera (Urrutia *et al.* 2013).

Se debe tener presente que el proceso de invasión en sí y los impactos de estas especies sobre la riqueza y abundancia de las especies nativas no se ven reflejados al mismo tiempo, ya que el proceso de extinción trabaja a una escala temporal mucho más amplia que los de naturalización o invasión (Gaertner *et al.* 2009). Por lo tanto, si luego de algunos años o década la invasión no ha logrado dominar totalmente el sitio, no se debe creer que las especies nativas que persisten en el sitio serán necesariamente capaces de permanecer en el tiempo, debido a que no solamente esta extinción local se da por desplazamiento por

competencia, sino también porque la invasión influye en las tasas de regeneración y colonización (Yurkonis y Meiners 2004).

Solo unas pocas familias de plantas herbáceas y arbustos parecen ser más invasivas que las Pinaceae; varias especies de esta familia se encuentran entre las más extendidas e influyentes de todas las plantas invasoras, especialmente en el hemisferio sur (Richardson y Rejmánek 2004), las cuales han sido ampliamente introducidas como plantaciones forestales y especies ornamentales; dentro de éstas se encuentra la especie *P. contorta* la cual junto con otras 9 especies, entre los años 1969 y 1970 fue introducido en la Reserva Nacional Malalcahuello, enmarcado en el programa de introducción de especies del Instituto Forestal, con el fin de determinar zonas de crecimiento de potenciales especies forestales, sin hacer antes un adecuado estudio que indicara el potencial invasor y el impacto sobre los ecosistemas naturales. La baja densidad de *P. contorta* plantada cuando se establecieron las parcelas del ensayo del Instituto Forestal en 1970 (6% de la densidad original) y la ausencia de árboles muertos indica una alta mortalidad durante las etapas juveniles de la plantación. Sin embargo, tal mortalidad no parece estar ocurriendo en árboles regenerados naturalmente (Peña *et al.* 2008). Esta especie ha establecido un gradiente regular de invasión en la Reserva, con una alta densidad y cobertura de la especie en la zona cercana a los ensayos de establecimiento de *P. contorta* (Urrutia *et al.* 2013), los patrones de propagación de *P. contorta* a partir de estos ensayos de campo en la Reserva indican que la especie no sólo es capaz de sobrevivir y establecerse en ambientes naturales, sino que también produce grandes cantidades de propágulos a temprana edad que son capaces de dispersarse a largas distancias (Peña *et al.* 2008), en donde la densidad y el área de copa decrecen de manera progresiva a medida que aumenta la distancia a la fuente de semillas hasta encontrar un escaso número de individuos que responden a procesos estocásticos de establecimiento, mientras que con la riqueza, abundancia y diversidad de especies nativas ocurre lo contrario, ya que a medida que disminuye la invasión del pino, se incrementan progresivamente dichos parámetros comunitarios (Urrutia *et al.* 2013). A pesar de la rápida aparición de nuevos puntos de dispersión en la Reserva, hay sectores en los que la especie no se puede establecer debido a la densa cubierta vegetal, a medida que aumenta la cobertura de pasto y dosel, el número de

individuos disminuye (Peña *et al.* 2008), ya que esta no es una especie tolerante a la sombra, por lo que se ha adaptado para crecer en sitios que son marginales para otras especies de árboles (Despain 2001). Por estas razones la especie debe esperar la formación de espacios disponibles para lograr colonizar, debido a sus rasgos de crecimiento y reproducción la tarea de colonización se torna mucho más difícil para las especies nativas (Despain 2001).

Por estos motivos es que en la Reserva Nacional Malacahuello se espera que la riqueza y abundancia de especies arbustivas nativas se relacione negativamente con un aumento de la cobertura de copas, producto de la invasión de *P. contorta*. Por este motivo, el siguiente trabajo tiene como objetivo general evaluar cambios en la riqueza y abundancia de especies de arbustos nativos a lo largo de un gradiente de invasión de *P. contorta*. Para lograr esto se definieron los siguientes objetivos específicos: 1) Describir la vegetación del área de estudio con el fin de caracterizar la composición y estructura en el gradiente de invasión de *P. contorta*, 2) Determinar el cambio de riqueza y abundancia de arbustos nativos a lo largo del gradiente de invasión de *P. contorta*, 3) Analizar cambios en la riqueza y abundancia de rasgos de crecimiento y reproductivos que presentan los arbustos nativos en el gradiente de invasión de *P. contorta* y 4) Identificar variables abióticas y bióticas que influyen en el cambio de riqueza y abundancia en el gradiente de invasión de *P. contorta*.

IV. METODOLOGÍA

4.1 Área de estudio

El área de estudio está ubicada en la Reserva Nacional Malalcahuello en la Región de La Araucanía, en las comunas de Curacautín y Lonquimay, provincia de Malleco, específicamente en la ladera sur del volcán Lonquimay, en la cordillera de Los Andes a 1420 msnm. El clima del área de estudio es mediterráneo húmedo, con una precipitación media anual de 1.915 mm, sin meses secos. La temperatura media mensual mínima es de 1,9°C en julio y la máxima 14,4°C en enero. La humedad relativa mínima se registra en diciembre con 67% y la máxima en junio y julio con 98% (Santibañez y Uribe 1993).

El paisaje actual ha sido originado fundamentalmente por el vulcanismo y los materiales volcánicos, es por esto que gran parte de las rocas fundamentales del área, constituidas principalmente por granodioritas y volcanitas andesítico-basálticas, se presentan casi sin alteración por las bajas temperaturas y se encuentran cubiertas por mantos de cenizas y materiales más groseros de escorias y piedra pómez. Debido a lo anterior, estos depósitos relativamente recientes que presentan una gruesa granulometría y carencia de estructuras adecuada, se presentan como altamente permeables. Sin embargo, los sectores cubiertos con mayor biomasa vegetal han llegado a formar sustratos orgánicos y terrosos (Peralta *et al.* 1980). La vegetación del área se caracteriza por estar dominada por bosques altoandinos de *Araucaria araucana* ((Mol.) C. Koch. Araucariaceae) y *Festuca scabriuscula* (Phil. Poaceae) (Gajardo 1994). En el área de estudio al interior de la Reserva Nacional se introdujeron 3 especies de Pináceas como parcelas de prueba por el Instituto forestal en 1970 (Peña *et al.* 2008), dando como resultado la invasión de *P. contorta*, la cual abarcaba 78 ha de la Reserva, y con una densidad media de 6600 plantas ha⁻¹ en los sectores más fuertemente invadidos (Urrutia *et al.* 2013).

4.2 Muestreo

Selección de parcelas En la Reserva Nacional Malalcahuello, en enero de 2015, se establecieron 24 parcelas en la ladera sur del volcán Lonquimay (S 38° 30' - O 71° 35', Figura 1), sector en el cual actualmente se evidencia un proceso activo de invasión por diferentes especies de pinos, especialmente *P. contorta* (Peña et al. 2008). Las parcelas fueron establecidas a lo largo de un gradiente de invasión con el fin de caracterizar de mejor forma los distintos niveles de invasión alcanzados por *P. contorta* en el área. Al interior de cada parcela, de 10x10 m (100 m²), se midieron las características dasométricas de todos los individuos de especies arbóreas presentes y se estimó la biomasa total aérea de *P. contorta* en base a las funciones detalladas por Cobar-Carranza et al. (2015). De esta manera se caracterizó el nivel de invasión de *P. contorta* al interior de cada parcela en función de la biomasa acumulada en su interior, la cual varió desde 0 a 212 t ha⁻¹ (tabla 1)

Tabla 1. Biomasa aérea de *Pinus contorta* (t ha⁻¹) en cada una de las parcelas utilizadas para caracterizar el gradiente de invasión en la Reserva Nacional Malalcahuello

Parcela	Biomasa (t ha ⁻¹)	Parcela	Biomasa (t ha ⁻¹)
1	0	13	48,677
2	0	14	49,986
3	0	15	54,015
4	0	16	54,44
5	0,292	17	70,6
6	0,391	18	83,142
7	2,226	19	95,684
8	5,343	20	106,644
9	18,865	21	116,844
10	30,512	22	124,722
11	38,051	23	141,576
12	47,354	24	212,247

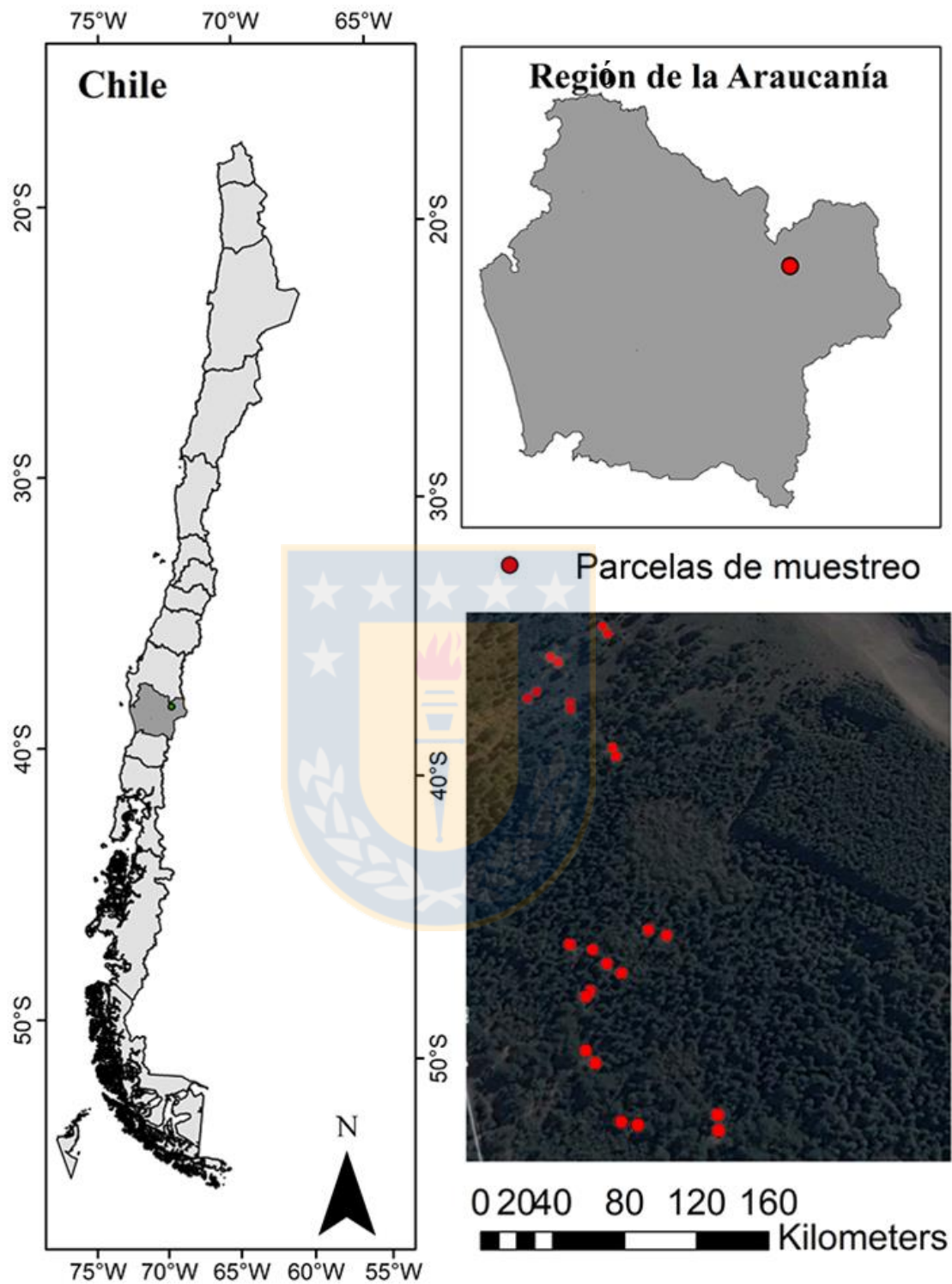


Figura 1. Distribución espacial de parcelas (100 m²) según biomasa correspondiente a *Pinus contorta* en la Reserva Nacional Malalcahuello, Región de la Araucanía

Al interior de cada parcela, se estableció una sub-parcela de 5x5 m (25 m²) en la cual se midieron variables bióticas y abióticas (Tabla 2). La riqueza y abundancia de arbustos nativos fue cuantificada al interior de 4 sub parcelas de 1 m² establecidas en las esquinas interiores de la parcela de 25m² (Figura 2). En el centro de la parcela de 25 m² se midió la Radiación fotosintéticamente activa (nanomoles m⁻²* x s⁻¹), medida a través de un sensor PAR (Quantum flux MQ-200), realizando la lectura 15 cm sobre el suelo al medio día en un día completamente despejado del mes de enero de 2015, al igual que la mayoría del resto de variables que fueron tomadas en verano. La cobertura de copas fue determinada mediante fotos hemisféricas en la misma época. La temperatura de aire se midió mediante un sensor de temperatura ubicado a 20 cm sobre el suelo durante todo el año. Las características químicas de suelos pH, materia orgánica, nitrato, fosforo y potasio intercambiable se determinaron en base a una muestra compuesta de 4 sub-muestras colectadas adyacentes a las sub-parcelas de 1 m² en cada parcela. A un costado de cada sub-parcela se determinó la profundidad de hojarasca y carga de hojarasca extraída de una superficie de 20x20 cm y expresada en peso seco en kg m⁻². La riqueza se trabajó en base al total de especies registradas al interior de las 4 sub-parcelas en cada parcela de 100 m². La abundancia de arbustos fue medida como porcentaje de cobertura; para lo cual se dividió cada sub-parcelas en 16 cuadrantes, registrando la cantidad de estos ocupados por cada especie presente, finalmente se obtuvo el valor de cobertura promedio de cada especie entre las 4 sub-parcelas.

Tabla 2. Variables bióticas y abióticas medidas en parcelas de 25 m² y 1 m² en la Reserva Nacional Malalcahuello, Región de la Araucanía.

Parcelas de 25 m ²	Parcelas de 1 m ²
Temperatura media del aire	Riqueza de arbustos nativos
Radiación fotosintéticamente activa	Abundancia de arbustos nativos
Cobertura de copas total	Riqueza de especies nativas
Acumulación de Hojarasca nativa	Riqueza de especies exóticas
Hojarasca exótica	Riqueza total
Hojarasca total	
pH del suelo	
Materia orgánica	
Nitrato	
Fosforo	
Potasio intercambiable	
Biomasa de <i>Pinus contorta</i>	

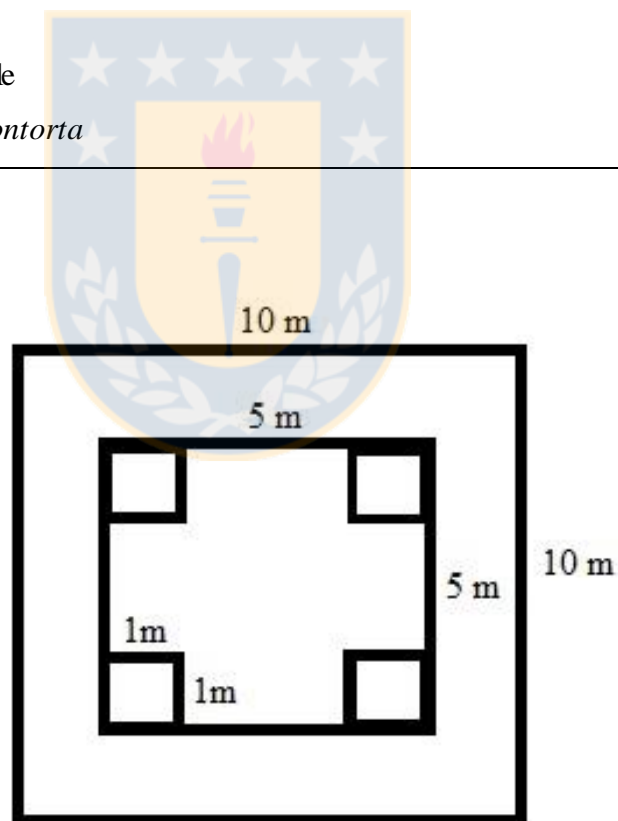


Figura 2. Esquema de ubicación de parcelas utilizadas para la caracterización del gradiente de invasión en la Reserva Nacional Malalcahuello, Región de la Araucanía.

4.3 Análisis de datos

Se realizó una caracterización general de la composición y estructura de la vegetación, nativa y exótica en el área invadida, en donde se clasificaron según su familia para comparar entre ambos orígenes fitogeográficos.

A partir de la caracterización florística se extrajo solamente la información de arbustos nativos, los cuales se clasificaron de acuerdo a rasgos de crecimiento y reproductivos que compartían, y además se estudió como los arbustos nativos se comportaban según se iban viendo modificadas ciertas variables ambientales. Ambos análisis se hicieron con el fin de ver cómo iban variando a medida que aumentaba la biomasa de *P. contorta*.

Para evaluar cambios en la riqueza y abundancia de los arbustos nativos en el gradiente de invasión y la dirección de estos cambios, y a la vez comprobar si las tendencias presentan una pendiente significativamente distinta de cero, se realizaron regresiones lineales ($p < 0,05$).

Para evaluar los cambios en la proporción de ciertos rasgos (i.e. traits) de crecimiento y reproductivos de arbustos nativos (Tabla 3) dentro del gradiente de invasión, se realizó una lista de posibles rasgos, luego en base a la información bibliográfica disponible para las 16 especies de arbustos se mantuvieron solo 5 rasgos: (1) forma de vida, (2) ciclo de vida de la hoja, (3) tipo de fruto, (4) dispersión y (5) polinización. Para el caso del rasgo forma de vida, se trabajó con la especie *Chusquea culeou* Desv. como una forma de vida diferente, esto a causa de la diferencia de altura con respecto a las demás especies estudiadas. La proporción de cada rasgo de crecimiento y reproductivos de arbustos nativos fue determinada en base a la riqueza o abundancia de especies de arbustos con un rasgo común en cada parcela y fue relacionada con la abundancia de pinos (biomasa) utilizando los mismos análisis estadísticos que en el caso anterior.

Tabla 3. Rasgos de crecimiento y reproductivos estudiados para las especies arbustivas nativas presentes en el gradiente de invasión de *Pinus contorta* en la Reserva Nacional Malalcahuello, Región de la Araucanía

Rasgos	Clasificación
Forma de vida	Arbusto
	Sub-arbusto
	<i>Chusquea culeou</i>
Ciclo de vida hoja	Perenne
	Caduca
Tipo de fruto	Legumbre
	Aquenio
	Baya
	Cariopsis
	Cápsula
	Drupa
	Esquizocarpo
Dispersión	Cipsela
	Anemocoria
	Balocoria
	Zoocoria
Polinización	Anemofilia
	Entomofilia

Para el análisis de correspondencia canónica, se incluyeron 17 variables del medio (Tabla 2), con el fin de detectar cuáles de ellas están asociadas a la composición y distribución actual de los arbustos nativos. Lo anterior, a través de una regresión múltiple especial, en la que dicha composición de las especies es directamente relacionada con las variables del medio. En el caso de las temperaturas del aire, se utilizó solamente la información recopilada durante el periodo otoñal, ya que, un pre-tratamiento de los datos arrojó que esta es la estación que presenta un mayor aporte al eje 1 ($r=0,582$).

Finalmente los datos fueron analizados y representados gráficamente con los programas SigmaPlot 10.0, InfoStat y Past.



V. RESULTADOS Y DISCUSIÓN

5.1 Análisis florístico

A lo largo del gradiente de invasión de *P. contorta* se identificaron 49 especies vegetales (Anexo 1) siendo en su mayoría nativas (81,6%); de éstas, la familia de especies nativas que se encuentra mejor representada es la Asteraceae con 4 especies, lo que es de esperar debido a que las máximas altitudinales y patrones de ocurrencia altitudinal han sugerido que esta familia no presenta grandes limitaciones por factores asociados con la altitud y sus cambios ambientales asociados (Alexander *et al.* 2009). Respecto a las especies introducidas, estas representan el 18,4% de la riqueza encontrada en el gradiente, siendo las familias Asteraceae y Pinaceae las que presentan por lo menos dos especies; en el caso de las Asteraceae, se encontró que las especies estudiadas de esta familia son altamente plásticas en su rango introducido y / o son capaces de adaptarse rápidamente a lo largo de los gradientes altitudinales, sin importar en su establecimiento la baja presión de propágulos (Alexander *et al.* 2009); en relación a la familia de las pináceas, tres especies de esta familia se encuentran dentro del “Top five” de las más invasoras en América del sur, siendo *P. halapensis*, *P. pinaster* y *P. radiata*, las cuales presentan una gran producción de propágulos, semillas pequeñas y dispersión anemócora (Zalba y Villamil 2002). En cuanto a la forma de vida, la que presenta mayor riqueza son las hierbas perennes con 19 especies, seguidas por arbustos, con 16 especies; ambas formas de vida son características de ecosistemas montañosos, ya que estas son capaces de desacoplarse de las condiciones medio-ambientales del sitio, debido a su anatomía (Sanfuentes *et al.* 2012).

Específicamente en arbustos nativos a lo largo del gradiente se encontraron 16 especies agrupados en nueve familias (Tabla 4); las con mayor representación son la Asteraceae con cuatro especies y Ericaceae con tres, en esta última familia en general las especies se encuentran en la zona montana y se concentran cerca de los márgenes superiores de esta zona; pueden caracterizarse por sus adaptaciones a hábitats de bajos nutrientes (Schwery

et al. 2015). De las especies encontradas según la lista roja de Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza ninguna se encuentra con problemas de conservación.

Tabla 4. Riqueza de arbustos y sus correspondientes familias muestreadas en parcelas de 1 m² en el gradiente de invasión de *Pinus contorta*, Reserva Nacional Malalcahuello-Región de la Araucanía

Especie	Familia
<i>Adesmia emarginata</i> Clos	Fabaceae
<i>Baccharis magellanica</i> (Lam.) Pers.	Asteraceae
<i>Baccharis neaei</i> DC.	Asteraceae
<i>Baccharis obovata</i> Hook. et. Arn	Asteraceae
<i>Berberis empetrifolia</i> Lam.	Berberidaceae
<i>Berberis microphylla</i> G. Forst	Berberidaceae
<i>Chusquea culeou</i> Desv.	Poaceae
<i>Discaria chacaye</i> (G. Don.) Tortosa	Rhamnaceae
<i>Empetrum rubrum</i> Vahl ex Willd	Ericaceae
<i>Gaultheria mucronata</i> (L.F.) Hook. & Arn	Ericaceae
<i>Gaultheria poeppigii</i> DC.	Ericaceae
<i>Maytenus disticha</i> (Hook. F.) Urban	Elastraceae
<i>Mulinum spinosum</i> (Cav.) Pers.	Apiaceae
<i>Ribes cucullatum</i> Hook. & Arn	Grossulariaceae
<i>Ribes magellanicum</i> Poir.	Grossulariaceae
<i>Senecio subumbellatus</i> Phil.	Asteraceae

5.2 Riqueza y abundancia de arbustos nativos

La riqueza de familias de arbustos nativos tiende a disminuir significativamente ($F=21,1$; $p<0,05$) a medida que aumenta la biomasa de *P. contorta* (Figura 3), siendo la familia Ericaceae la única que se encuentra a lo largo de todo el gradiente y las familias Apiaceae y Elastraceae las menos representadas, encontrándose solo en un punto del gradiente. Esta

persistencia de la familia Ericaceae ha sido registrada en otros estudios como en el de Brambach *et al.* (2017) en donde se estudiaba como varía la biodiversidad de especies a lo largo de un gradiente de elevación en el Parque Nacional Lore Lindu, Indonesia y encontraron que a pesar de no ser una familia dominante durante todo el gradiente, esta llega a ganar terreno en las zonas más elevadas del montano superior en donde logra ser la dominante. Esta familia se caracteriza por lograr una gran variedad de adaptaciones, entre ellas está la tolerancia a hábitats con escasez de nutrientes, cortas temporadas de crecimiento y cierta tolerancia a la sombra (Schwery *et al.* 2015), por lo cual esta familia es capaz de adaptarse con el fin de favorecer la supervivencia en vez del crecimiento de los individuos ante nuevas condiciones ambientales. Solo la abundancia de la familia Poaceae presenta una correlación positiva con el gradiente de invasión, sin embargo este es bastante bajo ($R= 0,235$). Esta familia cuenta solo con la especie *C. culeou* que se caracteriza por dominar los sitios una vez que en estos se presenta algún disturbio, lo cual es independiente de la severidad de este, además la presencia de esta especie provoca que la colonización por parte de especies invasoras sea menos agresiva en el sitio (Gonzalez *et al.* 2012), en cuanto a las especies nativas, *C. culeou* no favorece ni perjudica el establecimiento de estas, pero si su floración o muerte afecta negativamente a la regeneración avanzada, esto debido al desequilibrio que sufren las plantas luego del cambio de las condiciones ambientales (Muñoz *et al.* 2012).

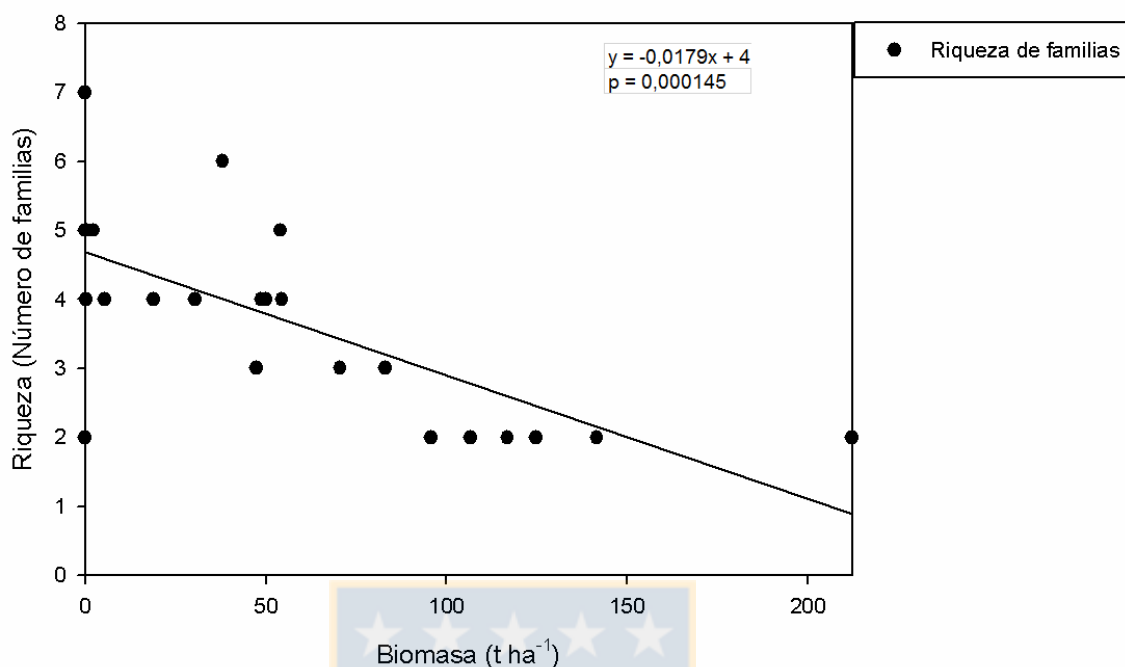


Figura 3. Variación de riqueza de familias de arbustos nativos a través del gradiente de invasión de *Pinus contorta* en Reserva Nacional Malacahuello. Función y valor p dentro del gráfico representan regresiones lineares significativas ($p < 0,05$).

La riqueza de especies de arbustos disminuye significativamente ($F = 20,06$; $p < 0,05$) a medida que se avanza en el gradiente de invasión (Figura 4a), presentando una correlación marcadamente negativa ($R = -0,69$), lo cual ha sido examinado por varios estudios biogeográficos sobre impactos de especies invasoras, los cuales han encontrado de manera similar que la presencia de las plantas invasoras está negativamente correlacionada con la riqueza o biomasa de plantas nativas (Taylor *et al.* 2016). En el caso de la Reserva Nacional Malacahuello se encontraron 12 especies en sectores no invadidos (i.e. biomasa de *P. contorta* = 0), disminuyendo hasta 2 especies al llegar a sectores con la máxima acumulación de biomasa de *P. contorta*. Las especies que se encuentran presentes en la mayor parte del gradiente son *C. culeou* y *Gaultheria mucronata*, las cuales solo están ausentes en 3 de las 24 parcelas; las especies con una menor distribución en el gradiente son *Baccharis magellanica*, *Maytenus disticha*, *Mulinum spinosum* y *Ribes magellanicum*, encontrándose cada una en solo una parcela. En cuanto a abundancia existe una disminución significativa de cobertura de individuos (Figura 4b), siendo las especies

más abundantes *C. culeou* ($41,27 \pm 6,39$ % promedio de cobertura; $n=24$) y *G. mucronata* ($26,88 \pm 5,30$ % promedio de cobertura; $n= 24$), mientras que la de menor cobertura es *R. magellanicum* ($0,065 \pm 0,065$ % promedio de cobertura; $n= 24$). Las especies que presentan una disminución significativa en su abundancia son *Adesmia emarginata* ($F=6,57$; $p < 0,05$), *Baccharis neaei* ($F=8,44$; $p < 0,05$) y *Gaultheria poeppigii* ($F=4,36$; $p < 0,05$) (Figura 5). Esta tendencia negativa, en parte, se explica porque las comunidades de plantas que conforman el sotobosque poseen frecuentemente un mayor número de especies y responden antes que las especies arbóreas; esto se debe a que generalmente los ciclos de vida son más cortos logrando permanecer las especies más generalistas y que cuentan con adaptaciones a la tolerancia a la sombra (Chabrierie *et al.* 2009). De ahí que las especies *C. culeou* y *G. mucronata*, sean las especies que se mantienen a lo largo del gradiente y con una gran abundancia, ya que presentan una semi-tolerancia a la sombra (Rodríguez *et al.* 1995). En comunidades invadidas por pino, el mecanismo tras la pérdida de biodiversidad estaría siendo explicado principalmente por el aumento en el sombreado ocasionada por esta nueva forma de vida y no por la profundidad de hojarasca o cambios en procesos biogeoquímicos (Taylor *et al.* 2016). Excluyendo a *C. culeou*, la densidad de arbustos en general a lo largo del gradiente no es alta, por lo que puede ser, que cuando comenzó a avanzar la invasión de pinos la competencia no fue la causa de la baja densidad actual de arbustos, si no que se podría ver la competencia como un factor que provocó una disminución adicional de las especies nativas, lo cual luego de algunas temporadas de crecimiento lleva a las especies nativas a un vórtice de extinción local (Delmas *et al.* 2011), en lo cual se ve que a mayor biomasa existe una menor abundancia de individuos y especies (Figura 5).

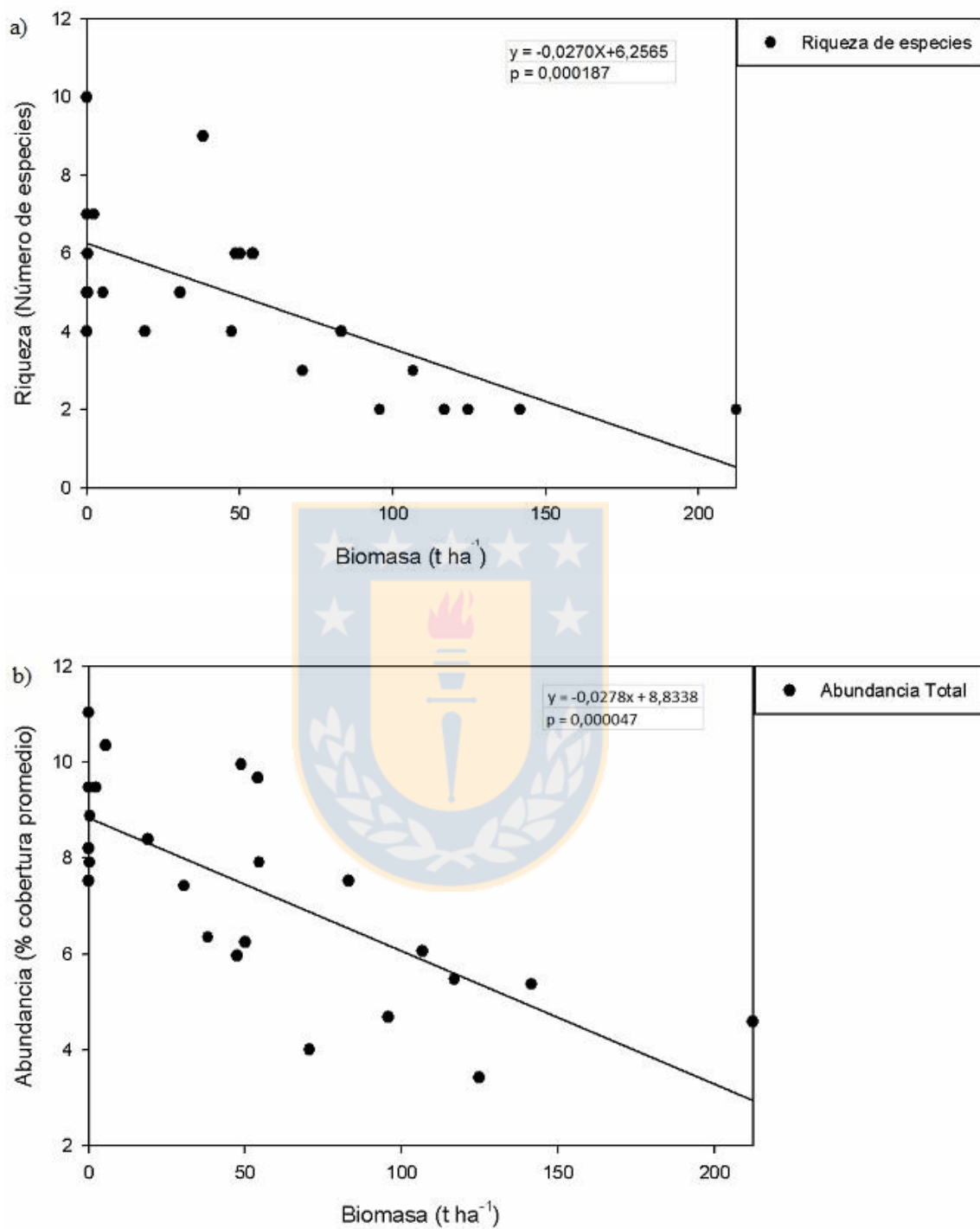


Figura 4. Variación de a) riqueza y b) abundancia de arbustos nativos a través del gradiente de invasión de *Pinus contorta* en Reserva Nacional Malalcahuello. Función y valor p dentro del gráfico representan regresiones lineares significativas ($p < 0,05$).

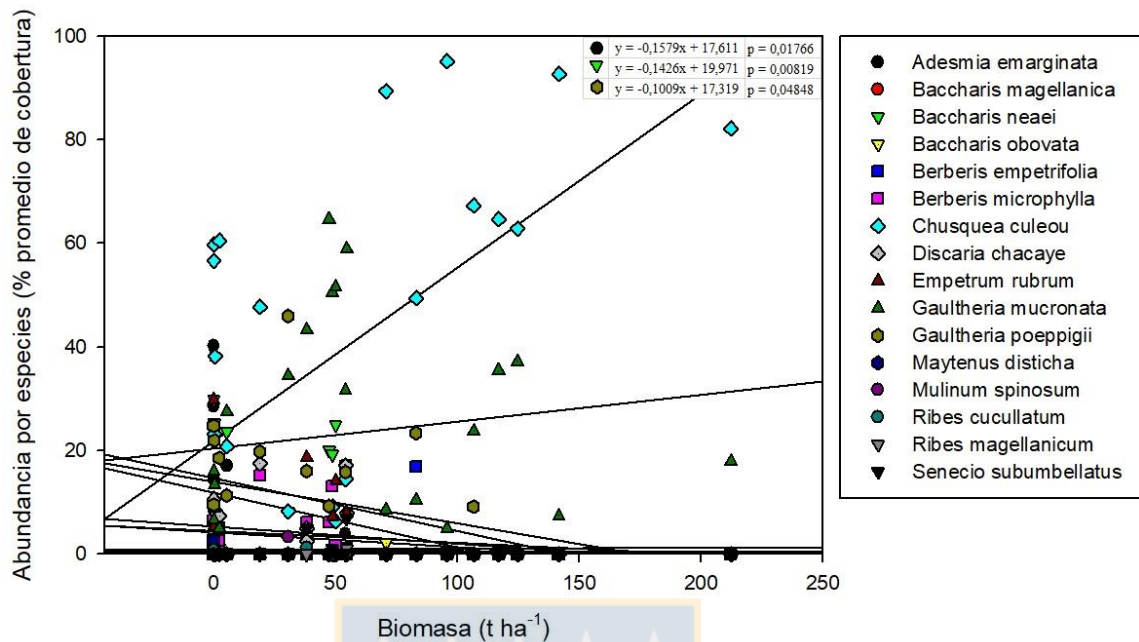


Figura 5. Variación de abundancia por especies arbustivas nativas a través del gradiente de invasión de *Pinus contorta* en Reserva Nacional Malalcahuello. Especies que presentaban regresiones lineales significativas ($p < 0,05$) presentan su función y valor p dentro del gráfico.

5.2.1 Rasgos de crecimiento y reproductivos de arbustos nativos. La riqueza de especies respecto a su forma de vida registró 8 arbustos y 7 sub-arbustos (Tabla 5), los cuales presentaron una pérdida significativa de especies a lo largo del gradiente (Arbustos $F = 16,11$; $p < 0,05$. Sub-arbustos $F = 9,73$; $p < 0,05$) (Figura 7a), ocurriendo lo mismo con su abundancia (Arbustos $F = 8,85$; $p < 0,05$. Sub-arbustos $F = 0,94$; $p < 0,05$) (Figura 7b). Si bien *C. culeou* presentó un marcado aumento de individuos en comparación con las otras formas de vida, esta registró una correlación bastante baja ($R = 0,227$) con el gradiente de invasión de *P. contorta*, además este aumento no fue significativo ($F = 1,19$; $p > 0,05$), esto ocurre, ya que a pesar de la capacidad de esta especie de formar densos matorrales, esta es una especie que además de necesitar suelo disponible; el cual se ve liberado a medida que se avanza hacia sitios con mayor invasión del gradiente; esta especie también se ve limitada por luz al ser una especie catalogada como semi-intolerante a intolerante a la sombra (Rodríguez *et al.* 1995), lo cual se puede ver que explica la variación de *C. culeou* más que nada en los extremos del gradiente de invasión, en las zonas intermedias del área

de estudio la variación de individuos de la especie se ve más bien relacionada a la abundancia de especies de arbustos nativos (arbustos y sub-arbustos), encontrando que en parcelas con un alto porcentaje de arbustos nativos existe una baja abundancia de la especie (Figura 6).

Debido a que no se manifestaron diferencias en cuanto a las respuestas de arbustos y sub-arbustos a lo largo del gradiente de invasión se puede asumir que esta sub-división de forma de vida no explica la pérdida de biodiversidad de arbustos, no teniendo mucha significancia la altura de los individuos de las diferentes especies.

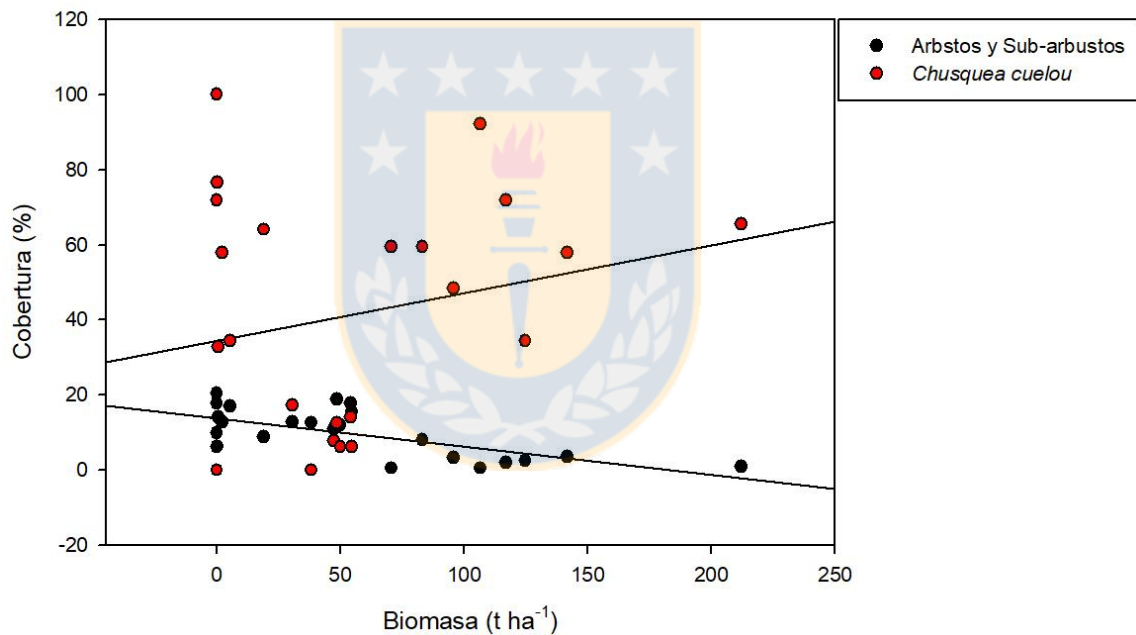


Figura 6. Variación de Porcentaje de cobertura de *Chusquea cueleou* en relación a biomasa de *Pinus contorta* y porcentaje de cobertura de arbustos y sub-arbustos nativos en el área de estudio ubicada en la Reserva Nacional Malalcahuello.

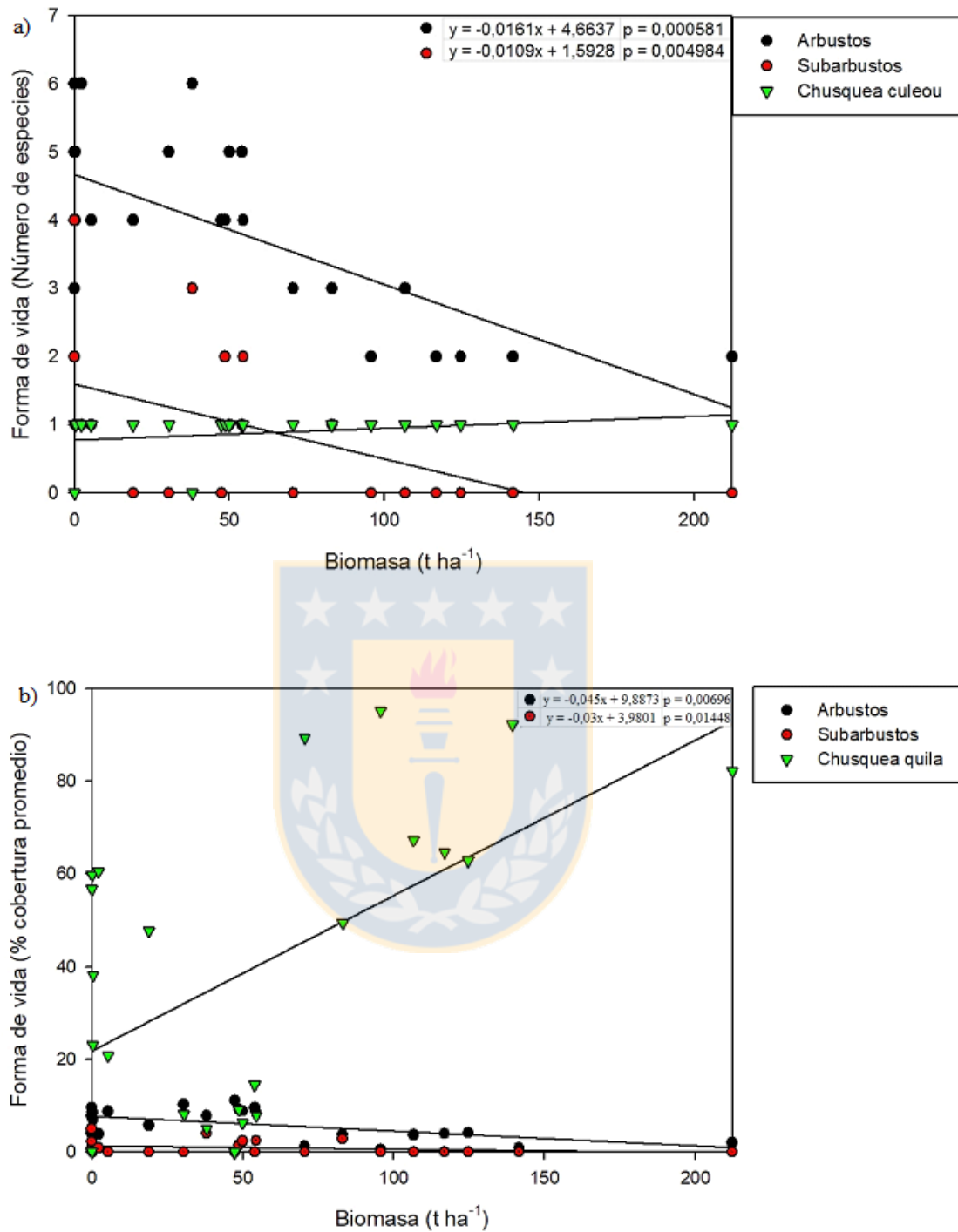


Figura 7. Variación de forma de vida en cuanto a a) riqueza y b) abundancia de especies arbustivas nativas a través del gradiente de invasión de *Pinus contorta* en Reserva Nacional Malalcahuello. Especies que presentaban regresiones lineales significativas ($p < 0,05$) presentan su función y valor p dentro del gráfico.

En cuanto al ciclo de vida de las hojas, 12 de las 16 especies presentan hoja perenne (Tabla 5); la riqueza de especies arbustivas que presentan este ciclo demuestra una pérdida significativa de especies a lo largo del gradiente de invasión ($F= 23,35$; $p < 0,05$) (Figura 8a), ocurriendo la misma situación para abundancia ($F= 20,04$; $p < 0,05$) (Figura 7b). Esta pérdida significativa se puede deber a que las plantas perennes siguen invirtiendo recursos fuertemente en el desarrollo de biomasa aérea, dejando en segundo plano su crecimiento radicular, esto provocaría que al no poder volver a las condiciones ambientales históricas termine bajo estrés ambiental, lo que finalmente lleva a que sus individuos comiencen a morir. Entre el mayor desarrollo aéreo que se puede dar se encuentra el mayor crecimiento en altura de los individuos, siendo uno de los mecanismos de adaptación más importantes registrados en individuos que se encuentran bajo sombra, además se encuentra un menor diámetro de tallo, lo que se traduce en una menor sustentación de la planta; una mayor cantidad de clorofila en las hojas y mayor área foliar, encontrándose que puede llegar a ser hasta 2,63 veces mayor, siendo una adaptación de las especies que presentan tolerancia a la sombra (Piña y Arboleda 2010), en el caso del área de estudio de las 12 especies con hoja perenne solo 4 especies presentaron una cierta tolerancia a la sombra (Tabla 5), por lo que solo estas contarían con la habilidad de adaptarse a las nuevas condiciones ambientales, encontrándose que de estas 4 solo 3 se mantienen con individuos en gran parte del gradiente, siendo *C. culeou*, *G. mucronata* y *G. poeppigii*. En el caso de las especies que presentan hoja caduca su distribución no es continua, se presenta en bajas abundancias ($0,99 \pm 0,44$ % promedio de cobertura; $n= 24$), y además no muestra un patrón claro de distribución en el gradiente por lo que se puede decir que las especies caducas no se ven afectadas fuertemente por la cobertura de biomasa de *P. contorta*, si no que existe un agente diferente a la biomasa de *P. contorta* que define su distribución y abundancia en el área de estudio.

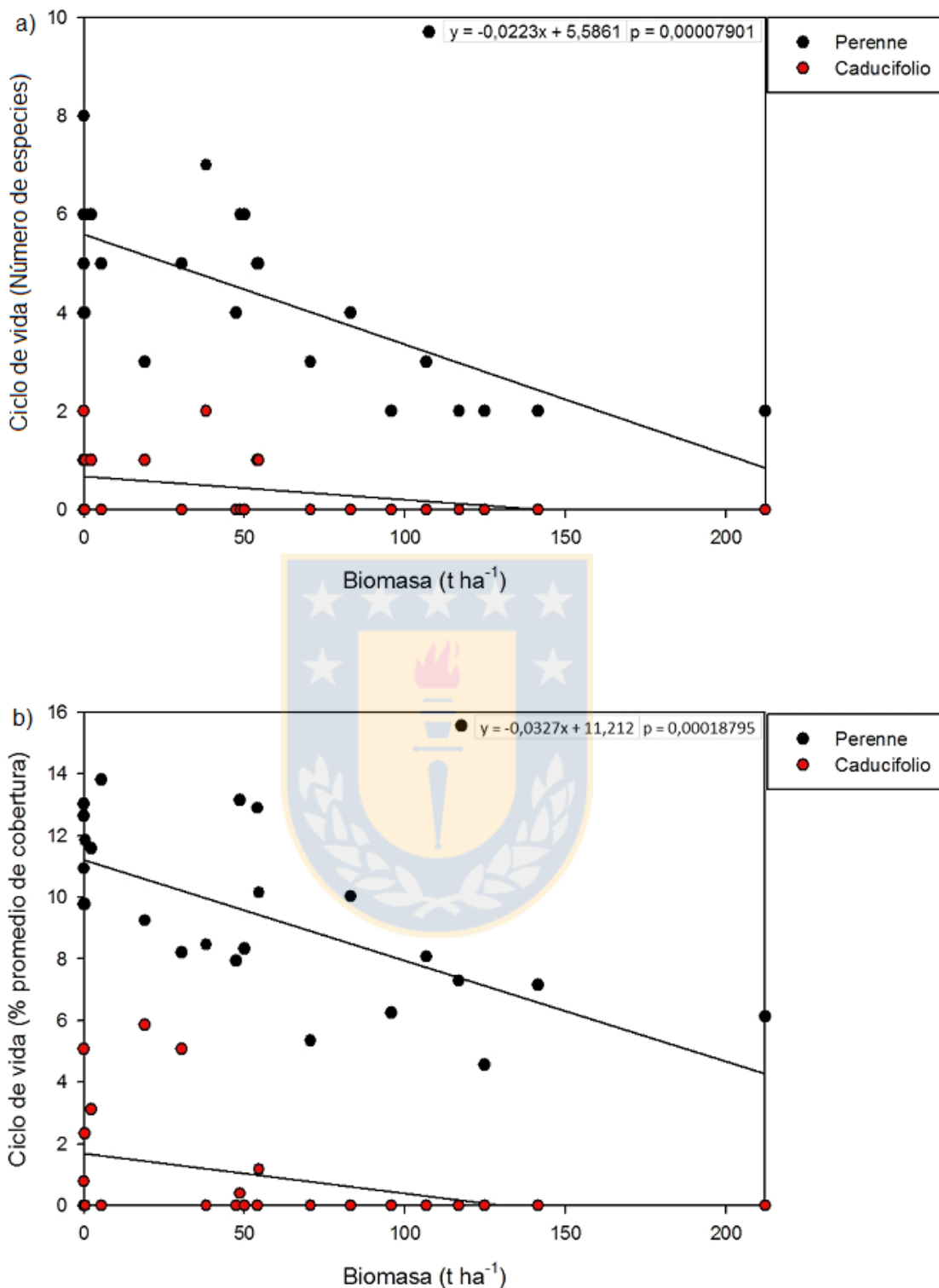


Figura 8. Variación del ciclo de vida de la hoja en cuanto a a) riqueza y b) abundancia de especies arbustivas nativas a través del gradiente de invasión de *Pinus contorta* en Reserva Nacional Malalcahuello. Especies que presentaban regresiones lineales significativas ($p < 0,05$) presentan su función y valor p dentro del gráfico.

Las especies que presentan los tipos de frutos (Tabla 5) aquenio ($F= 11,78$; $p < 0,05$), baya ($F= 8,08$; $p < 0,05$), cápsula ($F= 6,12$; $p < 0,05$), y legumbre ($F= 5,45$; $p < 0,05$), muestran una pérdida significativa de especies (Figura 9a); en cuanto a abundancia de arbustos solo las especies que poseen aquenio ($F= 8,14$; $p < 0,05$) y legumbre ($F= 6,57$; $p < 0,05$) exhiben una pérdida significativa de individuos (Figura 9b). El hecho de que el tipo de fruto baya en abundancia no continúe con la tendencia de riqueza se debe a que dentro de las especies que tienen este fruto se encuentra *G. mucronata*, la cual presenta la segunda mayor abundancia de individuos ($26,88 \pm 5,3$ promedio de cobertura; $n= 24$) a lo largo del gradiente, lo que provoca que tienda a suavizar la tendencia a pérdida; esto se comprobó excluyendo la especie del análisis, lo que resultó en una pérdida significativa de individuos. En el caso de aquenio esta baja significativa se puede deber al intento de adaptarse al nuevo ambiente a través de un aumento en la germinación de semillas, utilizando todos sus recursos en crear semillas más grandes para que sean capaces de germinar en condiciones desfavorables, pero al contar con especies intolerantes a la sombra la estrategia no cumple su objetivo; esta estrategia se describe en el trabajo de Sakurai y Takahashi (2017) en donde el aquenio a medida que las condiciones desfavorables aumentaban, su tamaño incrementaba para darle más reserva energética para el momento de germinar. En el caso del fruto legumbre solo contaba con una especie *Adesmia emarginata* la cual es intolerante a la sombra, por lo que más que una deficiente estrategia de adaptación en cuanto a su fruto, la especie estaría disminuyendo su población a causa de su incapacidad de tolerar la sombra.

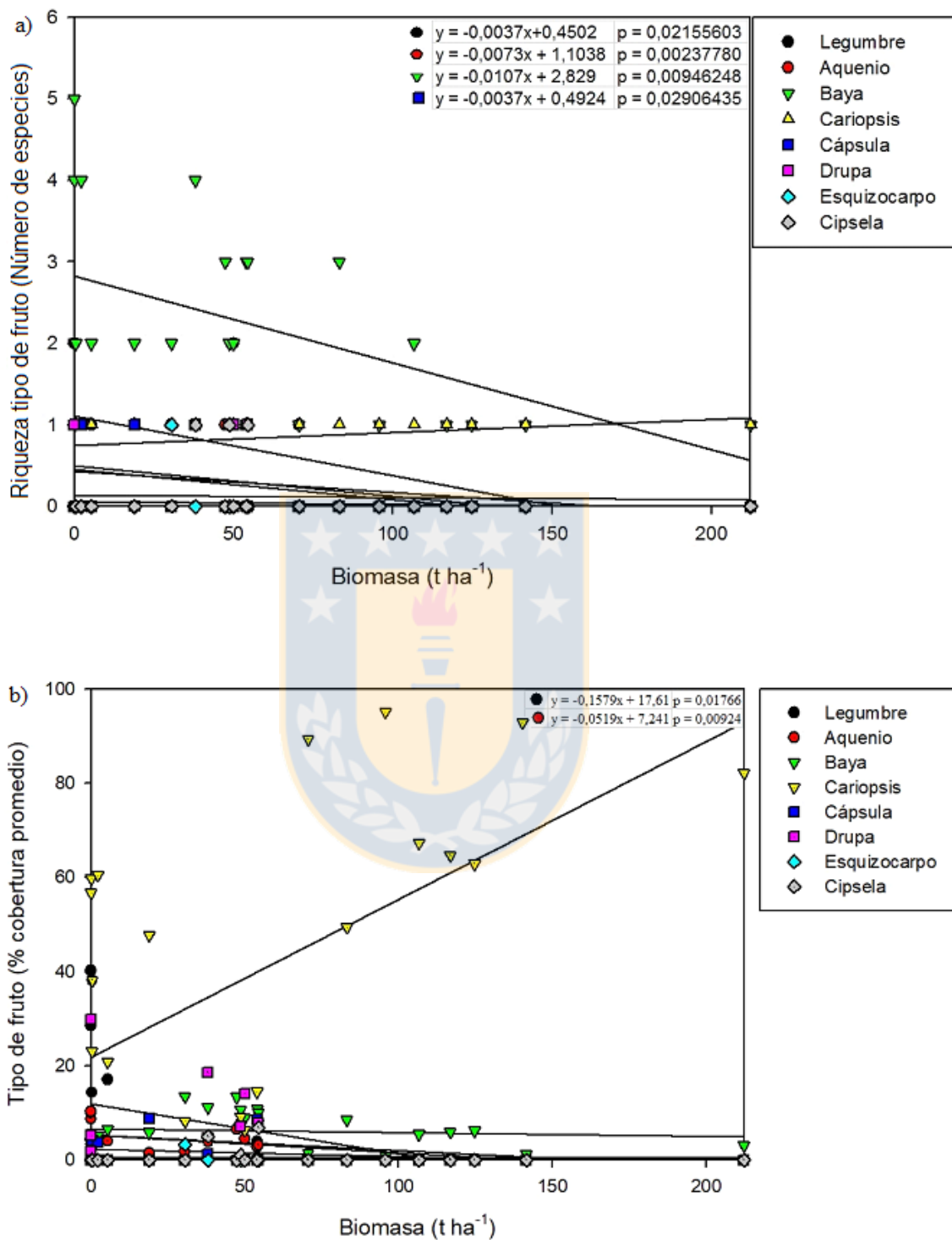


Figura 9. Variación de tipo de fruto en cuanto a) riqueza y b) abundancia de especies arbustivas nativas a través del gradiente de invasión de *Pinus contorta* en Reserva Nacional Malcalhuello. Especies que presentaban regresiones lineales significativas ($p < 0,05$) presentan su función y valor p dentro del gráfico.

La riqueza de especies de las 3 formas de dispersión (Tabla 5) presentes en arbustos nativos presenta una pérdida significativa a lo largo del gradiente (Zoocora $F= 11,63$; $p < 0,05$. Anemocora $F= 8,14$; $p < 0,05$. Balocora $F= 5,45$; $p < 0,05$) (Figura 10a); en cuanto a abundancia de las especies arbustivas que presentan dispersión por zoocoria ($F= 9,45$; $p < 0,05$) y anemocoria ($F= 7,66$; $p < 0,05$) muestran disminución significativa a lo largo del gradiente (Figura 10b). Pese a que las especies que presentan la dispersión balocoria tienen una pérdida significativa de especies en el gradiente, no se puede atribuir esta pérdida a la presencia de la cobertura de biomasa, ya que no se verían afectados los agentes de dispersión, por lo que se integró este dato solo con el fin de categorizar todas las especies. Las especies que dependen de animales para su dispersión disminuyen drásticamente, ya que, debido a este cambio de ecosistema muchas especies más especialistas quedan sin un hábitat adecuado para su sobrevivencia por lo que deben migrar hacia otras zonas, quedando solo las especies de fauna más generalistas de hábitat, en consecuencia muchas especies vegetales quedan sin su dispersor; este proceso también se describe en el artículo de Taylor *et al.* (2016) en donde se estudió el cambio de matorrales a una cobertura arbórea, encontrando que la fauna asociada al ecosistema original se veía impactada negativamente. En cuanto a las especies dispersadas por viento, la pérdida de estas se puede dar por el cambio de cobertura, pasando de un ecosistema abierto a uno densamente cerrado, lo que provocaría un cambio de dispersión móvil a uno básicamente por gravedad, lo cual puede ser perjudicial para la permanencia de la especie nativa en el sistema, debido a que aparte de existir una competencia inter-específica se sumaría la competencia intra-específica, esta limitante a la dispersión por viento es bastante conocida al punto de que se utiliza a favor de las especies anemócoras, estableciendo especies arbóreas con tal de direccionar las semillas hacia el lugar esperado y dar la configuración espacial que los manejadores del paisaje quieren obtener, esto, ya que los árboles trabajan como una especie de barrera para este tipo de dispersión junto con otros factores como la topografía y rasgos de semillas específicos de cada especie (Damschen *et al.* 2014).

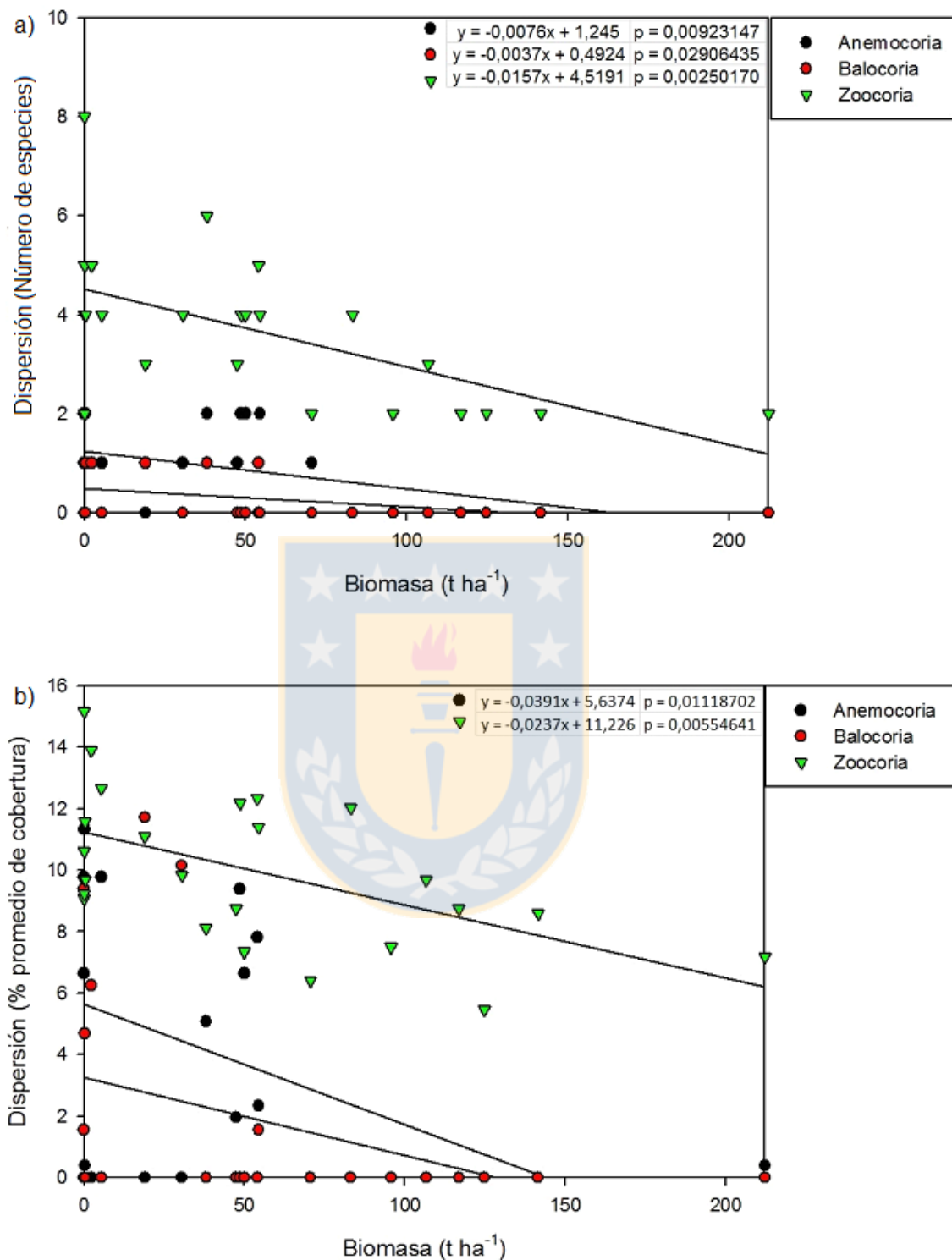


Figura 10. Variación de dispersión en cuanto a a) riqueza y b) abundancia de especies arbustivas nativas a través del gradiente de invasión de *Pinus contorta* en Reserva Nacional Malcalhuello. Especies que presentaban regresiones lineales significativas ($p < 0,05$) presentan su función y valor p dentro del gráfico.

Las especies que presentan polinización por insectos (Tabla 5) tienden a una pérdida significativa de especies a lo largo del gradiente de invasión ($F= 23,92$; $p < 0,05$) (Figura 11a), ocurriendo de forma similar en cuanto a abundancia ($F= 15,46$; $p < 0,05$) (Figura 11b), el que no exista una pérdida ni ganancia significativa de especies o individuos en el gradiente para las especies que se polinizan por viento (Tabla 5) se debe a que aquí solo se encontraron dos especies *E. rubrum* y *C. culeou*, siendo esta última la especie que predomina a lo largo del gradiente de invasión, por lo que esta marca la tendencia de las especies polinizadas por viento y al presentar datos de abundancia bastante homogéneos (Figura 6) la línea de tendencia se mantiene medianamente constante a lo largo del gradiente, por su parte *E. rubrum* si bien se presenta en forma discontinua en el gradiente de invasión, abarca al menos la primera mitad de este, por lo que debido a la baja representatividad de la población no se puede asegurar que las especies polinizadas por viento no se vean afectadas. En el caso de pérdida, tanto de riqueza como de abundancia de especies arbustivas que se polinizan por insectos se puede asociar al cambio de estar en un sistema abierto a uno cerrado, lo que podría perjudicar a los insectos debido a la falta de conectividad. Este decaimiento de abundancia y riqueza de insectos polinizadores dentro de ecosistemas invadidos también fue discutido en una investigación en donde se estudió la resistencia de una comunidad ante una especie invasora, si bien no encontraron pérdidas significativas de polinizadores ante la llegada de la especie invasora, si encontraron una debilitación en la red de interconexión de las plantas nativas que compartían polinizadores en sitios en donde existía una mayor abundancia de la especie introducida, lo que se atribuyó al hecho de que tanto plantas como polinizadores caen en un estrés ambiental debido al cambio de cobertura (Lindsay *et al.* 2011).

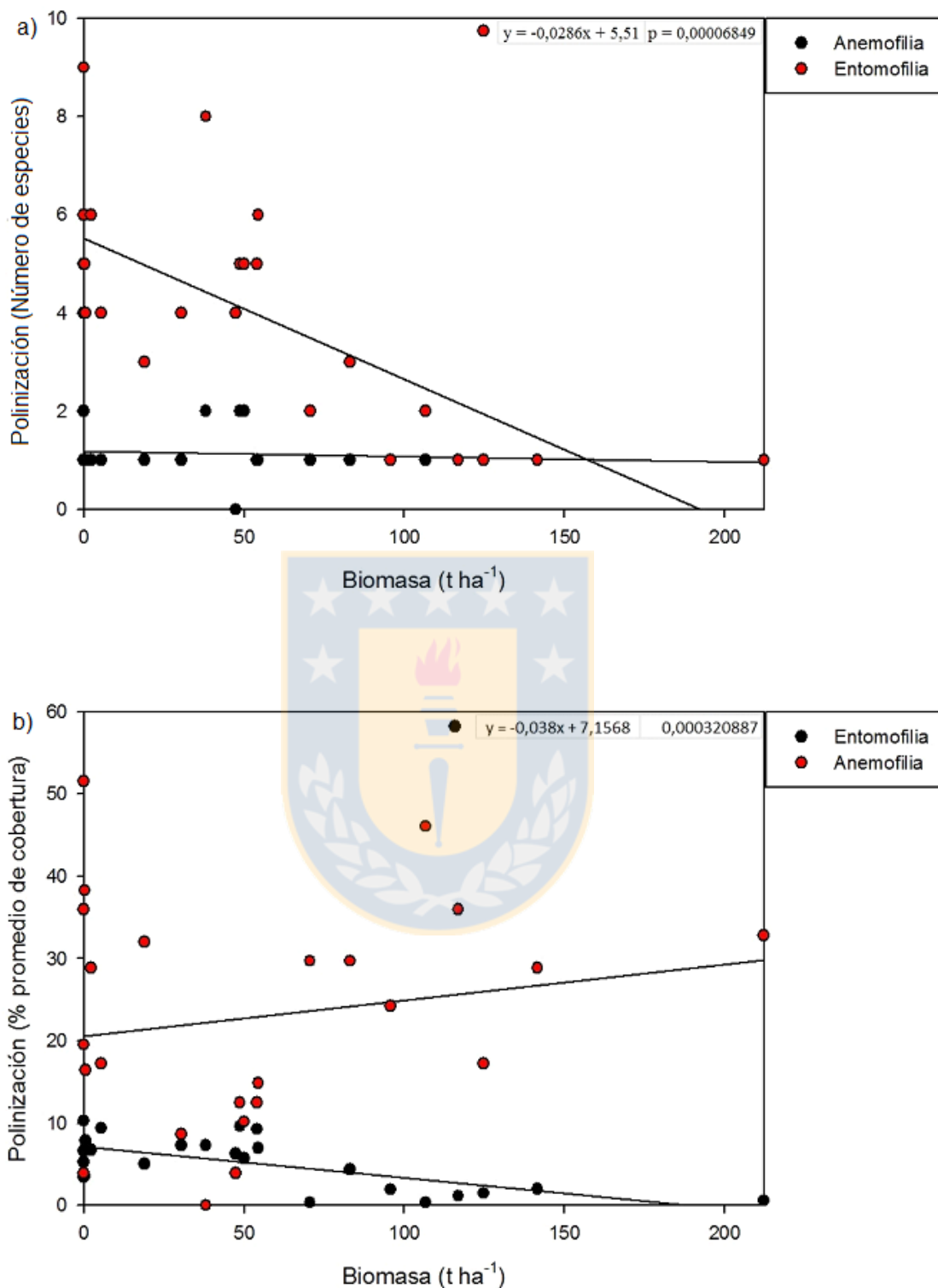


Figura 11. Variación de polinización en cuanto a a) riqueza y b) abundancia de especies arbustivas nativas a través del gradiente de invasión de *Pinus contorta* en Reserva Nacional Malalcahuello. Especies que presentaban regresiones lineales significativas ($p < 0,05$) presentan su función y valor p dentro del gráfico.

Tabla 5. Clasificación de especies arbustivas nativas presentes en la Reserva Nacional Malalcahuello según rasgos de crecimiento y reproductivos.

Especie	Forma de vida	Ciclo vida de hoja	Tipo de fruto	Tipo de dispersión	Tipo de polinización	Tolerancia a la sombra
<i>Adesmia emarginata</i>	Sub-arbusto	Perenne	Legumbre	Zoocora	Entomofilia	Intolerante
<i>Baccharis magellanica</i>	Sub-arbusto	Perenne	Aquenio	Anemócora	Entomofilia	Intolerante
<i>Baccharis neaei</i>	Arbusto	Perenne	Aquenio	Anemócora	Entomofilia	Sin información
<i>Baccharis obovata</i>	Arbusto	Perenne	Aquenio	Anemócora	Entomofilia	Intolerante/Semi-tolerante
<i>Berberis empetrifolia</i>	Sub-arbusto	Perenne	Baya	Zoocora	Entomofilia	Intolerante
<i>Berberis microphylla</i>	Arbusto	Perenne	Baya	Zoocora	Entomofilia	Intolerante
<i>Chusquea culeou</i>	<i>Chusquea culeou</i>	Perenne	Cariopsis	Zoocora	Anemofilia	Semi-tolerante
<i>Discaria chacaye</i>	Arbusto	Caduca	Cápsula	Balocora	Entomofilia	Intolerante/Semi-tolerante
<i>Empetrum rubrum</i>	Sub-arbusto	Perenne	Drupa	Zoocora	Anemofilia/Entomofilia	Intolerante
<i>Gaultheria mucronata</i>	Arbusto	Perenne	Baya	Zoocora	Entomofilia	Semi-tolerante
<i>Gaultheria poeppigii</i>	Arbusto	Perenne	Baya	Zoocora	Entomofilia	Intolerante/Semi-tolerante
<i>Maytenus disticha</i>	Sub-arbusto	Caduca	Cápsula	Balocora	Entomofilia	Intolerante/Semi-tolerante
<i>Mulinum spinosum</i>	Arbusto	Perenne	Esquizocarpo	Zoocora	Entomofilia	Sin información
<i>Ribes cucullatum</i>	Sub-arbusto	Caduca	Baya	Zoocora	Entomofilia	Semi-tolerante
<i>Ribes magellanicum</i>	Arbusto	Caduca	Baya	Zoocora	Entomofilia	Intolerante/Semi-tolerante
<i>Senecio subumbellatus</i>	Sub-arbusto	Perenne	Cipsela	Anemocora	Entomofilia	Sin información

5.2.2 Variables ambientales Un 31,05% de la variación explicada corresponde al eje 1, mientras que un 22,49% es explicado por el eje 2. Las variables que más contribuyeron al eje 1 son riqueza total de especies ($r=0,609$), pH del suelo ($r=0,559$) y temperatura del aire en otoño ($r=0,530$), las variables que se correlacionan negativamente son carga de hojarasca total ($r=-0,779$) y carga de hojarasca de *P. contorta* ($r=0,706$). Las variables que más aportaron positivamente al eje 2 son temperatura del aire en otoño ($r=0,5$) y radiación fotosintéticamente activa ($r=0,492$); La variable que se relacionó más negativamente es cobertura de copas ($r=-0,407$). La variable menos relevante fue el Fosforo presente en el suelo. Estos resultados primeramente explica que los mecanismos tras la pérdida de arbustos nativos son provocados principalmente por los cambios ambientales ocasionados por la biomasa aérea de *P. contorta* y que aún no ha sido o lo ha sido levemente traspasada la barrera abiótica de degradación.

Las especies *B. magellanica* se encuentra fuertemente correlacionado de forma negativa con el eje 2 y *A. emarginata* en una menor medida, por lo cual es de esperarse que las variables que se encuentran correlacionadas con este eje son los que están influyendo en la distribución de estas, entre ellas se encuentran (en orden de aportación al eje) temperatura del aire en otoño, radiación fotosintéticamente activa y nitrato presente en el suelo. *Baccharis magellanica* se encuentra solo en un punto del gradiente que presenta 0 t ha⁻¹ de biomasa de *P. contorta*, por su parte *A. emarginata* se encuentra presente hasta los 30 t ha⁻¹ aproximadamente, lo que transmite que ambas especies son bastante sensibles al cambio de ecosistema. La primera característica que se debe destacar de ambas especies es la intolerancia a la sombra que presentan (Riedemann *et al.* 2014), lo que va en apoyo a la asociación que se da entre la especie y las variables; ya que al introducirse una cubierta vegetal aérea cambian las condiciones climáticas bajo ellas, una de estas condiciones es la temperatura ambiental, la cual debido al sombreado de los árboles disminuye, lo cual podría provocar que las especies entren en un estado de latencia del cual se les torne muy difícil salir debido a la falta de temperatura y una menor cantidad de luz disponible. Sumado a esto la presencia de árboles impide transpasar una gran cantidad de radiación fotosintéticamente activa hasta la planta, lo que causa un menor crecimiento y una menor producción y calidad de frutos (Raffo y Iglesias 2004), lo cual estaría explicando la pérdida significativa de individuos dispersados por animales, ya que podrían estar

prefiriendo desplazarse hacia otros sitios que tienen frutos de mejor calidad y un ambiente más acorde con su hábitat histórico, además esto también podría explicar la pérdida significativa de especies polinizadas por insectos, debido a la menor calidad del polen.

Las especies *C. culeou*, *M. disticha* y *B. empetrifolia* están asociadas a sitios con una mayor presencia de biomasa de *P. contorta* y con mayores porcentajes de cobertura de copas, presentando un comportamiento semi-tolerante a la sombra las dos primeras especies (Rodríguez *et al.* 1995), lo cual les permite sacar provecho de la nueva situación, sin embargo estas especies no aumentan su abundancia en el sitio de estudio, excepto *C. culeou* la cual se caracteriza por dominar los sitios que han sido afectados por algún disturbio, lo cual es independiente de su severidad (Gonzalez *et al.* 2012); también se encuentran asociadas a una mayor carga de hojarasca de *P. contorta*, hojarasca mixta, lo que indicaría que cambios en el funcionamiento del ecosistema a causa de la llegada de la especie invasora están favoreciendo principalmente a la especie *C. culeou*, ocurriendo esto gracias a la rápida respuesta inicial de la especie (Muñoz *et al.* 2012), prefiriendo sitios con bajas cantidades de materia orgánica, lo que indicaría una clara ventaja competitiva frente a la mayoría de las especies nativas que prefieren sitios con sustrato más fértil (Figura 12), además esta mayor carga de hojarasca podría estar relacionada con la menor dispersión y polinización por parte de animales, sobre todo lo de menor tamaño, ya que estos verían limitado su desplazamiento por un nuevo parche hostil, debido a una posible baja o nula asociación animal-hojasca exótica.

Mulinum spinosum, *Senecio subumbellatus* y *Ribes magellanicum* están asociados a sitios con alta riqueza de arbustos nativos y riqueza en general, por lo que con esto se podría asumir que estas especies no se ven afectadas por cambios en la ejecución o pérdida de alguno de los rasgos estudiados, ya que como se puede ver en la figura su distribución de abundancia no sigue un patrón claro y aparte estas se encuentran escasamente en la zona de estudio, por lo que lo único que podría explicar su baja representatividad es el hecho que estas especies se encuentran asociadas a sitios con un pH más neutro en el suelo, lo cual a lo largo del gradiente se presenta en muy pocos sitios, siendo en las parcelas con menor carga de acículas de *P. contorta* en donde se presentaba el pH más ácido, lo cual

concuerta con el trabajo de Broquen *et al.* (2002) en donde se estudio la acicula de *P. ponderosa Douglas ex C. Lawson* versus pH del suelo.



VI. CONCLUSIONES

En el sitio de estudio ubicado en la Reserva Nacional Malalcahuello existe una pérdida de individuos y especies arbustivas nativas que se relaciona directamente con el aumento de cobertura de copas producto de la invasión de *P. contorta*, de los cuales los que se ven más afectados son las especies que presentan hoja perenne, una dispersión zoocora o anemócora, son polinizados por insectos y presentan el fruto aquenio, como lo son las especies de la familia *Baccharis* presentes. En cuanto variables ambientales las que más definen la distribución y abundancia de los arbustos nativos son pH del suelo, temperatura del aire en otoño, radiación fotosintéticamente activa y cobertura de copas, siendo menos influyentes las relacionadas a nutrientes del suelo.

Los datos demuestran que las especies presentes en el gradiente están siendo llevadas a extinciones locales debido al traspaso de la barrera de degradación biótica, siendo una de las consecuencias de esto la declinación de polinizadores y dispersores en general, por lo que si se piensa en restaurar estos sitios se debe estudiar la viabilidad de las semillas y a partir de esto dividir los sitios en dos: a) Número de años desde la invasión es superior a la media de viabilidad, en donde se debería realizar una restauración activa, esto porque los años transcurridos desde el comienzo de la invasión son mayores, lo que podría provocar que más interacciones biológicas dentro de los sitios se hayan visto modificadas o eliminadas, siendo más compleja la recuperación de estas; b) Sitios recientemente afectados por la invasión en donde los años transcurridos son menor a la media de viabilidad de las semillas, con el fin de asegurar al menos cierta diversidad compositiva al comienzo, en este caso se podría pensar en una restauración natural asistida, ya que, las variables ambientales que producen la declinación de individuos y especies a lo largo del gradiente de invasión están relacionados en casi su totalidad a la biomasa aérea de *P. contorta*, y en una mínima parte a modificaciones en el sustrato, por lo que retirando los individuos de *P. contorta* podría ser suficiente para una restauración exitosa.

La tolerancia a la sombra si bien era un rasgo que podría haber explicado en gran medida la pérdida de riqueza y abundancia no fue estudiada en este trabajo debido a la falta de información bibliográfica de 3 especies, sin embargo dentro del estudio de los rasgos se utilizó la información existente como complemento.

Los datos en varios rasgos fueron suavizados por las especies *C. culeou* y *G. mucronata* las cuales resultaron ser las más resistentes a la invasión, disminuyendo escasamente su abundancia en las zonas más invadidas, por lo que son especies bastante interesante de estudiar para ver cuál es el rasgo específico que comparten que las hace asegurar de mejor manera su permanencia en el sitio, en particular a futuro se podría investigar sobre el efecto en conjunto de *P. contorta* y *C. culeou* sobre las especies arbustivas o hierbas, esto debido al comportamiento tan dominante que ambas presentan.



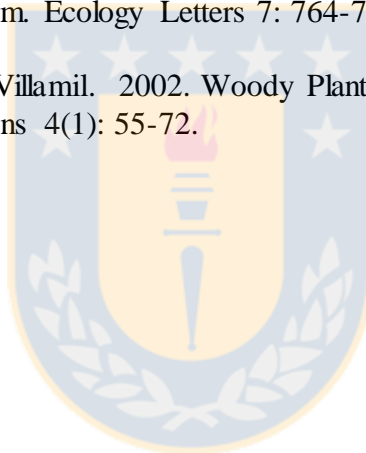
VII. BIBLIOGRAFÍA

1. Alexander J.M., B. Naylor, M. Poll, P.J. Edwards, y H. Dietz. 2009. Plant invasions along mountain roads: the altitudinal amplitude of alien Asteraceae forbs in their native and introduced ranges. *Ecography* 32(2): 334-344.
2. Brambach F., C. Leuschner, A. Tjoa, y H. Culmsee. 2017. Diversity, endemism, and composition of tropical mountain forest communities in Sulawesi, Indonesia, in relation to elevation and soil properties. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 27: 68-79.
3. Braun A.C., D. Troeger, R. Garcia, M. Aguayo, R. Barra, y J. Vogt. 2017. Assessing the impact of plantation forestry on plant biodiversity. *Global Ecology and Conservation* 10: 159-172.
4. Broquen P., F. Candan, G. Falbo, A. Aparcarian, y J. GIRARDIN. 2002. Efecto del *Pinus ponderosa* Dougl. sobre la reacción del suelo en el Sudoeste del Neuquén, Argentina. *Bosque* 23(1): 47-60.
5. Castro-Díez P., A. Pauchard, A. Traveset, y M. Vilá. 2016. Linking the impacts of plant invasion on community functional structure and ecosystem properties. *Journal of Vegetation Science* 25: 1-10.
6. Cobar-Carranza A.J., R.A. García, A. Pauchard, y E. Peña. 2015. Efecto de la alta temperatura en la germinación y supervivencia de semillas de la especie invasora *Pinus contorta* y dos especies nativas del sur de Chile. *Bosque* 36(1): 53-60.
7. Chabrerie O., J. Loinard, S. Perrin, R. Saguez, y G. Decocq. 2009. Impact of *Prunus serotina* invasion on understory functional diversity in a European temperate forest. *Biological Invasions* 12(6): 1891-1907.
8. Daehler C. 2005. Upper-montane plant invasions in the Hawaiian Islands: Patterns and opportunities. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 7: 203-216.
9. Damschen E.I., D.V. Baker, G. Bohrer, R. Nathan, J.L. Orrock, J.R. Turner, L.A. Brudvig, N.M. Haddad, D.J. Levey, y J.J. Tewksbury. 2014. How fragmentation and corridors affect wind dynamics and seed dispersal in open habitats. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 111(9): 3484-3489.
10. Delmas C., S. Delzon, y C. Lortie. 2011. A meta-analysis of the ecological significance of density in tree invasions. *Community Ecology* 12(2): 171-178.
11. Despain D. 2001. Dispersal ecology of lodgepole pine (*Pinus contorta* Dougl.) in its native environment as related to Swedish forestry. *Forest Ecology and Management* 141: 59-68.

12. Gaertner M., A. Den Breeyen, H. Cang, y D.M. Richardson. 2009. Impacts of alien plant invasions on species richness in Mediterranean-type ecosystems: a meta-analysis. *Progress in Physical Geography* 33(3): 319-338.
13. Gajardo R. 1994. La Vegetación natural de Chile: clasificación y distribución geográfica. Editorial Universitaria.
14. Gonzalez M., M. Szejner, A. Muñoz, y J. Silva. 2012. Incendios catastróficos en bosques andinos de *Araucaria-Nothofagus*: Efecto de la severidad y respuesta de la vegetación. *Bosque* 49: 12-17.
15. Grime J. 1998. Benefits of plant diversity to ecosystems: immediate, filter and founder effects. *Journal of Ecology* 86: 902-910.
16. Hejda M., P. Pyšek, y V. Jarošík. 2009. Impact of invasive plants on the species richness, diversity and composition of invaded communities. *Journal of Ecology* 97: 393-403.
17. Holmes P.M., y R.M. Cowling. 1997. The Effects of Invasion by *Acacia saligna* on the Guild Structure and Regeneration Capabilities of South African Fynbos Shrublands. *The Journal of Applied Ecology* 34(2): 317.
18. Jakubos B., y W. Romme. 1993. Invasion of Subalpine Meadows by Lodgepole Pine in Yellowstone National Park, Wyoming, U.S.A. *Arctic and Alpine Research* 25: 382-390.
19. Langdon B., A. Pauchard, y M. Aguayo. 2010. *Pinus contorta* invasion in the Chilean Patagonia: local patterns in a global context. *Biological Invasions* 12(12): 3961-3971.
20. Lindsay D.L., P. Bailey, R.F. Lance, M.J. Clifford, R. Delph, y N.S. Cobb. 2011. Effects of a nonnative, invasive lovegrass on *Agave palmeri* distribution, abundance, and insect pollinator communities. *Biodiversity and Conservation* 20(13): 3251-3266.
21. Muñoz A.A., M.E. González, C. Celedón, y T.T. Veblen. 2012. Respuesta inicial de la regeneración arbórea luego de la floración y muerte de *Chusquea culeou* (Poaceae) en bosques andinos del centro-sur de Chile. *Bosque* 33(2): 9-10.
22. Olden J.D., N. Leroy Poff, M.R. Douglas, M.E. Douglas, y K.D. Fausch. 2004. Ecological and evolutionary consequences of biotic homogenization. *Trends Ecol. Evol.* 19(1): 18-24.

23. Oliver T.H., M.S. Heard, N.J. Isaac, D.B. Roy, D. Procter, F. Eigenbrod, R. Freckleton, A. Hector, C.D. Orme, O.L. Petchey, V. Proenca, D. Raffaelli, K.B. Suttle, G.M. Mace, B. Martin-Lopez, B.A. Woodcock, y J.M. Bullock. 2015. Biodiversity and Resilience of Ecosystem Functions. *Trends Ecol. Evol.* 30(11): 673-84.
24. Peña E., M. Hidalgo, B. Langdon, y A. Pauchard. 2008. Patterns of spread of *Pinus contorta* Dougl. ex Loud. invasion in a Natural Reserve in southern South America. *Forest Ecology and Management* 256(5): 1049-1054.
25. Peralta M., R. Gajardo, y M. Puente. 1980. Vegetación del Bosque de Araucaría araucana (Mol.) K. Koch en la cordillera de los Andes (Lonquimay Prov. Malleco). 117.
26. Piña M., y M.E. Arboleda. 2010. Efecto de dos ambientes lumínicos en el crecimiento inicial y calidad de plantas de *Crescentia cujete*. *Bioagro* 22: 61-66.
27. Raffo M., y N. Iglesias. 2004. Efecto de la interceptación y distribución de la radiación fotosintéticamente activa en manzanos cv. fuji, bajo cuatro sistemas de conducción en alta densidad. *RIA Revista de Investigaciones Agropecuarias* 33: 29-42.
28. Richardson D., y M. Rejmánek. 2004. Conifers as invasive aliens: a global survey and predictive framework. *Diversity and Distributions* 10: 321-331.
29. Riedemann P., S. Teillier, y G. Aldunate. 2014. Arbustos nativos de la zona centro-sur de Chile. *Guía de Campo*. Ed Corporación Chilena de la Madera: 308 p.
30. Rodríguez G., R.R. Ríos, y H.L. Barrales. 1995. *Plantas ornamentales Chilenas*. Lamas.
31. Rundel P.W., I.A. Dickie, y D.M. Richardson. 2014. Tree invasions into treeless areas: mechanisms and ecosystem processes. *Biological Invasions* 16(3): 663-675.
32. Sakurai A., y K. Takahashi. 2017. Flowering phenology and reproduction of the *Solidago virgaurea* L. complex along an elevational gradient on Mt Norikura, central Japan. *Plant Species Biology* 32(4): 270-278.
33. Sanfuentes C., A. Sierra-Almeida, y L. Cavieres. 2012. Efecto del aumento de la temperatura en la fotosíntesis de una especie alto-andina en dos altitudes. *Gayana Bot.* 69: 37-45.
34. Santibañez F., y J. Uribe. 1993. *Atlas agroclimático de Chile: regiones sexta, séptima, octava y novena*.

35. Schwery O., R.E. Onstein, Y. Bouchenak-Khelladi, Y. Xing, R.J. Carter, y H.P. Linder. 2015. As old as the mountains: the radiations of the Ericaceae. *New Phytologist* 207(2): 355-367.
36. Taylor K.T., B.D. Maxwell, A. Pauchard, M.A. Nuñez, L.J. Rew, y M. Rejmanek. 2016. Native versus non-native invasions: similarities and differences in the biodiversity impacts of *Pinus contorta* introduced and native ranges. *Diversity and Distributions* 22(5): 578-588.
37. Urrutia J., A. Pauchard, y R. García. 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 Botanica* 70: 92-100.
38. Yurkonis K., y S. Meiners. 2004. Invasion impacts local species turnover in a successional system. *Ecology Letters* 7: 764-769.
39. Zalba S.M., y C.B. Villamil. 2002. Woody Plant Invasion in Relictual Grasslands. *Biological Invasions* 4(1): 55-72.



VIII. APÉNDICE

Anexo 1. Clasificación de especies vegetales en el gradiente de invasión de *Pinus contorta*, en la Reserva Nacional Malalcahuello, Región de la Araucanía.

Especie	Origen fitogeográfico	Forma de vida	Familia
<i>Acaena pinnatifida</i>	Nativa	Hierba perenne	Rosaceae
<i>Adesmia emarginata</i>	Nativa	Sub-arbusto perenne	Fabaceae
<i>Anthoxanthum odoratum</i>	Introducida	Hierba perenne	Poaceae
<i>Araucaria araucana</i>	Nativa	Árbol perenne	Araucariaceae
<i>Baccharis magellanica</i>	Nativa	Arbusto perenne	Asteraceae
<i>Baccharis neaei</i>	Nativa	Arbusto perenne	Asteraceae
<i>Baccharis obovata</i>	Nativa	Arbusto perenne	Asteraceae
<i>Berberis empetrifolia</i>	Nativa	Sub-arbusto perenne	Berberidaceae
<i>Berberis microphylla</i>	Nativa	Arbusto perenne	Berberidaceae
<i>Carex sp.</i>	No identificada	No identificada	No identificada
<i>Cerastium arvense</i>	Introducida	Hierba perenne	Caryophyllaceae
<i>Chloraea magellanica</i>	Nativa	Hierba perenne	Orchidaceae
<i>Chusquea culeou</i>	Nativa	Arbusto perenne	Poaceae
<i>Discaria chacaye</i>	Nativa	Arbusto perenne	Rhamnaceae
<i>Empetrum rubrum</i>	Nativa	Sub-arbusto perenne	Ericaceae
<i>Euphrasia sp.</i>	No identificada	No identificada	No identificada
<i>Festuca scabriuscula</i>	Nativa	Hierba perenne	Poaceae
<i>Galium aparine</i>	Introducida	Hierba anual	Rubiaceae
<i>Galium hypocarpium</i>	Nativa	Hierba perenne	Rubiaceae
<i>Gaultheria mucronata</i>	Nativa	Arbusto perenne	Ericaceae
<i>Gaultheria poeppigii</i>	Nativa	Arbusto perenne	Ericaceae
<i>Hieracium pilosella</i>	Introducida	Hierba perenne	Asteraceae
<i>Hypochaeris radicata</i>	Introducida	Hierba perenne	Asteraceae
<i>Lathyrus magellanicus</i>	Nativa	Hierba perenne	Fabaceae

<i>Lycopodium magellanicum</i>	Nativa	Hierba perenne	Lycopodiaceae
<i>Lycopodium paniculatum</i>	Nativa	Hierba perenne	Lycopodiaceae
<i>Maytenus disticha</i>	Nativa	Arbusto perenne	Elastraceae
<i>Monocot. 1</i>	No identificada	No identificada	No identificada
<i>Montiopsis gayana</i>	Nativa	Hierba perenne	Montiaceae
<i>Mulinum spinosum</i>	Nativa	Arbusto perenne	Apiaceae
<i>Nothofagus antarctica</i>	Nativa	Árbol perenne	Nothofaceae
<i>Pinus contorta</i>	Introducido	Árbol perenne	Pinaceae
<i>Pinus sylvestris</i>	Introducida	Árbol perenne	Pinaceae
<i>Poaceae</i>	No identificada	No identificada	No identificada
<i>Potentilla chilensis</i>	Nativa	Hierba perenne	Rosaceae
<i>Quinchamalium chilense</i>	Nativa	Hierba perenne	Schoepfiaceae
<i>Rhodophiala andicola</i>	Nativa	Hierba perenne	Amarylladaceae
<i>Rhodophiala sp.</i>	No identificada	No identificada	No identificada
<i>Ribes cucullatum</i>	Nativa	Arbusto perenne	Grossulariaceae
<i>Ribes magellanicum</i>	Nativa	Arbusto perenne	Grossulariaceae
<i>Rodophiala sp</i>	No identificada	No identificada	No identificada
<i>Rosaceae</i>	No identificada	No identificada	No identificada
<i>Rumex acetosella</i>	Introducida	Hierba perenne	Polygonaceae
<i>Senecio sp.</i>	No identificada	No identificada	No identificada
<i>Senecio subumbellatus</i>	Nativa	Sub-arbusto perenne	Asteraceae
<i>Sisyrinchium sp.</i>	No identificada	No identificada	No identificada
<i>Trifolium repens</i>	Introducida	Hierba perenne	Fabaceae
<i>Vicia nigricans</i>	Nativa	Hierba perenne	Fabaceae
<i>Viola reichei</i>	Nativa	Hierba perenne	Violaceae

Anexo 2. Resultados de regresión lineal de la variación de riqueza de especies arbustivas y Biomasa de *Pinus contorta* en la Reserva Nacional Malacahuello. Valores p en negrita y cursiva muestran resultados significativos.

	Ecuación	R ²	p
Riqueza de especies	$y = -0,0270x + 6,2565$	0,477	<i>0,000187</i>
Riqueza de familias	$y = -0,0179x + 4,677$	0,4885	<i>0,000145</i>

Anexo 3. Resultados de regresión lineal de la variación de abundancia de individuos por especie arbustiva y Biomasa de *Pinus contorta* en la Reserva Nacional Malalcahuello. Valores p en negrita y cursiva muestran resultados significativos.

Especie	Ecuación	R ²	p
Abundancia total	$y = -0,0278x + 8,8338$	0,5363	<i>0,000047</i>
<i>Adesmia emarginata</i>	$y = -0,1579x + 17,611$	0,2302	<i>0,01766923</i>
<i>Baccharis magellanica</i>	$y = -0,0094x + 1,0322$	0,0427	0,33270713
<i>Baccharis neaei</i>	$y = -0,1426x + 19,971$	0,2774	<i>0,00819092</i>
<i>Baccharis obovata</i>	$y = -0,0037x + 0,7204$	0,0113	0,62132253
<i>Berberis empetrifolia</i>	$y = 0,0011x + 1,1762$	0,0002	0,94576753
<i>Berberis microphylla</i>	$y = -0,0347x + 6,0511$	0,0836	0,17061537
<i>Chusquea culeou</i>	$y = 0,1271x + 34,382$	0,0516	0,28586282
<i>Discaria chacayi</i>	$y = -0,0484x + 6,2731$	0,1352	0,07716708
<i>Empetrum rubrum</i>	$y = -0,0395x + 6,7636$	0,0532	0,27825959
<i>Gaultheria mucronata</i>	$y = -0,0306x + 28,546$	0,0043	0,75996021
<i>Gaultheria poeppigii</i>	$y = -0,1009x + 17,319$	0,1655	<i>0,04848388</i>
<i>Maytenus disticha</i>	$y = -0,0024x + 0,2581$	0,0427	0,33270713
<i>Mulinum spinosum</i>	$y = -0,0003x + 0,1464$	0,0007	0,90324087
<i>Ribes cucullatum</i>	$y = -0,0012x + 0,1939$	0,0221	0,48768183
<i>Ribes magellanicum</i>	$y = -0,0001x + 0,0717$	0,0004	0,92178571
<i>Senecio subumbellatus</i>	$y = -0,0008x + 0,8264$	0,0003	0,93185977

Anexo 4. Resultados de regresión lineal de la variación de riqueza de especies arbustivas según su forma de vida y Biomasa de *Pinus contorta* en la Reserva Nacional Malalcahuello. Valores p en negrita y cursiva muestran resultados significativos.

Variable	Ecuación	R ²	p
Arbustos	$y = -0,0161x + 4,6637$	0,4228	<i>0,000581903</i>
Sub-arbustos	$y = -0,0109x + 1,5928$	0,3068	<i>0,004984996</i>

Anexo 5. Resultados de regresión lineal de la variación de abundancia de especies arbustivas según su forma de vida y Biomasa de *Pinus contorta* en la Reserva Nacional Malalcahuello. Valores p en negrita y cursiva muestran resultados significativos.

Variable	Ecuación	R ²	p
Arbusto	$y = -0,0452x + 9,8873$	0,287	<i>0,006969196</i>
Sub-arbusto	$y = -0,03x + 3,9801$	0,2426	<i>0,014482953</i>
Chusquea culeou	$y = 0,1271x + 34,382$	0,0516	0,285862822

Anexo 6. Resultados de regresión lineal de la variación de riqueza de especies arbustivas según su ciclo de vida de hoja y Biomasa de *Pinus contorta* en la Reserva Nacional Malalcahuello. Valores p en negrita y cursiva muestran resultados significativos.

Variable	Ecuación	R ²	p
Perenne	$y = -0,0223x + 5,5861$	0,515	<i>0,000079014</i>
Caducifolio	$y = -0,0047x + 0,6704$	0,16	0,052800205

Anexo 7. Resultados de regresión lineal de la variación de abundancia de especies arbustivas según su ciclo de vida de hoja y Biomasa de *Pinus contorta* en la Reserva Nacional Malalcahuello. Valores p en negrita y cursiva muestran resultados significativos.

Variable	Ecuación	R ²	p
Perenne	$y = -0,0327x + 11,212$	0,4768	<i>0,000187951</i>
Caducifolio	$y = -0,013x + 1,6992$	0,1531	0,058644767

Anexo 8. Resultados de regresión lineal de la variación de riqueza de especies arbustivas según su fruto y Biomasa de *Pinus contorta* en la Reserva Nacional Malalcahuello. Valores p en negrita y cursiva muestran resultados significativos.

Variable	Ecuación	R ²	p
Legumbre	$y = -0,0037x + 0,4502$	0,2177	<i>0,021556032</i>
Aquenio	$y = -0,0073x + 1,1038$	0,3488	<i>0,00237781</i>
Baya	$y = -0,0107x + 2,829$	0,2687	<i>0,009462486</i>
Cariopsis	$y = 0,0016x + 0,7465$	0,0553	0,268574116
Cápsula	$y = -0,0037x + 0,4924$	0,1986	<i>0,029064359</i>
Drupa	$y = -0,0107x + 2,829$	0,2687	0,132914569
Esquizocarpo	$y = -0,0003x + 0,0596$	0,0082	0,674512428
Cipsela	$y = -0,0003x + 0,1412$	0,0025	0,818085036

Anexo 9. Resultados de regresión lineal de la variación de abundancia de especies arbustivas según su fruto y Biomasa de *Pinus contorta* en la Reserva Nacional Malalcahuello. Valores p en negrita y cursiva muestran resultados significativos.

Variable	Ecuación	R ²	p
Legumbre	$y = -0,1579x + 17,611$	0,2302	<i>0,017669234</i>
Aquenio	$y = -0,0519x + 7,2411$	0,2701	<i>0,009247446</i>
Baya	$y = -0,0277x + 8,8929$	0,0992	0,133880126
Cariopsis	$y = 0,1271x + 34,382$	0,0516	0,285862822
Cápsula	$y = -0,0254x + 3,2656$	0,1502	0,061282034
Drupa	$y = -0,0395x + 6,7636$	0,0532	0,278259592
Esquizocarpo	$y = -0,0003x + 0,1464$	0,0007	0,90324087
Cipsela	$y = -0,0008x + 0,8264$	0,0003	0,931859768

Anexo 10. Resultados de regresión lineal de la variación de riqueza de especies arbustivas según dispersión de su semilla y Biomasa de *Pinus contorta* en la Reserva Nacional Malacahuello. Valores p en negrita y cursiva muestran resultados significativos.

Variable	Ecuación	R ²	p
Anemócora	$y = -0,0076x + 1,245$	0,2702	<i>0,009231471</i>
Balocora	$y = -0,0037x + 0,4924$	0,1986	<i>0,029064359</i>
zoocora	$y = -0,0157x + 4,5191$	0,346	<i>0,002501702</i>

Anexo 11. Resultados de regresión lineal de la variación de abundancia de especies arbustivas según dispersión de semilla y Biomasa de *Pinus contorta* en la Reserva Nacional Malacahuello. Valores p en negrita y cursiva muestran resultados significativos.

Variable	Ecuación	R ²	p
Zoocoria	$y = -0,0237x + 11,226$	0,3005	<i>0,0055464</i>
Anemocoria	$y = -0,0391x + 5,6374$	0,2585	<i>0,011187</i>
balocoria	$y = -0,0254x + 3,2656$	0,1502	0,061282

Anexo 12. Resultados de regresión lineal de la variación de riqueza de especies arbustivas según tipo de polinización y Biomasa de *Pinus contorta* en la Reserva Nacional Malacahuello. Valores p en negrita y cursiva muestran resultados significativos.

Variable	Ecuación	R ²	p
Anemofilia	$y = -0,001x + 1,1803$	0,0162	0,553690537
Entomofilia	$y = -0,0286x + 5,51$	0,521	<i>0,000068492</i>

Anexo 13. Resultados de regresión lineal de la variación de riqueza de especies arbustivas según tipo de polinización y Biomasa de *Pinus contorta* en la Reserva Nacional Malacahuello. Valores p en negrita y cursiva muestran resultados significativos.

Variable	Ecuación	R ²	p
Anemofilia	$y = 0,0438x + 20,573$	0,0321	0,401992553
Entomofilia	$y = -0,038x + 7,1568$	0,4518	<i>0,000320887</i>