

UCH~FC
MAG-B
S 39
C. J

Efectos de la especie exótica
***Teline monspessulana* (L.) K. Koch**
sobre la regeneración de especies nativas en el
Bosque Maulino

Tesis entregada a la Universidad de Chile
en cumplimiento parcial de los requisitos
para optar al grado de

Magíster en Ciencias Biológicas con Mención en
Ecología y Biología Evolutiva

Facultad de Ciencias

Por

Andrea Karina Suardo Saavedra

Junio, 2007

Director de Tesis Dr: Ramiro Bustamante

FACULTAD DE CIENCIAS

UNIVERSIDAD DE CHILE

INFORME DE APROBACION

TESIS DE MAGISTER

Se informa a la Escuela de Postgrado de la Facultad de Ciencias que la Tesis de Magíster presentada por el candidato

ANDREA KARINA SUARDO SAAVEDRA

Ha sido aprobada por la comisión de Evaluación de la tesis como requisito para optar al grado de Magíster en Ciencias Biológicas con mención en Ecología y Biología Evolutiva, en el examen de Defensa de Tesis rendido el día 02 de Octubre de 2006.

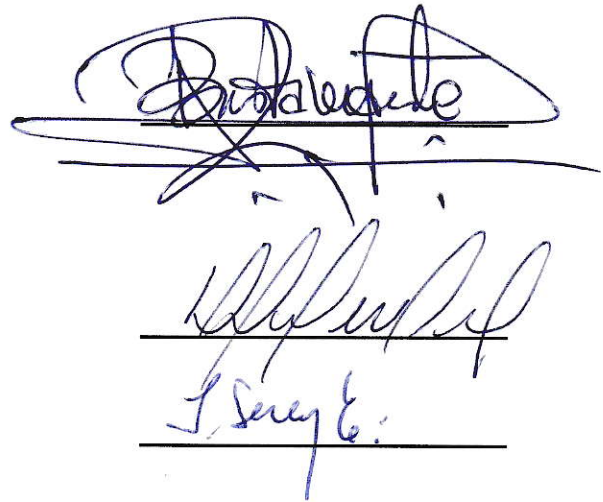
Director de Tesis:

Dr. Ramiro Bustamante

Comisión de Evaluación de la Tesis

Dr. Lohengrin Cavieres

Dr. Italo Serey



Handwritten signatures of the Director of Thesis and the members of the Thesis Evaluation Commission. The signatures are written in blue ink over horizontal lines. The top signature is for Ramiro Bustamante, the middle for Lohengrin Cavieres, and the bottom for Italo Serey.

AGRADECIMIENTOS

Doy las gracias a la comisión, Dr. Ítalo y Dr. Lohengrin por haber participado en el desarrollo de esta tesis, aportando con sus comentarios y sugerencias tanto para la preparación del proyecto como para la presentación final del manuscrito.

Por supuesto agradecer doblemente a Ramiro, como tutor, quien me ayudó durante todo el desarrollo de esta tesis, y también como amigo, de quien tuve todo el apoyo que pude necesitar durante mi paso por el magíster. Gracias por la paciencia...

Gracias a todas las personas que me ayudaron en terreno. En particular a los Hermanitos Zúñiga, a Ronnie quien fue mi compañero en los terrenos más pesados, y a Yuri, siempre con buena disposición e ingenio para sortear todas las adversidades, gracias por presentarme el bosque de Los Queules y por cocinar tan rico!!! A Fernando Campos, por prestarnos su acogedora cabaña de Los Queules y por contactarme con los lugareños donde desarrollé este trabajo, y a todos los tesistas que pasaron por la cabaña, gracias por los gratos y sanos momentos de entretenimiento.

A toda la gente del laboratorio y lugares cercanos a éste que no sólo me ayudaron en algún minuto con la tesis, sino que hicieron más lindo y entretenido el paso por el magíster: Adriana, Alicia, Álvaro, Ana María, Araceli, Carlitos, Daniela, Gastón, Iván, Juan Luis, Pauli, Rocío, Silvina, Tomi, Wara, Xaviera, ect... etc... Y a toda la fauna de amigos y amigas que pululan por mis tierras andinas.

Por último, pero lejos lo más importante, un inmenso gracias a mi familia. Mis papás, el Rodi y la Irma, con su incondicional amor y apoyo en todas mis venturas y desventuras...

INDICE DE MATERIAS	PÁGINA
ÍNDICE DE FIGURAS	iv
RESUMEN	vi
ABSTRACT	vii
INTRODUCCIÓN	1
METODOLOGÍA	7
RESULTADOS	14
DISCUSIÓN	18
FINANCIAMIENTO	25
BIBLIOGRAFIA	26
ANEXO I	43
ANEXO II	44
ANEXO III	45

Figura 9. Probabilidades de germinación (PG) y reclutamiento (PR) para *Aristotelia chilensis* en los tratamientos experimentales montados en parches de *Teline monspessulana* en sectores aledaños a la Reserva Nacional Los Queules, VII Región. 41

Figura 10. Tasas de crecimiento en altura para *Cryptocarya alba* y *Aristotelia chilensis* en los tratamientos experimentales instalados en parches de *Teline monspessulana* en sectores aledaños a la Reserva Nacional Los Queules, VII Región. 42

RESUMEN

Se presentan los resultados de un experimento de campo donde se analizaron los efectos de *Teline monspessulana* (L.) K. Koch sobre la regeneración de dos especies de árboles nativos del bosque maulino de la VII Región, *Aristotelia chilensis* (Molina) Stuntz y *Cryptocarya alba* (Molina) Looser. Se encontró que en *C. alba* el dosel no afecta la regeneración mientras que la hojarasca la afecta positivamente. El crecimiento en altura de las plántulas no se vio afectado ni por la hojarasca ni por el dosel. En *A. chilensis*, el dosel afectó negativamente la regeneración mientras que la hojarasca no tuvo ningún efecto; en términos de crecimiento de las plántulas, la altura no fue afectada por estos factores. De esta forma los efectos son dependientes de los requerimientos de cada especie, y difieren a lo largo del ciclo de vida de la planta. Así, *T. monspessulana* se presenta como una especie invasora de áreas degradadas, pero con la capacidad de favorecer la regeneración de algunas especies nativas, al minimizar las condiciones de estrés ambiental respecto de áreas abiertas. Esta tesis es la primera evidencia experimental acerca del impacto de una especie exótica sobre los bosques maulinos. Estos resultados, junto con otros trabajos realizados en la zona, podrían ser utilizados como referencias para la realización de planes de restauración de comunidades naturales degradadas.

ABSTRACT

We present results from a field experiment where we analyzed the effect of canopy and leaf litter of *Teline monspessulana* (L.) K. Koch on the regeneration of two native tree species frequent in the maulino forest (*Aristotelia chilensis* (Molina) Stuntz and *Cryptocarya alba* (Molina) Looser). In *C. alba* the canopy does not affect regeneration while leaf litter affects it positively. The growth in height of seedlings was affected neither by leaf litter nor by the canopy. In *A. chilensis*, the canopy affected the regeneration negatively while the leaf litter did not have effect at all; also, seedling growth was not affected by these factors. In this way, the effects of *T. monspessulana* are dependent of the requirements of each species, and differ along the cycle life of plants. Thus, *T. monspessulana* is an invasive plant of degraded areas, but with the capacity to favor the regeneration of some native species. This study is the first experimental evidence about the impact of an exotic species on native species of the maulino forests. Results obtained in this work concomitantly with other research conducted in these zones could be used as base line for the accomplishment of management plans and restoration effort of the maulino forest.

INTRODUCCION

Las invasiones biológicas constituyen una de las principales amenazas para la biodiversidad (Wilcove et al. 1998, Mack et al. 2000, Pimentel 2002) y se consideran como uno de los principales componentes del cambio global (Primack 1993, Sala et al. 2000). En la década de los ochenta, el SCOPE (Scientific Committee on Problems of the Environment) indicó que las principales preguntas que deberían ser contestadas para tener una mayor comprensión de las invasiones biológicas son (i) ¿cuáles son los atributos de las especies introducidas que las harían más o menos exitosas que las nativas en un determinado ambiente? (Binggeli 1996, Rejmánek & Richardson 1996, Pysek 1998), (ii) ¿cuáles son las características de los sistemas que los harían más susceptibles de ser invadidos? (Crawley 1987), y (iii) ¿cuáles son las consecuencias ecológicas de las invasiones exitosas? (Dunbar & Facelli 1999, D' Antonio et al. 2000, Cabin et al. 2002).

Actualmente se sabe que una planta invasora posee características como amplios rangos de distribución en su origen nativo, rápida dispersión, larga viabilidad de las semillas, período de germinación y tiempo generacional corto, asociaciones con hábitat perturbados, entre otras características (Crawley 1987, Rejmánek 1996, Kolar & Lodge 2001, Kühn et al. 2004, Milbau & Nijs 2004). Por otro lado, la invasibilidad de una comunidad depende de varios factores como el clima de la región, el régimen de perturbaciones y las especies residentes (Lonsdale 1999). Las hipótesis actuales de la invasibilidad de un ambiente han enfatizado la importancia de las perturbaciones, la

diversidad de especies nativas, la productividad de la comunidad y la disponibilidad de recursos como los factores que determinan el éxito invasivo de una especie introducida (Burke & Grime 1996, Davis & Pelsor 2001). Sin embargo, relativamente menor es la cantidad de investigaciones centrada en cuáles serían las consecuencias de estas invasiones (Orr et al. 2005). Estudios bibliográficos que comparan la habilidad competitiva entre plantas exóticas y nativas, coinciden en que los efectos de las plantas exóticas sobre las nativas son negativos y usualmente mayores que los efectos de las nativas sobre las exóticas (Vila & Weiner 2004). No obstante, el efecto de las plantas exóticas sobre el resto de la comunidad nativa (ej. aves, reptiles, anfibios) puede ser positivo como negativo, haciendo aun más complejo el evaluar el verdadero impacto de una especie exótica sobre la biodiversidad del lugar invadido (D'Antonio & Meyerson 2002).

Una planta exótica, luego de que se ha distribuido en el nuevo ambiente, podría ser capaz de afectar a la biota invadida a través de una modificación en las condiciones ambientales de los lugares invadidos (ej. luz, temperatura y humedad). La luz es un factor crítico que afecta la sobrevivencia inicial y el crecimiento de las plántulas en el hábitat de bosque (Chen 1997, Coates 2002, Wang et al. 2006). La estructura del dosel afecta las condiciones lumínicas de la superficie del suelo, alterando el microclima generado a este nivel, siendo estos cambios determinantes para el inicio de la germinación y el posterior destino de las plántulas (Fenner 1987; Goldberg 1987). Por ejemplo, *Tradescantia fluminensis*, una maleza invasora en Nueva Zelanda, provoca un dramático descenso en abundancia y diversidad de plántulas nativas al modificar la disponibilidad de luz que

llega hasta el suelo (Standish et al. 2001). En los bosques tropicales de Hawai se encontró que la llegada de especies exóticas afectaba la sobrevivencia de las plántulas y el número de individuos establecidos por medio de una reducción en la cantidad de luz, sin embargo el sentido y la magnitud de estos efectos era dependiente del tipo de especie nativa estudiada (Cabin et al. 2002). En Estados Unidos, la especie exótica *Rhamnus frangula* L. al cubrir los claros de regeneración de las especies nativas, reduce el crecimiento y la sobrevivencia de los árboles jóvenes con diferentes estrategias de regeneración, y altera la abundancia relativa de plántulas, favoreciendo especialmente a las especies tolerantes a la sombra, (Fagan & Peart 2004).

Al mismo tiempo, las especies exóticas podrían afectar la regeneración de las plantas nativas a través de la hojarasca producida por éstas. La hojarasca siempre se ha reconocido por su importancia en la dinámica de nutrientes en las comunidades de plantas (Facelli & Pickett 1991a) y en el último tiempo, la investigación se ha centrado en cómo la hojarasca influencia directa e indirectamente las condiciones abióticas y las interacciones bióticas, teniendo un rol mayor en la estructuración dentro de las comunidades (Facelli & Pickett 1991a, Xiong & Nilsson 1997, Xiong & Nilsson 1999). Los estudios se han concentrado en los efectos de la hojarasca sobre la germinación de las semillas y el establecimiento de las plántulas debido a la importancia de estos estados de vida en determinar la composición futura de la comunidad (Grubb 1977, Harper 1977, Kostel et al. 2005) y por la sensibilidad de estos estados a las condiciones microambientales del suelo, donde la acumulación de hojarasca puede ejercer profundos

cambios sobre el ambiente físico y químico (Facelli & Pickett 1991b). Algunos estudios realizados en las praderas templadas del sur de Australia demuestran que la hojarasca de hierbas anuales invasoras disminuye el establecimiento y crecimiento de varias especies anuales nativas y además la frecuencia de éstas (Lenz et al. 2003). *Myrica faya*, un árbol fijador de nitrógeno introducido en Hawai inhibe la germinación de *Metrosideros polymorpha*, a través de la presencia de hojarasca (Walker & Vitousek 1991). Sin embargo, el signo y la magnitud de los efectos de la hojarasca son variables y dependen de los requerimientos de regeneración de las plantas y también de las propiedades de los ecosistemas, como el clima, el suelo y la vegetación (Rice 1979, Carson & Peterson 1990, Facelli & Pickett 1991b; Bosy & Reader 1995).

Chile cuenta con cerca de 700 especies de plantas exóticas, la mayoría originarias de Eurasia-Norte de África (491 especies). Las familias más representadas son: Gramineae (151 especies), Asteraceae (92 especies) y Papilionaceae (62 especies) (Arroyo et al. 2000). Aunque la mayoría de estas especies se concentran en lugares perturbados (cerca de caminos, áreas agrícolas y centros urbanos), se ha documentado que están llegando a las áreas silvestres protegidas, constituyendo una potencial amenaza para la biodiversidad que éstas contienen (Pauchard & Alaback 2004, Becerra et al. datos sin publicar).

El bosque maulino (*sensu* San Martín & Donoso 1996) se ubica en la Cordillera de la costa de la zona central de Chile, entre la zona de bosque esclerófilo y el bosque húmedo

austral. La degradación del bosque maulino comienza en los inicios del siglo XIX, y se ha mantenido hasta la actualidad. Los principales impactos que ha recibido se deben a la necesidad de habilitar terrenos para la agricultura y la obtención de madera para construcción y exportación (San Martín & Donoso 1996). En la zona costera de la región del Maule, el paisaje está dominado por plantaciones de *Pinus radiata* y *Eucalyptus spp.*, y los remanentes de bosque nativo cubren solo un 10% de la superficie total (Bustamante & Castor 1998, Estades & Temple 1999).

Teline monspessulana (Leguminosae), es un arbusto leguminoso, perenne, nativo de la región Mediterránea que se ha establecido en varias partes del mundo, incluyendo América, Australia y Nueva Zelanda (McClintock 1985, Hoshovsky 1986, Haubensak et al. 2004, Lloyd datos sin publicar). Se considera una planta perjudicial debido a su habilidad para formar densos rodales monoespecíficos, donde reemplaza y suprime flora nativa y de interés económico (McClintock 1985, Lloyd, datos sin publicar). En California, al invadir un lugar, suprime la cobertura de la vegetación nativa y reduce la riqueza de plantas presentes (Swezy & Odion 1997). Sin embargo, la explicación a este fenómeno aún no se ha esclarecido. Aunque *T. monspessulana* es una de las principales especies exóticas invadiendo el bosque maulino, el efecto que tiene sobre las plantas nativas es desconocido. Por tal razón, el objetivo principal de esta tesis es analizar si *T. monspessulana* afecta la regeneración de dos especies de árboles nativos muy frecuentes en el bosque maulino costero, *Aristotelia chilensis* y *Cryptocarya alba*. La elección de estas especies se realizó porque existe una amplia experiencia de trabajo respecto de la demografía, en términos de germinación y reclutamiento de plántulas de ambas especies

en esta zona el bosque maulino (Bustamante & Simonetti 2000, Guerrero 2005). Las hipótesis a probar son:

(i) los parches de *T. monspessulana* afectan la regeneración de ambas especies al disminuir la disponibilidad de luz que llega al suelo. El signo de este efecto estará en función de los requerimientos lumínicos de las especies; así este efecto debería ser negativo sobre la especie sombra-intolerante (*A. chilensis*) y positivo sobre la especie sombra-tolerante (*C. alba*)

(ii) la hojarasca producida por *T. monspessulana* inhibe la germinación natural de ambas especies nativas al modificar las condiciones químicas y físicas del suelo, se espera que la germinación sea menor en presencia de la hojarasca para ambas especies.

Para la puesta a prueba de estas hipótesis (i) caracterizaremos los patrones de distribución y abundancia de semillas y plántulas de ambas especies en parches de *T. monspessulana*, (ii) caracterizaremos el ambiente abiótico existente bajo *T. monspessulana*, y (iii) evaluaremos experimentalmente los efectos del dosel y la hojarasca de *T. monspessulana* sobre la germinación y sobrevivencia de *A. chilensis* y *C. alba*. Conjuntamente se realizará un experimento de germinación y sobrevivencia de *A. chilensis* y *C. alba* en parches de bosque nativo para poder comparar la magnitud del impacto de esta especie exótica sobre ambas especies nativas en condiciones de regeneración natural.

METODOLOGIA

Sitio de Estudio

Se trabajó en sectores circundantes a la Reserva Nacional Los Queules, la cual se ubica a 11 Km. al sur de la localidad de Tregualemu, VII Región, (35° 59' S; 72° 41' O). En esta zona se encuentran las especies típicas del bosque maulino con *Nothofagus glauca*, como especie dominante, siendo además endémica de la región central del país (San Martín & Donoso 1996). Otras especies nativas presentes en el bosque maulino son *Gomortega keule*, única representante de la familia Gomortegaceae, *Nothofagus alessandrii*, la especie más antigua del género y *Pitavia punctata*. En el bosque maulino de la Reserva se han registrado un total de 16 especies exóticas: 12 herbáceas, 3 arbustos (*Rosa moschata*, *Rubus ulmifolius* y *T. monspessulana*) y una arbórea (*P. radiata*) (Becerra et al. en prep.). Estas 4 especies leñosas también se han encontrado en otra reserva de la VII Región, la Reserva Nacional Los Ruiles (35° 83' S; 72° 51' O), siendo *T. monspessulana* y *R. ulmifolius* las especies de arbustos más frecuentes en ambas localidades (Becerra & Simonetti datos no publicados). Para el desarrollo de esta tesis se trabajó en parches monoespecíficos de *T. monspessulana* y en parches de bosque nativo.

Especies bajo estudio

Aristotelia chilensis (Molina) Stuntz es un árbol pionero, sombra-intolerante que crece hasta 4 ó 5 metros de altura, se distribuye desde Illapel hasta Chiloé. Se encuentra en lugares húmedos, laderas de los cerros y bordes de bosques. También es una especie pionera de terrenos que han sido perturbados (Rodríguez et al. 1983). Es una especie

dioica. La floración ocurre desde Septiembre hasta Diciembre (Hoffmann 1997). El fruto es una baya negra con dos a tres semillas en su interior que madura durante el verano, su dispersión se realiza por aves y zorros desde Diciembre a Febrero (Rodríguez *et al.* 1983); la germinación de las semillas ocurre desde Marzo a Junio.

Cryptocarya alba (Mol.) Looser es un árbol sombra-tolerante, endémico que se distribuye desde el sur de la Región de Coquimbo hasta la provincia de Valdivia, en la cordillera de la costa y de Los Andes (Hoffmann 1997). Se encuentra en laderas de exposición polar en el rango central de su distribución geográfica y en laderas de exposición ecuatorial en su rango de distribución más austral. Su floración ocurre entre Noviembre y Enero, la fructificación entre Enero y Mayo, y la dispersión de los frutos se produce entre Marzo y Julio (Bustamante & Vásquez 1995). Los frutos son una drupa roja con sólo una semilla por fruto que es dispersada por aves y zorros (Bustamante & Vásquez 1995). La germinación de las semillas y el establecimiento de las plántulas ocurre durante los meses de Septiembre a Diciembre (Bustamante & Simonetti 2000).

Caracterización del ambiente abiótico

Humedad

Durante los meses de Julio, Septiembre, Noviembre (2005), Enero y Abril (2006) se extrajeron muestras del suelo para determinar el contenido de humedad utilizando el método gravimétrico. Las muestras de suelo se colectaron desde cada unidad experimental, 15 muestras desde un parche de bosque nativo y 15 muestras por tratamiento experimental (ver diseño experimental) en 3 diferentes parches de *T.*

monspessulana. Las muestras fueron secadas a 80° C por 48 horas y se midió el porcentaje de humedad de cada muestra.

Disponibilidad de luz

Para estimar la disponibilidad de luz se realizaron mediciones indirectas a través de la cobertura de dosel al inicio del experimento (Julio 2005) en los mismos puntos donde se montaron los experimentos, tanto en los parches de *T. monspessulana* como en el parche de bosque nativo. La cobertura se determinó con fotografías digitales tomadas desde el suelo, a una altura constante de 50 cm. Posteriormente las fotografías fueron analizadas con Scion Image (Scion 1998). Se considera la apertura del dosel como el porcentaje del área del campo visual no cubierto por vegetación (Jennings et al. 1999).

Patrón de regeneración natural

En los meses de Marzo, Junio, Septiembre, Noviembre (2005), Enero y Abril del año 2006 se colectaron 60 muestras mensuales de suelo de obtenidas desde 3 parches de *T. monspessulana*. En el parche de bosque nativo en los meses de septiembre, noviembre, enero y abril se colectaron 15 muestras mensuales. Las muestras, de 20x20 cm., fueron secadas durante 48 horas a 80° C. Luego se procedió a separar las semillas del resto de material vegetal. Las semillas fueron clasificadas según una colección de Semillas de Referencias disponible en el Laboratorio de Ecología Terrestre de la Universidad de Chile.

Para caracterizar la regeneración natural entre los parches de vegetación nativa y los

parches de *T. monspessulana* se muestreó en 2 sectores para cada tipo de vegetación. Se establecieron al azar 45 parcelas de 1 m². En cada parcela se identificaron y contaron las plántulas presentes de todas las especies (altura igual o menor a 50 cm.).

Diseño experimental

Se diseñó un experimento factorial 2 x 2 de la siguiente manera: (i) con *T. monspessulana* y con hojarasca (control), (ii) con *T. monspessulana* y sin hojarasca, (iii) sin *T. monspessulana* y con hojarasca y (iv) sin *T. monspessulana* y sin hojarasca. El experimento fue del tipo presión, o sea durante el curso del experimento, tanto el dosel como la hojarasca de *T. monspessulana* fueron removidos periódicamente de los tratamientos correspondientes a modo de mantener las condiciones experimentales constantes.

Germinación y reclutamiento

Se seleccionaron 15 puntos al azar bajo los parches de *T. monspessulana* por cada tratamiento experimental (en total N=60). En cada punto se sembraron semillas de *A. chilensis* y *C. alba*, (20 semillas por especie), las que fueron protegidas de los depredadores utilizando mallas cuadradas de 10 mm. de abertura. Las semillas de *A. chilensis* fueron colectadas en el sitio de estudio y las semillas de *C. alba* se obtuvieron del Centro de semillas y árboles forestales, de la Facultad de Ciencias Forestales de la Universidad de Chile. Del mismo modo se seleccionaron 15 puntos al interior de un parche de bosque nativo, donde se sembraron 20 semillas de cada especie por unidad experimental, las cuales también fueron protegidas con mallas para evitar la

depredación. El experimento comenzó el mes de Julio de 2005, y se registró la germinación y sobrevivencia de plántulas en los meses de Septiembre y Noviembre de 2005, Enero y Abril de 2006.

Las semillas se consideraron como germinadas cuando la radícula alcanzaba al menos 1 cm. La probabilidad de germinación (PG) se definió como el número de semillas germinadas al inicio del experimento divididas por el total de semillas sembradas. La probabilidad de reclutamiento (PR) se definió como el total de plántulas que llegan al final del experimento divididas por el total de semillas sembradas.

Crecimiento de plántulas

En los parches de *T. monspessulana* se transplantó una plántula de *A. chilensis* y *C. alba* (60 plántulas por especie) en los mismos puntos establecidos al azar utilizados para los experimentos de germinación. El experimento fue montado en Julio de 2005, y en los meses de Septiembre, Noviembre, Enero y Abril se registró el crecimiento en altura (cm.). Las plántulas fueron protegidas con mallas para evitar la herbivoría. Las plántulas se obtuvieron del Vivero Antumapu de la Facultad de Ciencias Forestales de la Universidad de Chile. Además se transplantaron plántulas de ambas especies (15 plántulas por especie) en las unidades experimentales montadas en los parches de bosque nativo, las que también fueron protegidas contra la herbivoría. Para trabajar con los datos de crecimiento obtenidos, se calculó la pendiente de una línea de regresión lineal entre los valores de cada variable de crecimiento medida a las plántulas y el tiempo (mensual) según la fórmula:

$$b = \frac{\sum (x - \bar{x})(y - \bar{y})}{\sum (x - \bar{x})^2}$$

Donde y son los datos de crecimiento de cada plántula, y x son los datos de tiempo. De esta forma se obtiene la tasa de cambio en el crecimiento durante un tiempo definido (cm. / mes en altura).

Análisis Estadístico

La variación en el contenido de humedad entre los distintos tratamientos experimentales montados en los parches de *T. monspessulana* se determinó usando un ANDEVA de dos vías con el tiempo (meses) como medidas repetidas. La comparación en el contenido de humedad entre parches de bosque nativo y parches de *T. monspessulana* se realizó con un ANDEVA de medidas repetidas. La variación en la cobertura del dosel entre los distintos tratamientos experimentales montados en los parches de *T. monspessulana* se determinó usando un ANDEVA de dos vías. La comparación en la cobertura del dosel entre parches de bosque nativo y parches de *T. monspessulana* se realizó a través de una prueba de t .

Se realizaron correlaciones de Spearman para relacionar la densidad de semillas y plántulas de las especies encontradas en parches de bosque nativo y en parches de *T. monspessulana*. Para comparar la germinación de semillas, reclutamiento de plántulas y crecimiento de las plántulas entre los parches de bosque nativo y los parches de *T. monspessulana*, se realizó una prueba de t . Por otro lado, el efecto de la hojarasca y el dosel de *T. monspessulana* sobre la germinación de semillas y reclutamiento de plántulas

y el crecimiento de *C. alba* y *A. chilensis* fueron analizados a través de un ANDEVA de dos vías. Los datos que no cumplieren con los supuestos de normalidad y homocedasticidad fueron apropiadamente transformados (Zar 1999). Específicamente, la probabilidad de germinación de *A. chilensis*, la probabilidad de establecimiento de *C. alba* y la tasa de crecimiento de *A. chilensis* se le aplicó una función $\log(x)$, mientras que a la cobertura del dosel y porcentaje de humedad se aplicó la función $\arcsen(\sqrt{x})$.

RESULTADOS

Caracterización abiótica

Humedad del suelo

El porcentaje promedio de humedad durante los meses de estudio fue de $24,5 \pm 1,9$ % (promedio ± 2 ee) para los parches de *T. monspessulana* y de $26,5 \pm 1,5$ % para los parches de bosque nativo. El porcentaje de humedad fue significativamente mayor en el bosque nativo que en los parches de *T. monspessulana*, este efecto se hizo evidente durante los meses de Julio y Noviembre ($F_{1, 27} = 4,9$; $P < 0,05$) (Figura 1). El resto de los meses no se detectaron diferencias entre ambos tipos de hábitat. Entre los tratamientos experimentales instalados en los parches de *T. monspessulana*, el contenido de humedad fue significativamente mayor en los tratamientos donde el dosel de *T. monspessulana* permaneció intacto, detectándose las mayores diferencias temporales sólo durante el mes de enero ($F_{1, 54} = 7,8$; $P < 0,01$; Figura 2). No se detectaron diferencias significativas entre los tratamientos con y sin hojarasca ($F_{1, 54} = 0,05$; $P = 0,8$); tampoco se detectó una interacción significativa entre ambos factores ($F_{1, 54} = 0,2$; $P = 0,6$).

Cobertura del dosel

La cobertura de dosel para los parches de *T. monspessulana* fue de $69,9 \pm 0,06$ % (promedio ± 2 ee), mientras que para el bosque nativo fue de $71,8 \pm 0,02$ %; no se encontraron diferencias entre ambos tipos de vegetación ($t = 0,5$; $gl = 18$; $P = 0,62$; Figura 3). En los parches de *T. monspessulana* la cobertura del dosel fue significativamente mayor en los tratamientos donde el dosel no fue removido ($F_{3, 56} =$

55,56; $P < 0,0001$, Figura 4).

Regeneración natural: densidad de semillas y plántulas nativas

Se encontraron semillas de 6 especies arbóreas o arbustivas nativas en los bancos de semillas en los parches de *T. monspessulana*: *Aetoxicon punctatum*, *A. chilensis*, *Drimys winteri*, *N. glauca*, *Peumus boldus* y *Senna spp.*; también se encontraron semillas de las especies exóticas *Pinus radiata* y *T. monspessulana*. Para la vegetación nativa se encontraron semillas de *A. chilensis*, *N. obliqua*, *P. radiata* y *T. monspessulana*. Las especies con semillas más abundantes a lo largo de todo el período fueron *T. monspessulana*, *A. chilensis* y *N. obliqua* (Anexo 1).

En los parches monoespecíficos de *T. monspessulana* se encontró un total de 6 especies de plántulas de árboles nativos, y para la vegetación nativa un total de 7 especies arbóreas nativas (Anexo 2). Las especies comunes para ambos tipos de hábitat fueron *A. chilensis*, *C. alba*, *Gevuina avellana* y *N. obliqua*. Plántulas de *Luma apiculata* y *Lithrea caustica* únicamente se encontraron en parches de *T. monspessulana*, mientras que plántulas de *A. punctatum*, *Azara spp.* y *Persea lingue* solo fueron registradas en los parches de vegetación nativa (Figura 5). No se encontraron correlaciones significativas entre la abundancia de semillas y de plántulas en los parches de bosque nativo ($r_s = 0,36$; $P = 0,19$) ni en los de *T. monspessulana* ($r_s = 0,31$; $P = 0,26$).

Regeneración y crecimiento en condiciones naturales

En *C. alba*, tanto la germinación de semillas como el reclutamiento de plántulas no

difieren entre parche de bosque nativo y parche de *T. monspessulana* ($t = -0,44$; $gl = 27$; $P = 0,65$ y $t = -0,62$; $gl = 27$; $P = 0,53$ para P (G) y P (R) respectivamente); considerando *A. chilensis*, tampoco se encontraron diferencias significativas ($t = 1,82$; $gl = 27$; $P = 0,07$ y $t = 1,90$; $gl = 27$; $P = 0,06$ para P (G) y P (R) respectivamente, Figura 6).

La tasa de crecimiento de *C. alba* en altura (cm. / mes) fue de $0,86 \pm 0,3$ y $1,06 \pm 0,2$ (promedio $\pm 2ee$) en los parches de *T. monspessulana* y bosque nativo respectivamente, estas diferencias no fueron significativas ($t = -0,50$; $gl = 27$; $P = 0,61$; Figura 7).

La tasa de crecimiento de *A. chilensis* en altura (cm. / mes) fue de $6,4 \pm 1,8$ bajo *T. monspessulana* y $5,0 \pm 0,9$ en el bosque nativo, siendo estas diferencias significativas ($t = 2,42$; $gl = 26$; $P < 0,05$; Figura 7).

Experimento: Probabilidades de germinación y reclutamiento

En *C. alba*, P (G) no fue afectada ni por un efecto del dosel ($F_{1, 55} = 1,57$; $P = 0,21$) ni por un efecto de la hojarasca ($F_{1, 55} = 0,32$; $P = 0,57$; Figura 8); no se detectó una interacción estadística significativa entre ambos factores ($F_{1, 55} = 1,54$; $P = 0,22$). En *A. chilensis*, P (G) se redujo significativamente en presencia del dosel de *T. monspessulana* ($F_{1, 55} = 13,06$; $P < 0,001$; Figura 9), mientras que la hojarasca no ejerce un efecto significativo sobre P (G) ($F_{1, 55} = 0,03$; $P = 0,86$); no se encontró una interacción entre ambos factores ($F_{1, 55} = 0,09$; $P = 0,93$) sobre P (G).

En *C. alba*, P (R) no se detectó un efecto significativo de la cobertura de dosel, ($F_{1, 55} = 3,05$; $P = 0,08$; Figura 8), pero se incrementó significativamente por la hojarasca de *T.*

monspessulana ($F_{1, 55} = 10,76$; $P = 0,001$); no se detectó una interacción estadística significativa entre ambos factores ($F_{1, 55} = 0,01$; $P = 0,93$). En *A. chilensis* P (R) fue afectado negativamente por la presencia del dosel de *T. monspessulana* ($F_{1, 55} = 8,23$; $P = 0,005$; Figura 9); no se encontró un efecto significativo de la hojarasca ($F_{1, 55} = 0,01$; $P = 0,92$); no se detectó una interacción significativa entre ambos factores ($F_{1, 55} = 0,16$; $P = 0,68$).

Crecimiento de plántulas

En *C. alba*, la tasa de crecimiento (cm. / mes) no fue afectada significativamente por la cobertura del dosel ($F_{1, 52} = 3,05$; $P = 0,08$), ni por la hojarasca ($F_{1, 52} = 0,64$; $P = 0,42$; Figura 10); no se detectó una interacción significativa entre ambos factores ($F_{1, 52} = 1,39$; $P = 0,24$).

En *A. chilensis*, la tasa de crecimiento en altura no fue afectada por la cobertura del dosel ($F_{1, 52} = 0,08$; $P = 0,76$; Figura 10) ni por la hojarasca ($F_{1, 52} = 0,003$; $P = 0,95$); no se detectó una interacción significativa entre ambos factores ($F_{1, 52} = 0,12$; $P = 0,72$).

DISCUSIÓN

El objetivo general de esta tesis fue analizar los efectos de *Teline monspessulana* sobre la regeneración de dos especies de árboles nativos del bosque maulino costero con diferentes nichos de regeneración, *Aristotelia chilensis* (sombra-intolerante) y *Cryptocarya alba* (sombra-tolerante) (Guerrero 2005). De los resultados del experimento de campo se encontró que (i) en *C. alba* el dosel de *T. monspessulana* no afectó la regeneración mientras que la hojarasca la afectó positivamente. El crecimiento de las plántulas no se vio afectado ni por la hojarasca ni por el dosel; (ii) en *A. chilensis*, el dosel afectó negativamente la regeneración, mientras que la hojarasca no tuvo ningún efecto; el crecimiento de las plántulas no fue afectado por ningún factor.

Los resultados obtenidos se pueden explicar en relación con los requerimientos particulares de cada especie. Las semillas de *C. alba* son recalcitrantes, esto se refiere a que pierden rápidamente su viabilidad y que no presentan latencia, manteniéndose viables por cinco meses como máximo después de su dispersión (Bustamante et al. 1996). De esta forma, cualquier factor que mantenga a la semilla en condiciones húmedas y que impida una desecación temprana aumentará la probabilidad de una germinación exitosa, evitando la mortalidad (Chacón & Bustamante 2001). Interesante es el hecho que la germinación no se vio afectada ni por la hojarasca ni por el dosel. Otras investigaciones reportan que semillas de *C. alba* dispuestas en espacios abiertos (largamente mayores que los espacios generados experimentalmente) sufren un efecto de desecación muy significativo (Bustamante & Simonetti 2000); esto sugiere que los

espacios abiertos experimentales no fueron los suficientemente secos como para reducir la germinación respecto de la condición control. La acumulación de hojarasca producida por *T. monspessulana* favoreció el reclutamiento de las plántulas de *C. alba*, sugiriendo que esta fase del ciclo de vida podría ser sensible a diferencias microambientales diferentes a la humedad del suelo. En el caso de *A. chilensis*, un efecto negativo por parte del dosel de *T. monspessulana* sobre la germinación y reclutamiento es esperable dado los requerimientos lumínicos que esta especie presenta (Guerrero 2005). En investigaciones previas se ha encontrado que el porcentaje de germinación de *A. chilensis* aumenta considerablemente en los claros del dosel del bosque, aun cuando también germina en gran cantidad bajo el dosel. Sin embargo, en esta última situación la mortalidad de las plántulas es mayor (Figueroa & Lusk 2001, Figueroa 2003), lo cual podría explicar el menor reclutamiento observado en los tratamientos experimentales.

Basándonos en nuestros resultados, podemos extrapolar a otras especies que habitan en el bosque maulino y que presentan características similares a las acá utilizadas. Es de esperar que especies como *Aextoxicon punctatum*, *Gevuina avellana* y *Persea lingue* también se vean favorecidas en sus reclutamientos por la presencia de *T. monspessulana* en lugares que han sido desprovistos de vegetación y que sean colonizados por *T. monspessulana*. Mientras que especies sombra intolerantes, como las del género *Nothofagus* (*N. glauca* y *N. obliqua*) o como *Drimys winteri* presenten bajos porcentajes de reclutamientos en sectores invadidos por *T. monspessulana*. Así, en la dinámica sucesional que se produciría en parches de *T. monspessulana*, esta especie introducida actuaría como especie pionera y facilitadora (Connell & Slatyer 1977) para un sub-

conjunto de especies arbóreas capaces de sobrevivir bajo estas condiciones de luminosidad.

Los efectos positivos detectados para *T. monspessulana* sobre la regeneración de especies arbóreas nativas deben ser tomados con cautela. Observaciones de campo indican que semillas de *A. chilensis* y *C. alba* dispuestas bajo *T. monspessulana* son consumidas en elevadas proporciones por depredadores en un corto período de tiempo (24 hrs.), mayor a lo observado en hábitat de bosque nativo. Experimentos de depredación de semillas realizados en los bosques del lugar indican que hay un mayor consumo en parches de bosque de menor tamaño dado por una mayor abundancia en los depredadores como aves o mamíferos (Donoso et al. 2003). Es probable que los parches de *T. monspessulana* alberguen poblaciones de depredadores, como micromamíferos, mayores que en los remanentes de bosques nativos, o que sean utilizados con más frecuencia como sitios de alimentación. Además, las especies de micromamíferos detectados en estos parches (Anexo 3) son generalistas del hábitat, pudiendo encontrarse tanto en bosques nativos, como en bosques artificiales de pinos (Saavedra & Simonetti, 2005). Este fenómeno sugiere que estos parches de vegetación exótica podrían simultáneamente afectar de forma negativa e indirecta a la regeneración de especies nativas al constituir un hábitat favorable para los granívoros.

Especies arbustivas exóticas fijadoras de nitrógeno, como *T. monspessulana*, han demostrado incrementar los niveles de nitrógeno en los suelos que invaden (Haubensak et al. 2004). *T. monspessulana* es una planta con un ciclo de nitrógeno “abierto”, lo que

implica que el nitrógeno es tomado rápidamente por la planta, usado y devuelto en un breve tiempo al suelo (Lloyd sin publicar). Este hecho puede tener consecuencias inesperadas sobre los sistemas, tanto desde un punto de vista de los bosques como sistemas biogeoquímicos, hasta cambios en la estructura biótica del lugar (Pérez et al. 1998). Podría darse el caso de que este aumento de nitrógeno sea favorable para la comunidad de especies nativas, en especial por lo pobre y degradado de los suelos de la zona de estudio. Sin embargo, existe evidencia en otros tipos de ambientes y con otras especies invasoras fijadoras de nitrógeno, que estos cambios en la dinámica de nutrientes han causado una reducción de la riqueza de especies y también una propensión a la invasión de más especies exóticas (Lloyd sin publicar).

Las consecuencias ecológicas de las especies invasoras sobre otras comunidades de plantas incluyen una reducción en la abundancia y riqueza de las plantas nativas, junto con un potencial cambio en la estructura física de la comunidad (Vitousek 1990, Holmes & Cowling 1997, Mack et al. 2000, Standish et al. 2001). En la mayoría de los estudios que analizan este fenómeno se trabaja de manera descriptiva más que mecanicista (Orr et al. 2005), así los efectos negativos sobre la composición de la comunidad se atribuyen a la especie invasora *per se*, sin evidencia experimental que apoye muchas de estas afirmaciones (Gould & Gorchoy 2000). En los estudios que han abordado el tema en forma experimental, los efectos de las invasoras varían en magnitud y en sentido sobre la regeneración de las especies nativas. En los bosques de Nueva Zelanda invadidos por *Tradescantia*, si bien existe una disminución en la diversidad de plántulas nativas, mediante experimentos se pudo determinar cierta tolerancia de algunas especies para

poder germinar bajo la especie invasora, dependiendo de la tolerancia a la sombra de las semillas y de las plántulas (Standish et al. 2001). Otros estudios demuestran efectos negativos de las especies introducidas a través de la alelopatía como mecanismo explicativo (Gentle & Duggin 1997, Orr et al. 2005), sin embargo estos estudios igualmente muestran respuestas según cada especie, las cuales a su vez dependen del tipo de aleloquímicos liberados por las especies exóticas. Por esto, hay que considerar que no siempre los resultados de la invasión sobre otras plantas son negativos. Por ejemplo, Parrotta (1992) encontró que un árbol asiático fijador de nitrógeno podía crecer en praderas degradadas de Puerto Rico y así podía acelerar el proceso de regeneración del bosque nativo. Igualmente, Lugo (1988) entregó evidencia de que árboles no nativos pueden disminuir las condiciones ambientales extremas en sitios poco fértiles, facilitando el establecimiento de especies de árboles nativos (D' Antonio & Meyerson 2002).

Debido a que este estudio fue diseñado para estudiar los efectos de *T. monspessulana* sobre procesos demográficos en los árboles nativos, no se puede negar la posibilidad de que esta especie introducida pueda tener efectos a otros niveles de organización biológica como por ejemplo a nivel comunitario y/o ecosistémico. *T. monspessulana* se comporta como una especie colonizadora que ocupa grandes espacios abiertos dejados por las actividades agrícolas, espacios cuyas condiciones son en general desfavorables para la regeneración de especies nativas (Fuentes et al. 1986). Es posible que en estas condiciones *T. monspessulana* facilite la regeneración al reducir el estrés ambiental. En el caso de *C. alba*, si bien no hubo diferencias entre la regeneración observada en los

parches de bosque nativo y los parches de *T. monspessulana*, la presencia de estos parches en los paisajes de la VII Región, podrían mantener las condiciones necesarias para una regeneración exitosa y por lo tanto podría constituirse en un hábitat alternativo para esta especie, al menos en forma transitoria, lo cual va a estar determinado por la frecuencia de uso de esos campos agrícolas actualmente abandonados.

A la fecha, en nuestro país los estudios que aborden la temática de las invasiones biológicas en plantas son escasos y se enfocan principalmente en análisis comparativos en diferentes escalas (Arroyo et al. 2000, Sax 2002, Pauchard & Alaback 2004, Castro et al. 2005). Esta tesis es la primera aproximación experimental que aborda los impactos de una especie de planta invasora sobre los bosques maulinos, uno de los bosques templados más fragmentados del país (Dinerstein et al. 1995). Estos resultados, junto con otros trabajos realizados en la zona, podrían ser utilizados como referencias para la realización de planes de manejo y control de esta especie exótica que favorezcan la restauración de las comunidades invadidas. Si bien es cierto que la erradicación de las especies invasoras puede ser muy difícil, podría ser factible la práctica de otros métodos de restauración junto con la erradicación de la especie exótica. En el caso particular de *T. monspessulana*, existe la posibilidad de utilizar a esta planta como una especie nodriza, y transplantar plántulas de especies nativas que sean capaces de crecer en estos parches. Con esta medida se espera que el establecimiento de las plántulas se vea favorecido por las condiciones de protección otorgadas por *T. monspessulana*. A largo plazo, es de esperar que la nueva comunidad transplantada suprima a la comunidad exótica, gracias a que los individuos de *T. monspessulana* no viven más de 10 años; sin

embargo, esta estrategia debe ir acompañada de un control de *T. monspessulana* para evitar futuras invasiones en áreas abiertas que vayan a ser utilizadas como campos de cultivos. Además, el replantar puede traer beneficios adicionales a la restauración de la diversidad local, al impedir futuras invasiones, ya que los individuos nativos al utilizar los recursos, hacen el reestablecimiento de otras especies exóticas más difícil (Hartman & McCarthy 2004).

FINANCIAMIENTO

Este trabajo ha sido financiado por el proyecto FONDECYT 1040528 a Anibal Pauchard. A. Suardo ha sido financiada por una Beca de Magíster otorgada por ICM, P05-002 y por una Beca de Financiamiento Parcial de Tesis de Postgrado, Departamento de Postgrado y Postítulo, Universidad de Chile.

BIBLIOGRAFIA

- ARROYO MTK, C MARTICORENA, O MATTHEI & LA CAVIERES (2000) Plant invasions in Chile: Present patterns and future predictions. Invasive species in a changing world (eds. Mooney HA & Hobbs RJ): 385-421. Island Press, Washington DC.
- BINGGELI P (1996) A taxonomic, biogeographical and ecological overview of invasive woody plants. *Journal of Vegetation Science* 7: 121-124.
- BOSY J & J READER (1995) Mechanisms underlying the suppression of forb seedling emergence by grass (*Poa pratensis*) litter. *Functional Ecology* 9: 635-639.
- BURKE MJ & GRIME JP (1996) An experimental study of plant community invasibility. *Ecology* 77(3): 776 – 790.
- BUSTAMANTE RO & C CASTOR (1998) The decline of an endangered temperate forest ecosystem: the ruiil (*Nothofagus alessandri*) forest in central Chile. *Biodiversity and Conservation* 7: 1607-1627.
- BUSTAMANTE RO & JA SIMONETTI (2000) Seed predation and seedling recruitment in plants: the effect of the distance between parents. *Plant Ecology* 147: 173-183
- BUSTAMANTE RO & R VÁSQUEZ (1995) Granivoría en *Cryptocarya alba*: efectos de la densidad de semillas y tipo de habitat. *Revista Chilena de Historia Natural* 68: 117-122.
- BUSTAMANTE RO, A WALKOWIAK, CA HENRÍQUEZ & I SEREY (1996) Frugivores birds and the fate of seeds in *Cryptocarya alba* (Mol.) Looser. *Revista Chilena de Historia Natural* 69: 357-363.
- CABIN RJ, SG WELLER, DH LORENCE, S CORDELL, LJ HADWAY, R MONTGOMERY, D GOO & A URAKAMI (2002) Effects of light, alien grass, and native species additions on Hawaiian dry forest restoration. *Ecological Applications* 12: 1595-1610.
- CARSON W & PETERSON C (1990) The role of litter in an old field community: impact of litter quantity in different seasons on plant species richness and abundance. *Oecologia* 85: 8-13.
- CASTRO SA, JA FIGUEROA, M MUNOZ-SCHICK & FM JAKSIC (2005) Minimum residence time, biogeographical origin, and life cycle as determinants of the

geographical extent of naturalized plants in continental Chile. *Diversity and distributions* 11(3): 183-191.

CONNELL JH & RO SLATYER (1977) Mechanisms of succession in natural communities and their role in community stability and organization. *The American Naturalist* 111: 1119-1144.

CHACÓN P & RO BUSTAMANTE (2001) The effects of seed size and pericarp on seedling recruitment and biomass in *Cryptocarya alba* (Lauraceae) under two contrasting moisture regimes. *Plant Ecology* 152: 137-144.

CHEN HYH (1997) Interspecific responses of planted seedlings to light availability in interior British Columbia: survival, growth, allometric patterns, and specific leaf area. *Canadian Journal of Forest Research* 27: 1383-1393.

COATES KD (2002) Tree recruitment in gaps of various size, clearcuts and undisturbed mixed forest of interior British Columbia, Canada. *Forest Ecology and Management* 155: 387-398.

CRAWLEY MJ (1987) What makes a community invasible? Colonization, Succession, and Stability (eds. Gray AJ, Crawley MJ & Edwards PJ), pp. 429-453. Blackwell Scientific, London.

D'ANTONIO CM, JT TUNISON & RK LOH (2000) Variation in the impact of exotic grasses on native plant composition in relation to fire across an elevation gradient in Hawaii. *Austral Ecology* 25: 507-522.

D'ANTONIO CM & LA MEYERSON (2002) Exotic plant species as problems and solutions in ecological restoration: a synthesis. *Restoration Ecology* 10(4): 703-713.

DAVIS MA & M PELSOR (2001) Experimental support for a resource-based mechanistic model of invisibility. *Ecology Letters* 4: 421 – 428.

DINERSTEIN E, D OLSON, M GRAHAM, DJ WEBSTER, AL PRIMM, SA BOOKBINDER, MP & G LEBEC (1995) Una evaluación del estado de conservación de las eco-regiones terrestres de América Latina y el Caribe. Washington, D. C.:WWF-WB

DONOSO DS, AA GREZ & JA SIMONETTI (2003) Effects of forest fragmentation on the granivory of differently sized seeds. *Biological Conservation* 115: 63-70.

DUNBAR KR & JM FACELLI (1999) The impact of a novel invasive species, *Orbea variegata* (African carrion flower), on the chenopod shrublands of South Australia. *Journal of Arid Environments* 41: 37-48.

- ESTADES CF & SA TEMPLE (1999) Deciduous-forest bird communities in a fragmented landscape dominated by exotic pine plantations. *Ecological Applications* 9: 573-585.
- FACELLI JM & S PICKETT (1991a) Plant litter: light interception and effects on an old-field plant community. *Ecology* 72: 1024-1031.
- FACELLI JM & S PICKETT (1991b) Plant litter: its dynamics and effect on plant community structure. *Botanical Review* 57: 1-32.
- FAGAN ME & DR PEART (2004) Impact of the invasive shrub glossy buckthorn (*Rhamnus frangula* L.) on juvenile recruitment by canopy trees. *Forest Ecology and Management* 194: 95-107.
- FENNER M (1987) Seed characteristics in relation to succession. In: Gray A.J., Crawley M.J. and Edwards P.J. (eds), *Colonisation, Succession and Stability*. Blackwell Scientific Publications, Oxford, pp. 103–115.
- FIGUEROA JA (2003) Seed germination in temperate rain forest species of southern Chile: chilling and gap-dependency germination. *Plant Ecology* 166: 227-240.
- FIGUEROA JA & CH LUSK (2001) Germination requirements and seedling shade tolerance are not correlated in a Chilean temperate rain forest. *New Phytologist* 152: 483-489.
- FUENTES E, A HOFFMANN, A POIANI & C ALLIENDE (1986) Vegetation change in large clearings: patterns in Chilean matorral. *Oecologia* 68: 358-366.
- GENTLE CB & JA DUGGIN (1997) Allelopathy as a competitive strategy in persistent thickets of *Lantana camara* L. in three Australian forest communities. *Plant Ecology* 132: 85-95.
- GOLDBERG DE (1987) Seedling colonisation of experimental gaps in two old-field communities. *Bulletin of Torrey Botanical Club* 114: 139-148.
- GOULD AMA & DL GORCHOV (2000) Effects of the exotic invasive shrub *Lonicera maackii* on the survival and fecundity of three species of native annuals. *American Midland Naturalist* 144: 36-50.
- GRUBB PJ (1977) The maintenance of species-richness in plant communities: the importance of the regeneration niche. *Biological Reviews* 52: 107-145.
- GUERRERO PC (2005) Regeneration processes in a fragmented temperate forest: comparing tree species with different regeneration niches. Tesis de Magister, Universidad de Chile, Santiago, Chile.

- HARPER JL (1977) Population Biology of Plants. Academic Press, Inc., New York.
- HARTMAN KM & BC MCCARTHY (2004) Restoration of a forest understory after the removal of an invasive shrub, Amur honeysuckle (*Lonicera maackii*) Restoration Ecology 12(2): 154-165.
- HAUBENSAK KA, CM D'ANTONIO & J ALEXANDER (2004) Effects of nitrogen-fixing shrubs in Washington and coastal California. Weed Technology 18:1475-1479.
- HOFFMANN AE (1997) Flora Silvestre de Chile, Zona Araucana. Arboles, arbustos y enredaderas leñosas. Ediciones Fundación Claudio Gay. Cuarta Edición Revisada, 1997. 258 páginas.
- HOLMES PM & RM COWLING (1997) Diversity, composition and guild structure relationships between soil-stored seed banks and mature vegetation in alien plant-invaded South African fynbos shrublands. Plant Ecology 133: 107-122.
- HOSHOVSKY M (1986) Element stewardship abstract for *Cytisus scoparius* and *Genista monspessulanus*, scotch broom, french broom. The Nature Conservancy, Arlington, Virginia.
- JENNINGS SB, ND BROWN & D SHEIL (1999) Assessing forest canopies and understorey illumination: canopy closure, canopy cover and other measures. Forestry 72: 59-73.
- KOLAR CS & DM LODGE (2001) Progress in invasion biology: predicting invaders. Trends in Ecology & Evolution 16(4): 199-204.
- KOSTEL-HUGHES F, TP YOUNG & JD WEHR (2005) Effects of leaf litter depth on the emergence and seedling growth of deciduous forest tree species in relation to seed size. Journal of the Torrey Botanical Society 132(1): 50-61.
- KÜHN I, W DURKA & S KLOTZ (2004) BiolFlor - a new plant-trait database as a tool for plant invasion ecology. Diversity and Distributions 10: 363-365.
- LENZ TI, MOYLE-CROFT JL & JM FACELLI (2003) Direct and indirect effects of exotic annual grasses on species composition of a South Australian grassland. Austral Ecology 28: 23-32.
- LONSDALE WM (1999) Global patterns of plant invasions and the concept of invisibility. Ecology 80(5): 1522-1536.
- LUGO AE (1988) The future of the forest: ecosystem rehabilitation in the tropics. Environment 30:41-45.

- MACK RN, D SIMBERLOFF, WM LONSDALE, H EVANS, M CLOUT & FA BAZZAZ (2000) Biotic invasions: Causes, epidemiology, global consequences, and control. *Ecological Application* 10: 689-710.
- McCLINTOCK E (1985) Escaped exotic weeds of California/Status reports on invasive weeds—brooms. *Fremontia* 12:17-18.
- MILBAU A & I NIJS (2004) The role of species traits (invasiveness) and ecosystem characteristics (invasibility) in grassland invasions: a framework. *Weed Technology* 18:1301-1304.
- ORR SP, JA RUDGERS & K CLAY (2005) Invasive plants can inhibit native tree seedlings: testing potential allelopathic mechanisms. *Plant Ecology* 181(2): 153-165.
- PARROTTA JA (1992) The role of plantation forests in rehabilitating degraded tropical ecosystems. *Agricultural Ecosystems and Environment* 41:115-133.
- PAUCHARD A & P ALABACK (2004) Influence of elevation, land use, and landscape context on patterns of alien plant invasions along roadsides in protected areas of South-Central Chile. *Conservation Biology* 18: 238-248.
- PIMENTEL D (2002) Biological invasions: economic and environmental costs of alien plant, animal, and microbe species. Cornell University Ithaca, New York. CRC Press
- PRIMACK RB (1993) *Essentials of Conservation Biology*. Sinauer Associates Inc. Sunderland, Massachusetts U.S.A.
- PYSEK P (1998) Is there a taxonomic pattern to plant invasions? *Oikos* 82: 282-294.
- REJMÁNEK M (1996) Species richness and resistance to invasions. En Orians GH, Dirzo R, Cushman JH (Eds.) *Biodiversity and Ecosystem Processes in Tropical Forests*. Springer-Verlag. Berlin, Germany. pp. 153-172.
- REJMÁNEK M & DM RICHARDSON (1996) What attributes make some plant species more invasible? *Ecology* 77: 1655-1661.
- RICE EL (1979) Allelopathy. An update. *Botanical Review* 45: 15-19.
- RODRÍGUEZ R, O MATTHEI & M. QUEZADA (1983) *Flora Arbórea de Chile*. Editorial de la Universidad de Concepción, Concepción.
- SAAVEDRA B & JA SIMONETTI (2005) Small mammals associated to Maulino forest remnants, a vanishing ecosystem of south-central Chile. *Mammalia* 69: 337-348.

- SALA OE, F STUART CHAPIN III, JJ ARMESTO, E BERLOW, J BLOOMFIELD, R DIRZO, E HUBER-SANWALD, LF HUENNEKE, RB JACKSON, A KINZIG, R LEEMANS, DM LODGE, HA MOONEY, M OESTERHELD, N LEROY POFF, MT SYKES, BH WALKER, M WALKER & DH WALL (2000) Global biodiversity scenarios for the year 2100. *Science* 287: 1770-1774.
- SAN MARTÍN J & C DONOSO (1996) Estructura florística e impacto antrópico en el bosque maulino de Chile. *Ecología de los bosques nativos de Chile* (eds. Armesto JJ, Villagrán C & Arroyo MK), pp. 153-168. Monografías. Editorial Universitaria, Santiago.
- SAX DF (2002) Native and naturalized plant diversity are positively correlated in scrub communities of California and Chile. *Diversity and Distribution* 8: 193-210.
- SCION (1998) Scion Image, versión Beta 3b 7-23-98. Basado en NIH image for Macintosh, por Wayne Rasband, National Institute of Health, U.S.A. Modificado por Scion Corp., Frederick, Maryland.
- PEREZ CA, LO HEDIN & JJ ARMESTO (1998) Nitrogen mineralization in two unpolluted old-growth forests of contrasting biodiversity and dynamics. *Ecosystems* 1: 361-373.
- STANDISH RJ, AW ROBERTSON & PA WILLIAMS (2001) The impact of an invasive weed *Tradescantia fluminensis* on native forest regeneration. *Journal of Applied Ecology* 38: 1253-1263.
- SWEZY M & DC ODION (1997) Fire on the Mountain: a Land Manager's Manifesto for Broom Control. California Exotic Pest Plant Council, 1997 Symposium Proceedings.
- VILA M & J WEINER (2004) Are invasive plant species better competitors than native plant species? - evidence from pair-wise experiments. *Oikos* 105: 229-238
- VITOUSEK PM (1990) Biological invasions and ecosystem processes: Towards an integration of population biology and ecosystem studies. *Oikos* 57: 7-13.
- WALKER LA & PM VITOUSEK (1991) An invader alters germination and growth of a native dominant tree in Hawaii. *Ecology* 72: 1449-1455.
- WANG GG, WL BAUERLE & BT MUDDER (2006) Effects of light acclimation on the photosynthesis, growth, and biomass allocation in American chestnut (*Castanea dentata*) seedlings. *Forest Ecology and Management* 226: 173-180.
- WILCOVE DS, D ROTHSTEIN, J DUBOW, A PHILLIPS & E LOSOS (1998) Quantifying threats to imperiled species in the United States. *Bioscience* 48: 607-

615.

XIONG S & C NILSSON (1997) Dynamics of leaf litter accumulation and its effects on riparian vegetation: a review. *Botanical Review* 63: 240-264.

XIONG S & C NILSSON (1999) The effects of plant litter on vegetation: a meta-analysis. *Journal of Ecology* 87: 984-994.

ZAR JH (1999) *Biostatistical analysis*. Fourth edition. Prentice Hall, Englewood Cliffs, New Jersey. 663 pp.

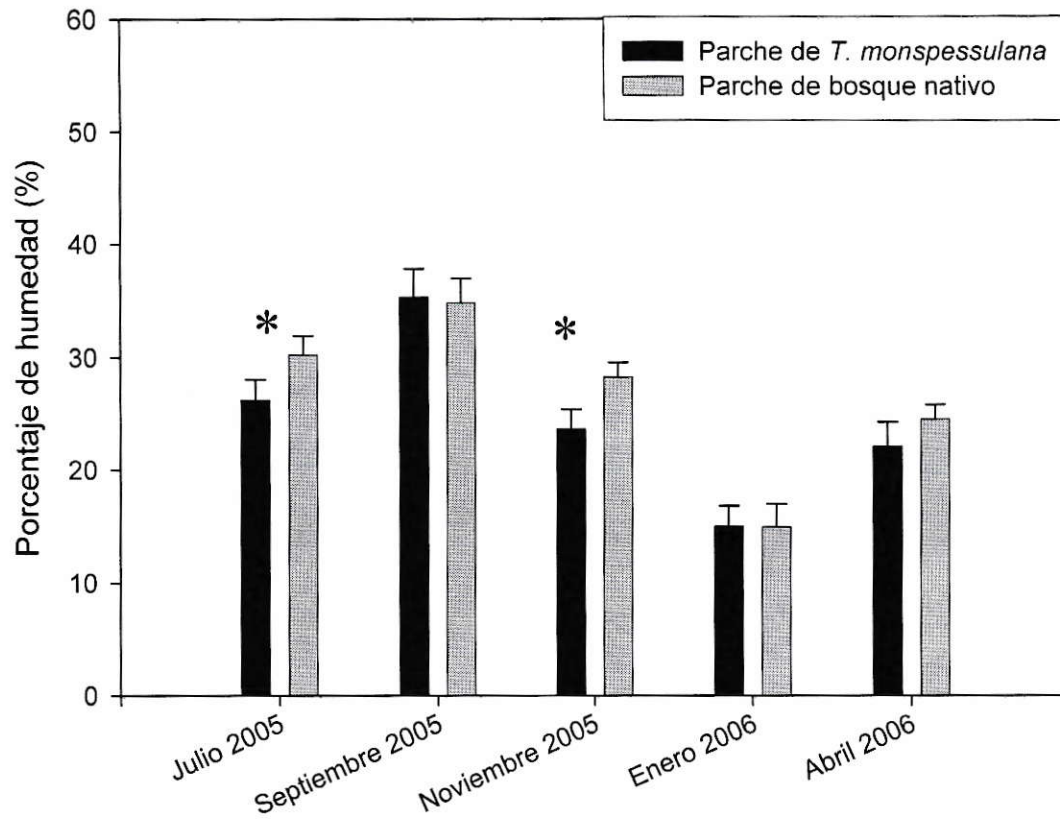


Figura 1. Contenido de humedad evaluado como porcentaje de agua en el suelo, para parches de bosque nativo (en gris) y para parches de *Teline monspessulana* (en negro) entre Julio 2005 y Abril 2006 en sectores aledaños a la Reserva Nacional Los Queules, VII Región. Se presentan los valores promedios \pm 2 ee. Diferencias significativas se muestran con asterisco.

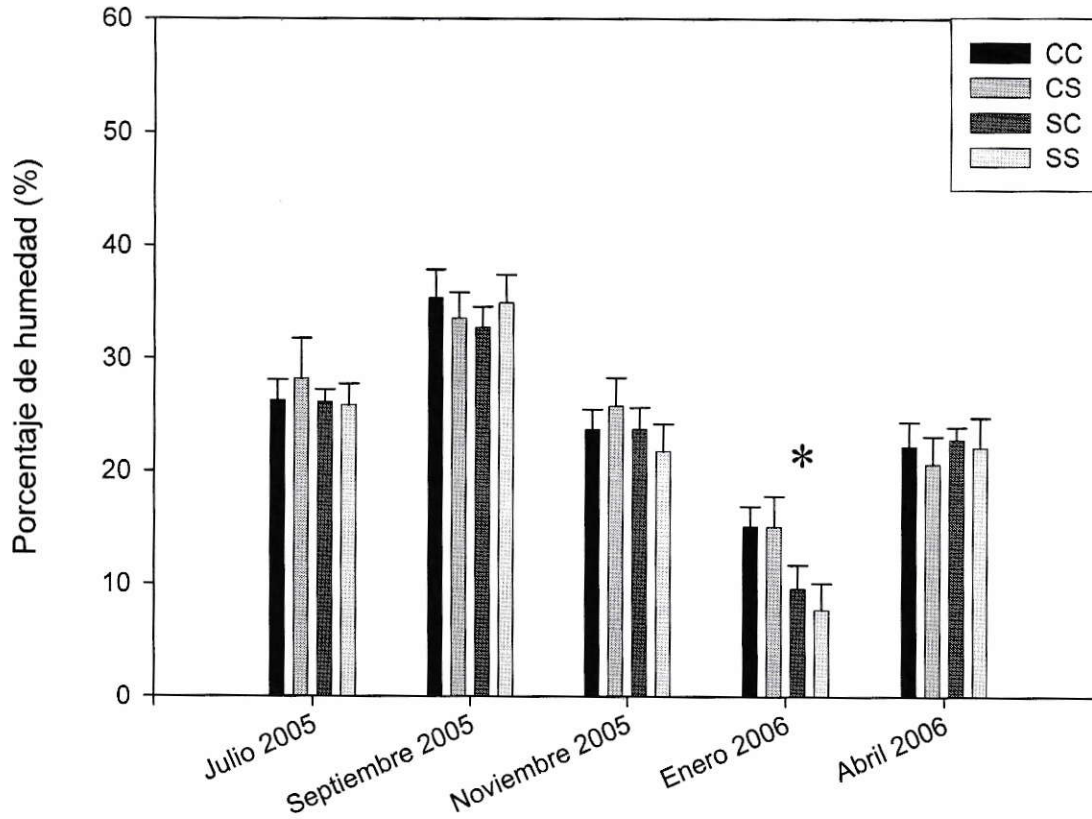


Figura 2. Contenido de humedad del suelo, evaluado como porcentaje de agua presente en cuatro tratamientos experimentales entre Julio 2005 y Abril 2006 en parches de *Teline monspessulana* aledaños a la Reserva Nacional Los Queules, VII Región. i) CC: con dosel, con hojarasca; ii) CS: con dosel sin hojarasca; iii) SC sin dosel con hojarasca y iv) SS sin dosel sin hojarasca. Se presentan los valores promedios y 2 ee. Diferencias significativas se muestran con asterisco.

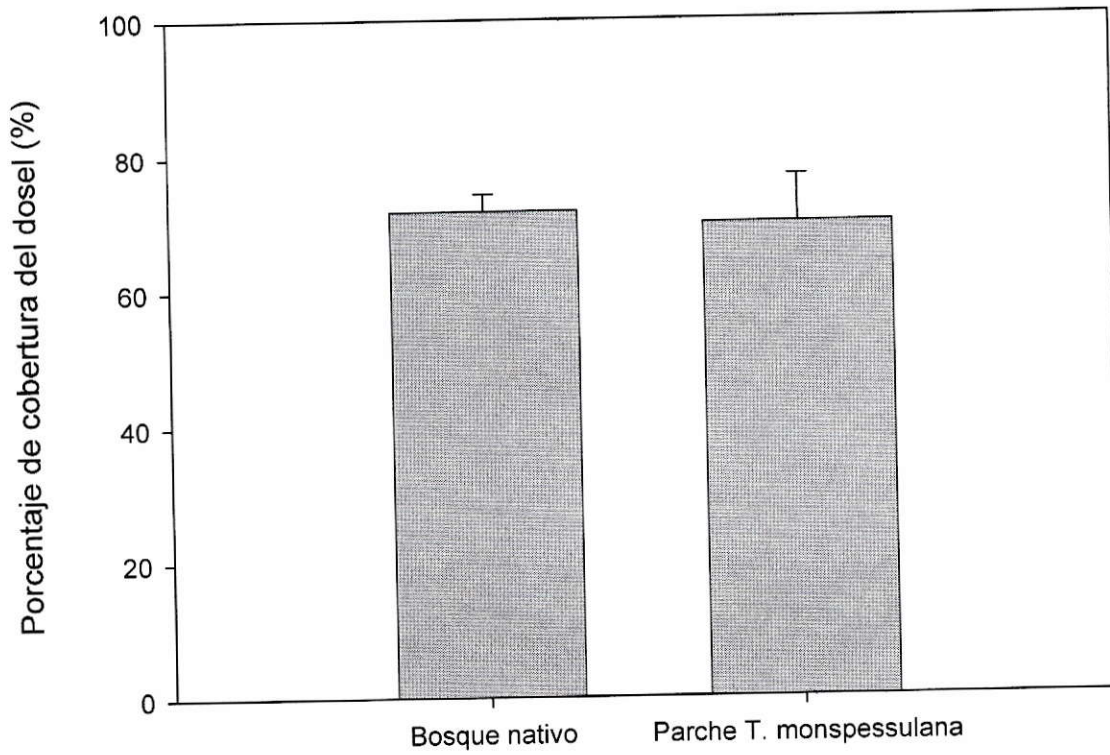


Figura 3. Porcentaje de cobertura de dosel en parches de bosque nativo y parches de *Teline monspessulana* en sectores aledaños a la Reserva Nacional Los Queules, VII Región. Se presentan los valores promedios ± 2 ee.

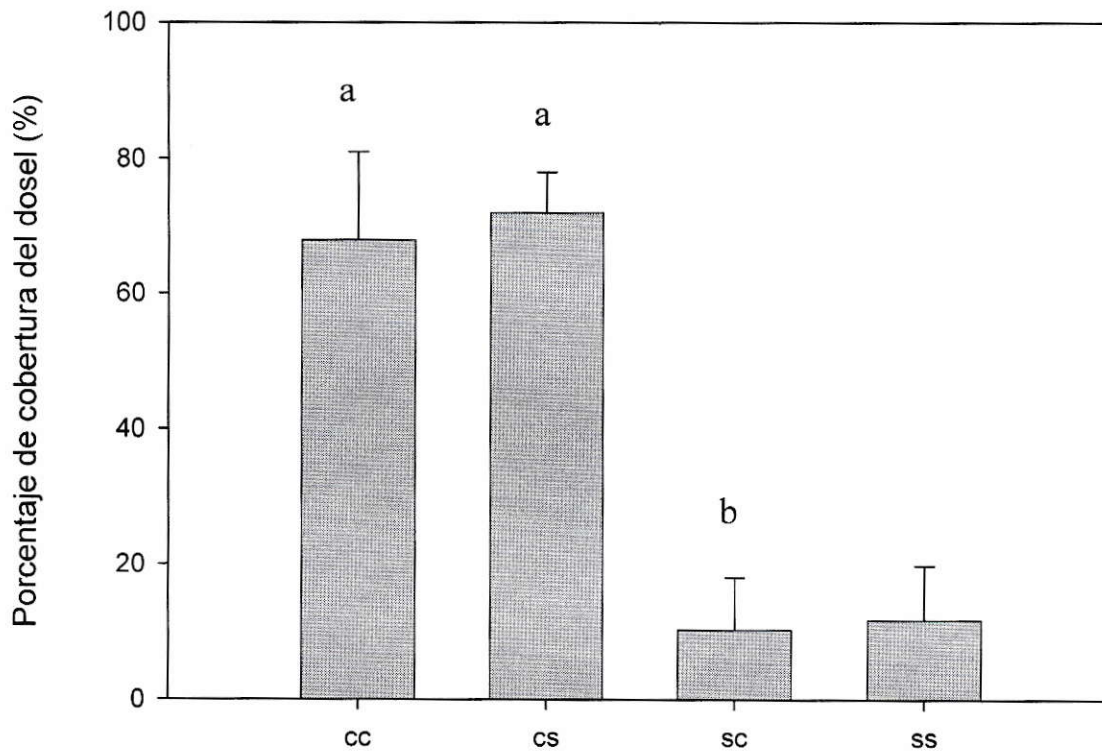


Figura 4. Porcentaje de cobertura de dosel para los diferentes tratamientos experimentales entre Julio 2005 y Abril 2006 en parches de *Teline monspessulana* aledaños a la Reserva Nacional Los Queules, VII Región. i) CC: con dosel, con hojarasca; ii) CS: con dosel sin hojarasca; iii) SC sin dosel con hojarasca y iv) SS sin dosel sin hojarasca. Se presentan los valores promedios ± 2 ee. Diferencias significativas se muestran con letras distintas.

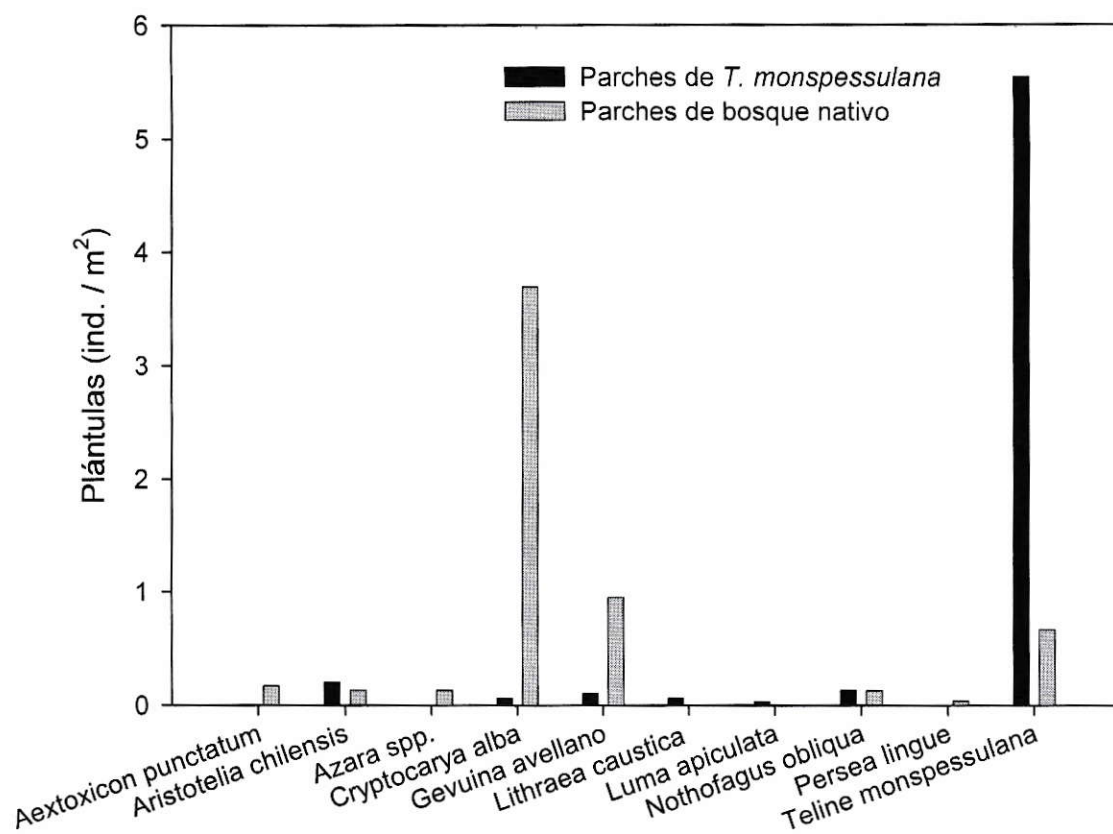


Figura 5. Densidad de plántulas de especies arbóreas nativas y exóticas en parches de *T. monspessulana* y parches de bosque nativo en sectores aledaños a la Reserva Nacional Los Queules, VII Región.

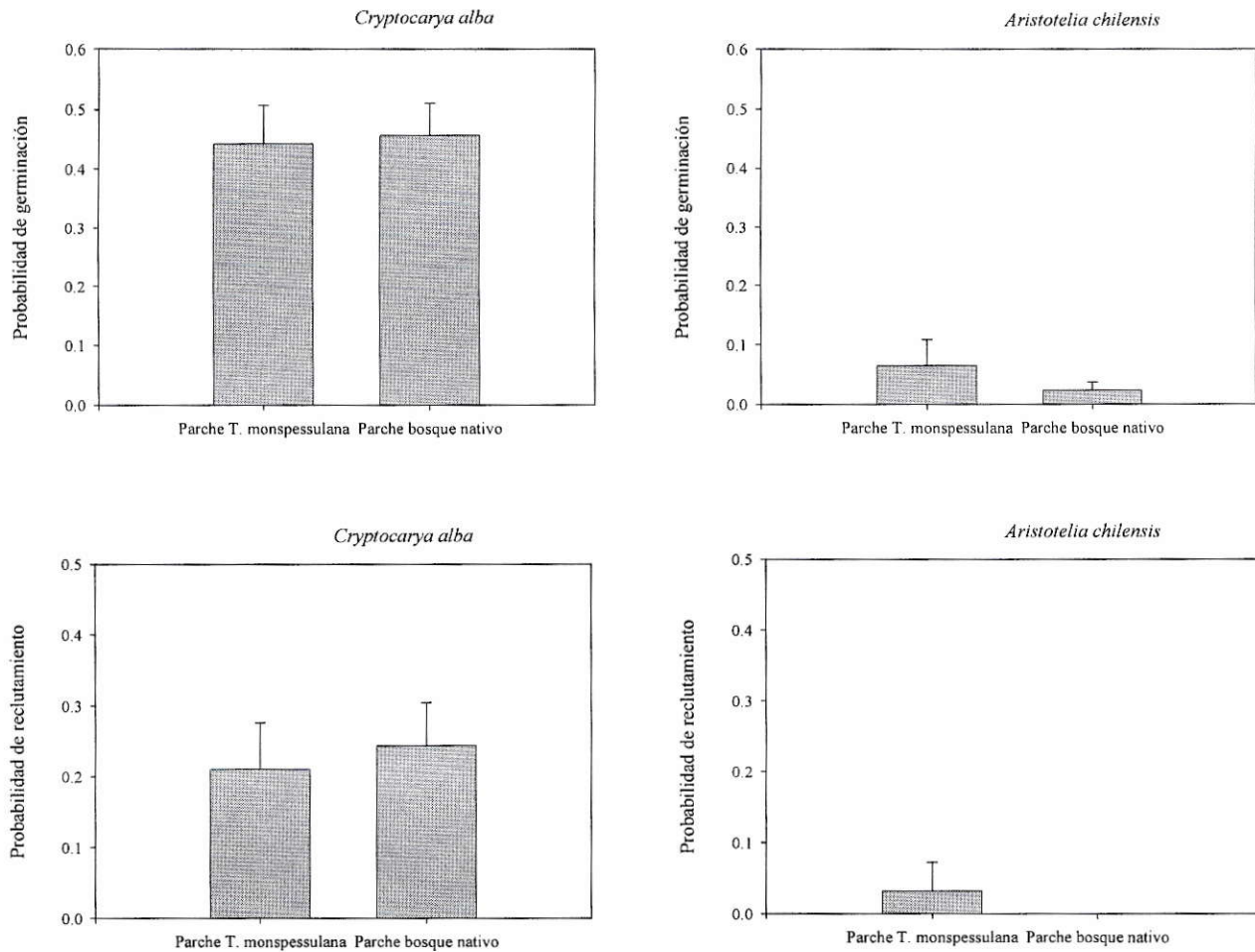


Figura 6. Probabilidades de germinación y reclutamiento de *Cryptocarya alba* y *Aristotelia chilensis* en parches de bosque nativo y parches de *Teline monspessulana* en sectores aledaños a la Reserva Nacional Los Queules, VII Región. Se presentan los valores promedios ± 2 ee.

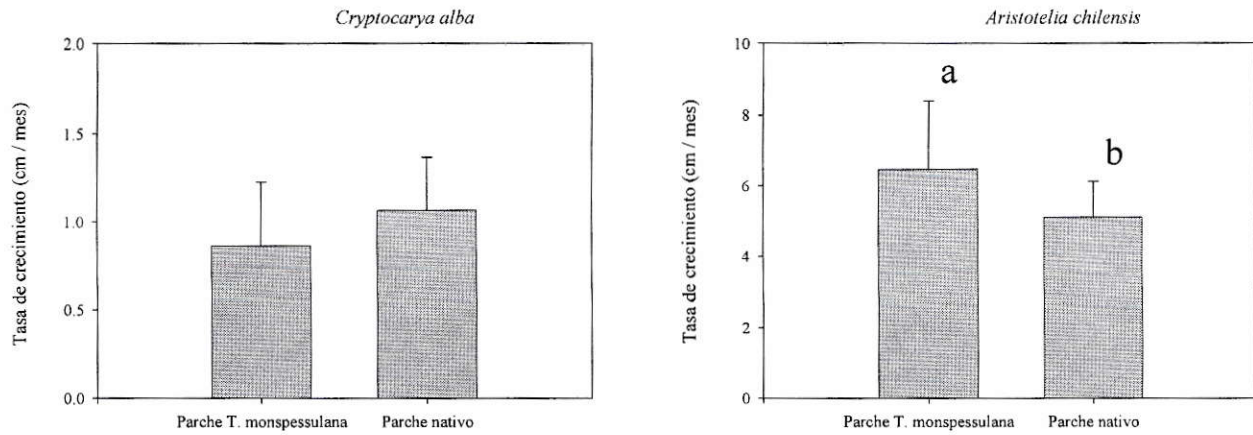


Figura 7. Tasas de crecimiento para *Cryptocarya alba* y *Aristotelia chilensis* en parches de bosque nativo y parches de *Teline monspessulana* en sectores aledaños a la Reserva Nacional Los Queules, VII Región. Se presentan los valores promedios ± 2 ee. Diferencias significativas se muestran con letras distintas.

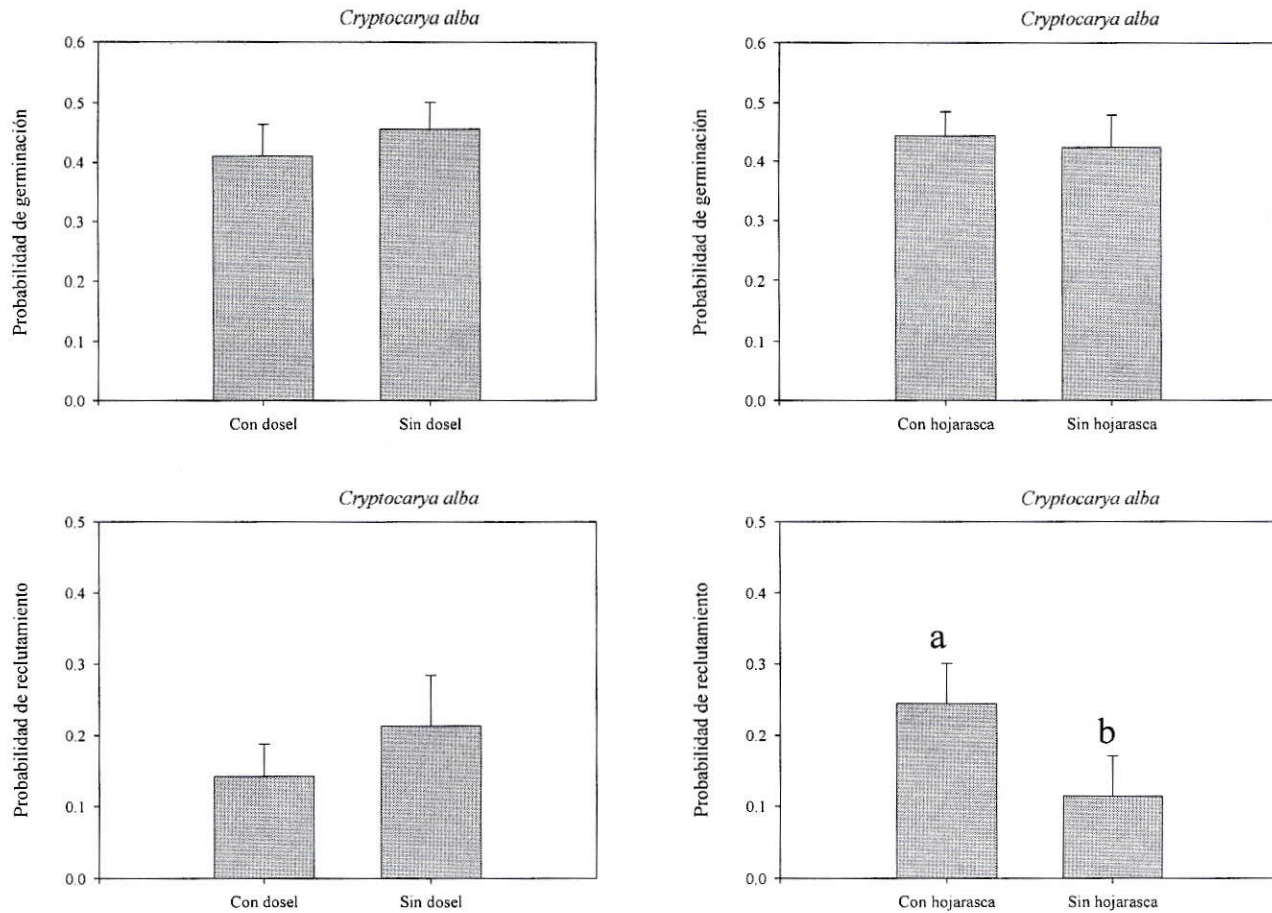


Figura 8. Probabilidades de germinación (PG) y reclutamiento (PR) para *Cryptocarya alba* en los tratamientos experimentales montados en parches de *Teline monspessulana* en sectores aledaños a la Reserva Nacional Los Queules, VII Región. Se presentan los valores promedios ± 2 ee. Diferencias significativas se muestran con letras distintas.

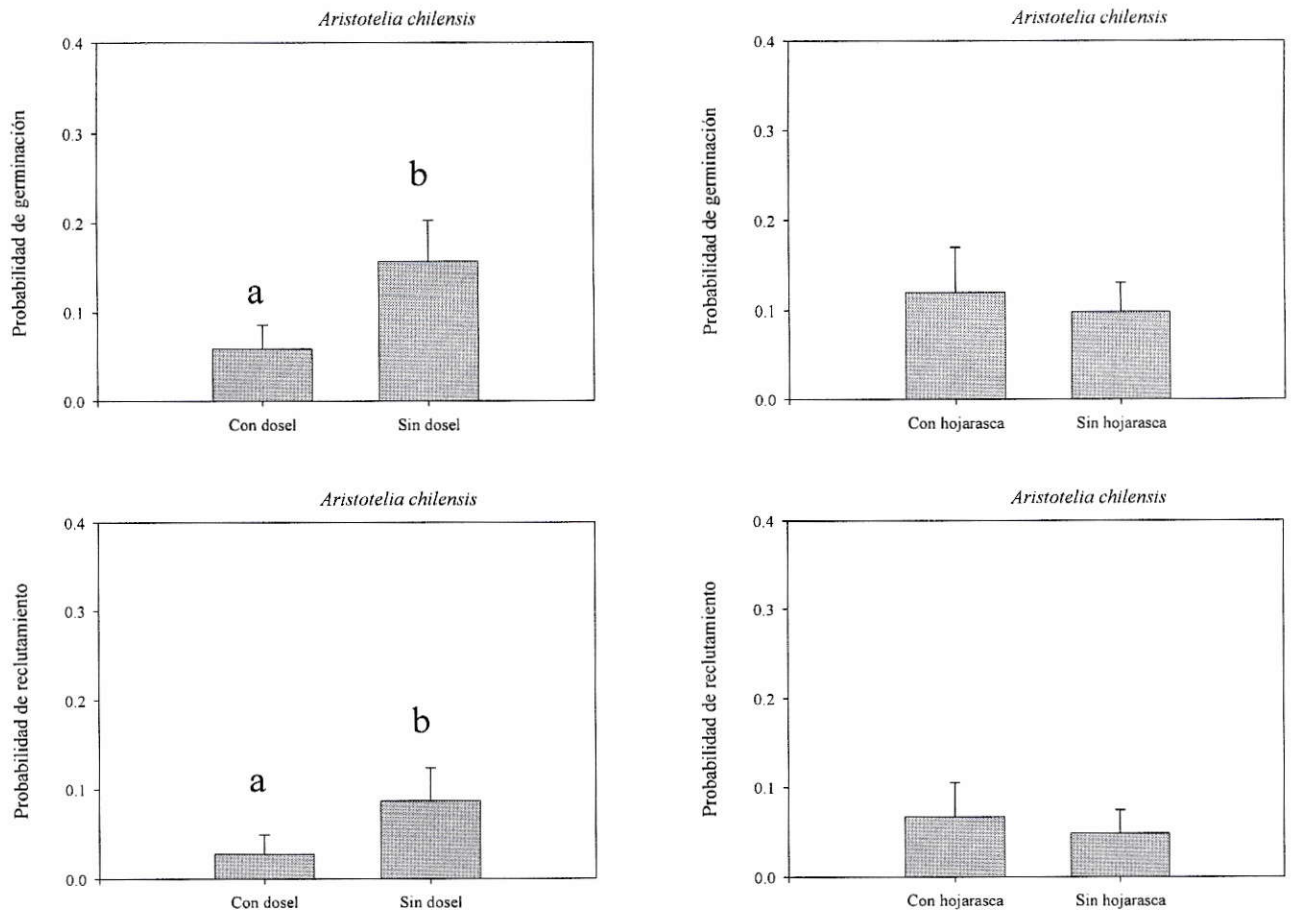


Figura 9. Probabilidades de germinación (PG) y reclutamiento (PR) para *Aristotelia chilensis* en los tratamientos experimentales montados en parches de *Teline monspessulana* en sectores aledaños a la Reserva Nacional Los Queules, VII Región. Se presentan los valores promedios ± 2 ee. Diferencias significativas se muestran con letras distintas.

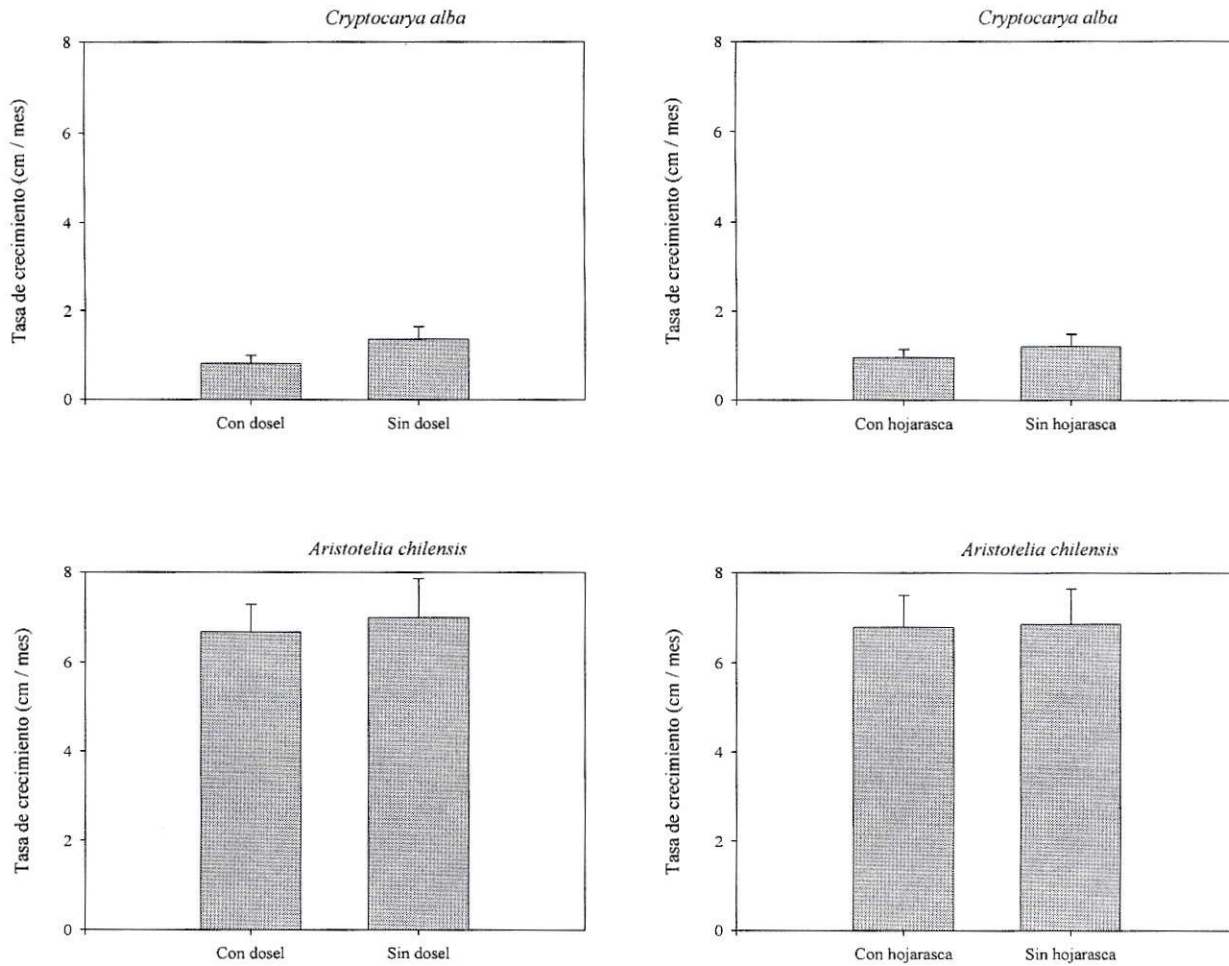


Figura 10. Tasas de crecimiento en altura para *Cryptocarya alba* y *Aristotelia chilensis* en los tratamientos experimentales instalados en parches de *Teline monspessulana* en sectores aledaños a la Reserva Nacional Los Queules, VII Región. Se presentan los valores promedios ± 2 ee.

Anexo I. Cantidad de semillas encontradas (n° 400 cm^{-2}) en los parches de *T. monspessulana* (TM) y los parches de bosque nativo (BN) en sectores aledaños a la Reserva Nacional Los Queules, VII Región.

Especies	Marzo 2005		Junio 2005		Septiembre 2005		Noviembre 2005		Enero 2006		Abril 2006	
	TM	BN	TM	BN	TM	BN	TM	BN	TM	BN	TM	BN
<i>Aristotelia chilensis</i>	0,22	-	0,34	-	0,14	0,03	0,03	0,005	0	0	0,07	0,01
<i>Aetoxicon punctatum</i>	0	-	0	-	0	0	0	0,003	0	0	0	0
<i>Drymis winteri</i>	0,09	-	0,15	-	0,01	0	0,01	0	0	0	0,04	0
<i>Nothofagus obliqua</i>	0,14	-	0,11	-	0,04	0	0	0	0	0	0,15	0,03
<i>Peumus boldus</i>	0	-	0	-	0	0	0,003	0	0	0	0	0
<i>Pinus radiata</i>	0	-	0	-	0	0	0	0	0	0	0	0,01
<i>Senna spp</i>	0,01	-	0	-	0	0	0	0	0	0	0,01	0
<i>Teline monspessulana</i>	3,31	-	1,83	-	0,19	0	0,11	0	0,03	0	4,57	0,02

Anexo II. Densidad (ind. / m²) de plántulas encontradas en dos tipos de vegetación: en parches de bosque nativo y en parches de *T. monspessulana* en sectores aledaños a la Reserva Nacional Los Queules, VII Región.

Especies	Bosque nativo	Parches de <i>T. monspessulana</i>
<i>Aextoxicon punctatum</i>	0	0,17
<i>Aristotelia chilensis</i>	0,2	0,13
<i>Azara spp.</i>	0	0,13
<i>Cryptocarya alba</i>	0,06	3,69
<i>Gevuina avellana</i>	0,1	0,95
<i>Lithrea caustica</i>	0,06	0
<i>Luma apiculata</i>	0,03	0
<i>Nothofagus obliqua</i>	0,13	0,13
<i>Persea lingue</i>	0	0,04
<i>Teline monspessulana</i>	0,67	5,56

Anexo III. Riqueza de micromamíferos encontrados en parches de bosque nativo (BN) y parches de *T. monspessulana* (TM) en sectores aledaños a la Reserva Nacional Los Queules, VII Región. Los valores indican número de individuos capturados en cada localidad.

Orden	Familia	Especie	BN	TM
Rodentia	Cricetidae	<i>Abrothrix longipilis</i> (Waterhouse, 1837)	10	16
Rodentia	Cricetidae	<i>Abrothrix olivaceus</i> (Waterhouse, 1837)	0	5
Rodentia	Cricetidae	<i>Oligoryzomys longicaudatus</i> (Bennett, 1832)	6	4
Rodentia	Muridae	<i>Rattus rattus</i> (Linnaeus, 1758)	1	2