

UCH-FC
B Ambiental
M 835
C.1



Universidad de Chile
Facultad de Ciencias

PLANTAS EXOTICAS EN QUEBRADAS DE LA REGION METROPOLITANA: EL EFECTO DE LA DISTANCIA A LA CIUDAD DE SANTIAGO Y EL TIPO DE HABITAT

Darío Alejandro Moreira Arce

Director de Seminario: Dr. Ramiro Osciel Bustamante Araya

Santiago- Chile, 2007





“PLANTAS EXOTICAS EN QUEBRADAS DE LA REGION METROPOLITANA: EL EFECTO DE LA DISTANCIA A LA CIUDAD DE SANTIAGO Y EL TIPO DE HABITAT”

Seminario de Título entregado a la Universidad de Chile, en cumplimiento parcial de los requisitos para optar al Título de Biólogo con Mención en Medio Ambiente.

Darío Alejandro Moreira Arce

Dr. Ramiro Ociel Bustamante Araya
Director Seminario de Título

A handwritten signature in black ink, appearing to read 'Bustamante', written over a horizontal line. Below the line are several large, sweeping loops and flourishes.

Comisión Revisora

Prof .Dra. Mary Therese Kalin Arroyo
Presidente

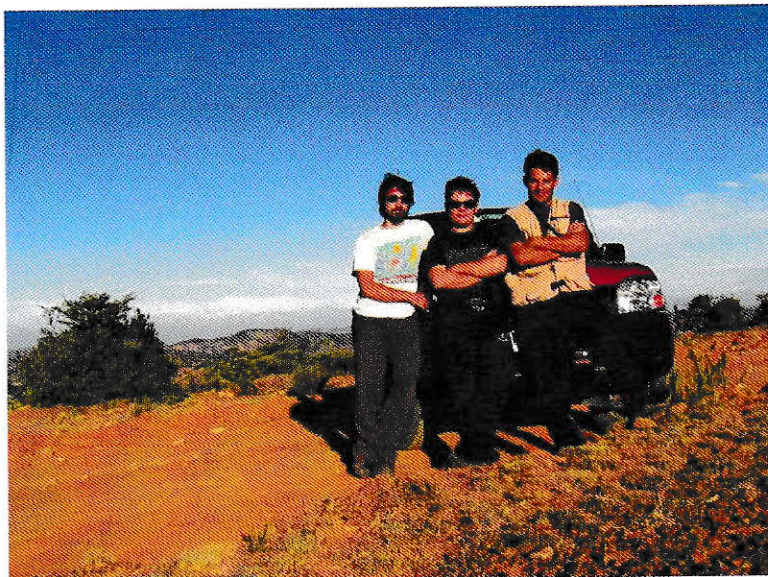
A handwritten signature in black ink, appearing to read 'Mary T. Kalin Arroyo', written over a horizontal line.

Prof. Dr. Luís Felipe Hinojosa Opazo
Corrector

A handwritten signature in black ink, appearing to read 'Luis Felipe Hinojosa Opazo', written over a horizontal line.

Santiago, Marzo de 2007

“...A veces sentimos que lo que hacemos es tan sólo una gota en el mar,
pero el mar sería menos si le faltara una gota”



“El desarrollo descontrolado de las ciudades amenaza cada vez más nuestra existencia y la sobrevivencia de los ecosistemas naturales que la rodean. Es imprescindible que nos involucremos en las instancias de toma de decisiones, investigando, proponiendo posibles soluciones y procurando que éstas se lleven a la práctica, con el fin de encausar este crecimiento explosivo. Nuestros esfuerzos no sólo deben limitarse a conservación de ecosistemas prístinos, con igual importancia debemos incluir a los ecosistemas urbanos dentro de nuestra estrategias de conservación futuras”

AGRADECIMIENTOS

Agradezco a mi familia y amigos, en especial a mis padres Darío y Raquel por el gran esfuerzo realizado en mi proceso educativo, desde las etapas tempranas de mi desarrollo hasta el día de hoy; por permitir darme cuenta desde pequeño, el valor que posee la naturaleza en todas sus formas y dimensiones. A los que ya no están a mi lado físicamente pero que lo estuvieron en cada una de mis etapas y esperando que me sigan acompañando.

Agradezco también a mi profesor guía, Dr. Ramiro Bustamante, por la confianza depositada en mi, convirtiéndose en pilar fundamental en esta última etapa de mi formación. De igual manera le doy gracias a todos los profesores que de alguna manera estimularon mi interés por las ciencias ecológicas y la conservación de la biodiversidad; a mis compañeros y compañeras de carrera que contribuyeron a mi formación actual, en especial a Carolina por su paciencia y apoyo, y a la gente que estuvo para brindarme su ayuda en los momentos que la necesité.

También agradezco al proyecto Fondecyt 1040528 y al Instituto de Ecología y Biodiversidad, proyecto ICM P05-002, de la Facultad de Ciencias, Universidad de Chile, por el financiamiento para el desarrollo de esta tesis; a CONAF RM y Aguas Andinas por las facilidades para el acceso a los lugares de trabajo; a Yuri y Rony Zúñiga por todo el apoyo prestado en laboratorio; a Luís Faundez por la ayuda taxonómica; a los compañeros de trabajo y amigos Francisco Zorondo, Sergio Moraga y Juan Muñoz.

ÍNDICE

Agradecimientos	iii
Índice de Figuras	v
Índice de Tablas	v
Índice de Anexos	vi
Resumen	vii
Abstract	ix
Introducción	1
Especies de plantas exóticas en Chile.	3
Métodos	5
Área de estudio.	5
Diseño del muestreo.	8
Estimación de la diversidad y abundancia.	8
Evaluación de indicadores de perturbación y cobertura vegetal.	9
Análisis de datos.	10
Resultados	12
Flora exótica.	12
Abundancia de especies exóticas.	14
Similitud y diversidad de especies exóticas.	17
Discusión	27
Bibliografía	31

INDICE DE FIGURAS

FIGURA 1.	Origen biogeográfico de las especies de plantas exóticas en Chile.	4
FIGURA 2.	Ubicación espacial del área de estudio.	7
FIGURA 3.	Espectro de formas de vida de las especies encontradas en el estudio.	13
FIGURA 4.	Distribución de la riqueza de especies por Familias presentes en las tres quebradas de Santiago.	13
FIGURA 5.	Abundancias relativas de las especies exóticas encontradas en las tres quebradas de Santiago.	15
FIGURA 6.	Abundancia relativa de cada especie en cada condición de distancia.	16
FIGURA 7.	Cladograma resultante de la aplicación del algoritmo de análisis UPGMA a los valores de similaridad de Morisita's.	20
FIGURA 8.	Análisis de Componentes Principales (ACP) mostrando la agrupación de transectos.	21
FIGURA 9.	Análisis de Correspondencia (AC) confirmando la agrupación de transectos.	22
FIGURA 10.	Cladograma resultante de la aplicación del algoritmo de análisis UPGMA a los valores de distancia euclidiana.	23
FIGURA 11.	Proporción, riqueza y diversidad de especies exóticas asociadas a cada tipo de ambiente y para cada una de las condiciones de distancia.	24
FIGURA 12.	Correlación simple de la riqueza de especies exóticas vs. cobertura de especies leñosas nativas y abundancia relativa de fecas de conejos.	25
FIGURA 13.	Cobertura de fecas de conejo y especies leñosas para cada clase de distancia.	26

ÍNDICE DE TABLAS

TABLA 1.	Resumen de los taxa de plantas exóticas encontrados por tipo de hábitat y distancia a la ciudad.	12
TABLA 2.	Media y error estándar de las variables ecológicas para cada tipo de ambiente y cada condición de distancia.	25

INDICE DE ANEXOS

ANEXO 1.	Abundancias relativas de especies exóticas encontradas en los hábitats y en las clases de distancia.	37
ANEXO 2.	Distribución de abundancias de familias por tipo de ambiente.	38
ANEXO 3.	Distribución de abundancias de familias por condición de distancia.	39

Plantas exóticas en quebradas de la Región Metropolitana: el efecto de la distancia a la ciudad de Santiago y el tipo de hábitat.

Darío Alejandro Moreira Arce*

* Departamento de Ciencias Ecológicas, Facultad de Ciencias, Universidad de Chile.

Las invasiones biológicas constituyen unas de las mayores amenazas para la conservación de la biodiversidad. Las capacidades de las especies invasoras para dispersarse y establecerse, junto a las condiciones del ecosistema como el grado de perturbación al que están expuestos, constituyen factores relevantes para el éxito de los procesos de invasión. En este trabajo estudiamos la relación entre la diversidad de especies exóticas y el tipo de hábitat, y la distancia a la ciudad. Evaluamos también la relación existente entre la riqueza de especies exóticas y la cobertura leñosa nativa y la abundancia de fecas de conejo *Oryctolagus cuniculus* (Lagomorpha: Leporidae). Se trabajó en tres quebradas ubicadas en la precordillera de la ciudad de Santiago. Se dispusieron transectas de 100mts x 4mts en laderas de exposición norte, sur y fondo de quebradas a dos rangos de distancia a la ciudad de Santiago: 100mts y 1000mts aproximadamente.

Se registró un total de 49 especies exóticas (40% del total), siendo las familias Asteraceae y Poaceae las más abundantes; por su parte *Erodium cicutarium*, *Rubus ulmifolius*, *Eschscholzia californica* y *Conium maculatum* fueron las especies más abundantes. La diversidad de especies exóticas aumentó en la cercanía a la ciudad y en el hábitat de exposición norte generándose una segregación de especies de acuerdo al tipo de hábitat, encontrándose especies que sólo se desarrollan en uno de los tres hábitats.

La riqueza de especies exóticas fue correlacionada negativamente con la cobertura de especies nativas, no encontrándose correlación con la abundancia de fecas. Con estos resultados se deduce que la diversidad de especies exóticas difiere en relación con variables ambientales y físicas además de variables locales que pueden actuar a nivel de parche. Las especies exóticas responderían a requerimientos ecológicos específicos, generando así una baja similitud florística entre hábitats. Finalmente la ciudad de Santiago facilita el proceso de invasión en sus cercanías, debido por un lado a la posiblemente a la existencia de un gradiente de perturbación que decrece al alejarse de la ciudad y a que la ciudad podría estar actuando como fuente de propágulos de especies exóticas.

Palabras claves: invasión de plantas exóticas, invasiones biológicas, fuente de propágulos, condiciones de hábitat, perturbación, región mediterránea.

Biological invasions are regarded as one of the most important threats to biodiversity. The capacity of invading species to disperse and establish, along with degree of ecosystem disturbance constitute relevant factors in the invasion process. Here we studied the relationship between diversity of exotic species and habitat type, and the distance to the city. We also evaluated the relationship between richness of exotic species and native woody cover and between the former and the abundance of *Oryctolagus cuniculus* rabbit (Lagomorpha: Leporidae) pellets. Work was undertaken in the precordillera, Metropolitan Region, Chile. Thirty-six transects, 100mts x 4mts, were sampled, on north and south-facing slopes and in the valley bottom, including at two distances from the city of Santiago (100mts and 1000mts).

Forty-nine (49) exotic plant species were registered (40% of the total). Asteraceae and Poaceae were the most abundant families and *Erodium cicutarium*, *Rubus ulmifolius*, *Eschscholzia californica* and *Conium maculatum* the most frequent species. The diversity of exotic species increased with proximity to the city of Santiago, and was highest on north-facing slopes. Spatial segregation in relation to habitat type was observed in several species, with some restricted to a single habitat, suggesting different ecological requirements among exotic species. Richness of exotic species was correlated negatively with cover of native species, but not with the abundance of pellets. The diversity of exotic species differs in relation to environmental and physical variables in addition to local variables that can act at the patch level. Higher numbers of exotic species on the more disturbed sites closer to the city of Santiago suggests that disturbance is the principal factor driving exotic species richness.

Keywords: biological invasion of exotic plants, biological invasions, propagule source, habitat conditions, disturbance, Mediterranean type-climate.

INTRODUCCIÓN

Definición IB
X { Las invasiones biológicas se definen como la dispersión y establecimiento de un taxón (especies, género, familia) más allá de sus rangos geográficos originales (Arroyo *et al.* 2000). Uno de los mayores responsables de su diseminación es el hombre, debido al uso que hace de estas especies con fines agrícolas, forestales, medicinales u ornamentales; favoreciendo el transporte accidental o voluntario de individuos completos o partes de ellos (Arroyo *et al.* 2000, Pauchard & Alaback 2002a). Las invasiones biológicas constituyen un tema central en la biología de la conservación por cuanto son consideradas una de las principales amenazas para la biodiversidad (Parker *et al.* 1999, Sala *et al.* 2000, Willis *et al.* 2000, Rodríguez 2001, Keane & Crawley 2002, Willis *et al.* 2003). Los impactos más reconocidos de las invasiones biológicas son la homogenización biótica, la cual consiste en que regiones biogeográficamente distantes compartan cada vez más especies entre sí (Bellingham & Coomes 2003, Olden *et al.* 2004); alteraciones genéticas debido a la formación de híbridos (Pauchard & Alaback 2002a); modificaciones de procesos ecosistémicos o bien modificaciones de los regímenes de perturbación (Lara & Veblen 1993, Pauchard & Alaback 2002a, Figueroa *et al.* 2004).

Definición PI
I { Algunos atributos de las especies de plantas exóticas que las harían buenas invasoras son la cantidad y tamaño de las semillas producidas, su germinabilidad, la duración del estado juvenil, la tolerancia al fuego (Rejmánek & Richardson 1996, Goodwin *et al.* 1999). Dado que la primera etapa de una invasión biológica es la colonización de un ambiente nuevo, uno de los principales atributos de un invasor exitoso es tener una buena capacidad de dispersión (Arroyo *et al.* 2000, Rodríguez 2001).

Asociado al fenómeno de invasión se encuentra la función que cumple el banco de semillas disponible, que determina la presión de propágulos a la cual un área en particular se ve afectada. La presión de propágulos es una medida del número de individuos que se liberan en una región y se correlaciona positivamente con la diversidad de especies exóticas presentes (Lonsdale 1999, Figueroa *et al.* 2004, Lockwood *et al.* 2005). La ubicación espacial de éste banco de especies exóticas disponibles y su grado conectividad con parches adyacentes, juegan un rol importante en la diversidad de especies exóticas que puede establecerse en un área. Así, hábitats más cercanos a la fuente de propágulos tendrán una mayor diversidad de especies que parches más alejados (McArthur & Wilson 1967, Hanski *et al.* 1994, Kotanen 1995, Pauchard *et al.* 2002b, Alston & Richardson 2006). En este sentido, los núcleos urbanos cercanos a áreas silvestres, pueden actuar como una gran fuente de propágulos de especies exóticas (Pauchard & Alaback, 2002a, Figueroa *et al.* 2004, McKinney 2004).

Fact
P₀ →
PI
Banco
semin

Los sitios que han sufrido perturbaciones (elevado pastoreo, regímenes de fuego, cambios en uso de tierra) pueden ser más susceptibles de ser invadidos por especies vegetales exóticas (Hobbs & Huenneke 1992, Lonsdale 1999, Rodríguez 2001). Los eventos de perturbación generan espacios abiertos, desprovistos de vegetación, los cuales pueden facilitar el establecimiento de especies vegetales exóticas debido a la reducción de competidores. Frente a una condición de recursos limitantes, la llegada de una especie exótica genera un escenario de competencia en el cual las recién llegadas tendrían mayor habilidad competitiva, excluyendo así a las especies nativas. Sin embargo comunidades con una mayor riqueza de especies nativas, generan una mayor resistencia a los fenómenos de invasión. (Kotanen 1997, Lonsdale 1999, Soule & Orians 2001, Rodgers & Parker 2003, Lake & Leishman 2004).

Fact
P₀ →
PI
Perturbaciones

Fact P₀ →
PI
Recursos
limitantes

Ávila *et al.* (1981) señala que luego de un incendio se produce un incremento acelerado en la abundancia de especies herbáceas exóticas a diferencia de las especies nativas. Así, las áreas cercanas a las ciudades en la que ocurren todas estas fuentes de perturbación, deberían ser las más proclives a ser invadidas por especies exóticas (Alston & Richardson 2006, Guirado *et al.* 2006).

La presencia de herbívoros facilitaría el establecimiento de especies exóticas. En Chile, se ha descrito que el conejo europeo (*Oryctolagus cuniculus*) se alimente en sitios más abiertos, con menor cobertura vegetal, siendo su dieta principalmente especies de hierbas nativas, lo que facilitaría el establecimiento de especies exóticas a las áreas de menor cobertura vegetal (Jáksic & Fuentes 1980). Finalmente el clima de una región puede favorecer el fenómeno de la invasión, siendo las regiones de clima mediterráneo más vulnerables a diferencia de las zonas tropicales que parecen ser más resistentes al fenómeno (Rapaport 1991, Davis *et al.* 2000, Rejmánek *et al.* 2005).

Especies de Plantas Exóticas en Chile

En Chile, la introducción de especies exóticas ha ocurrido desde la llegada de los españoles en el siglo XVI, y hoy en día constituyen cerca de 700 de especies vasculares agrupando 337 géneros representando un 15% del total de la flora, siendo su origen principalmente Eurásico y del norte de África (Matthei 1995, Arroyo *et al.* 2000, Vázquez & Aragón 2002, Figueroa *et al.* 2004, Figura 1). Una de las explicaciones a este alto porcentaje en la riqueza de especies exóticas en Chile, se debe al origen temprano de los eventos de introducción que se sucedieron desde la llegada de los españoles a través del comercio (Arroyo *et al.* 2000, Castro *et al.* 2003). Esto también ha sido potenciado por las características de isla biogeográfica que presenta Chile, que lo hacen más susceptible a las invasiones biológicas, en comparación a países con características más continentales y con amplias fronteras

(Arroyo *et al.* 2000). Muchas de las especies que fueron inicialmente consideradas perjudiciales en los agro-ecosistemas, se establecieron finalmente en los ecosistemas mediterráneos naturales (Matthei 1995). Este hecho está igualmente documentado en otras regiones biogeográficamente similares del mundo como Australia y Sudáfrica entre otras (Richardson *et al.* 1996, Arroyo *et al.* 2000, Etienne 2001). Todo lo anterior se suma a la alta concentración de población humana en este tipo de ecosistema, potenciando aún más la introducción y establecimiento de especies vegetales exóticas (Aschmann & Bahre 1977, Groves & Di Castri 1991, Arroyo & Cavieres 1997, Myers *et al.* 2000, Romero & Ordenes 2004).

Chile

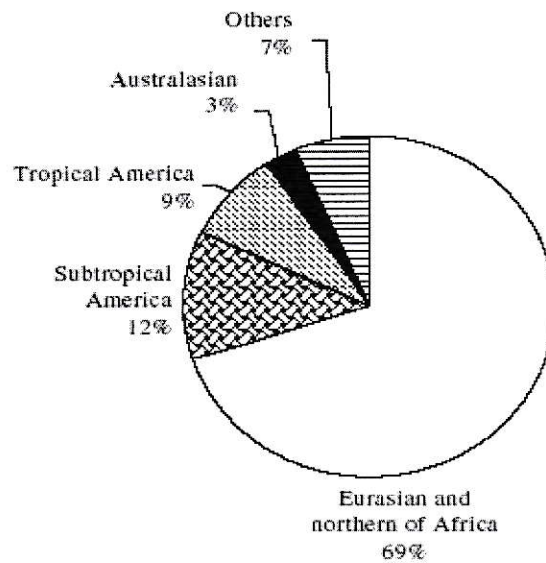


Figura 1. Origen biogeográfico de las especies de plantas exóticas en Chile Central (Figuroa *et al.* 2004).

El objetivo de este trabajo es examinar los patrones de diversidad de las especies exóticas, en diferentes quebradas de la precordillera adyacentes a la ciudad de Santiago, en relación a dos factores: la distancia al límite urbano de la ciudad de Santiago y el tipo de hábitat. Se pretenderá responder dos preguntas ¿Cuál es la relación entre la diversidad de especies exóticas y (i) la distancia a la ciudad y (ii) el tipo de hábitat. Para la primera pregunta se esperaría que exista una relación inversa entre la diversidad de especies exóticas y la distancia a la ciudad, debido a que las áreas más alejadas, permanecerían menos perturbadas, y además tendrían una menor probabilidad de ser colonizadas por especies que se encuentran a una mayor distancia (McArthur & Wilson 1967). Para la segunda pregunta se puede inferir que dado que las especies exóticas prefieren colonizar hábitats abiertos y asoleados, por ende con menor cobertura vegetal (Jáksic & Fuentes 1980, Davis 2000), se esperaría una mayor diversidad de especies exóticas en las laderas de exposición norte que en las laderas de exposición sur y los fondos de quebradas.

METODOS

Área de Estudio.

El estudio se llevó a cabo en tres quebradas ubicadas en la precordillera de la ciudad de Santiago, Región Metropolitana (Figura 2): (i) la Quebrada de San Ramón ubicada en la comuna de la Reina ($33^{\circ} 26' 02.06''$ S; $70^{\circ} 30' 51.79''$ W), la cual es utilizada por Aguas Andinas S.A. y administrada por CONAF RM. Esta quebrada se desarrolla entre alturas que van desde los 800 a 2200 m.s.n.m. y en actualidad se desarrollan proyectos asociados al establecimientos de áreas de protección ambiental y el desarrollo turístico; (ii) la Quebrada de Macúl ($33^{\circ} 30' 04.79''$ S; $70^{\circ} 30' 39.26''$ W) ubicada en la comuna de Peñalolén en los terrenos pertenecientes a la inmobiliaria Altos de Macúl con alturas que van desde los 750 a

2500 m.s.n.m. Hoy en día se encuentran algunas áreas establecidas para la recreación y el turismo, sin embargo no existen proyectos enmarcados en la protección del ecosistema presente. Por último, (iii) la Quebrada de Mahuida ubicada en el interior del Parque Mahuida (33° 31' 39.45" S; 70° 31' 51.75" W) comuna de La Reina, el que mantiene hoy en día planes protección y recuperación principalmente de la flora nativa.

La flora presente en estas quebradas forma parte de un tipo de vegetación que se extiende desde los 32° hasta los 36° S representativa de la región bioclimática Mediterránea Semiárida de Chile (Di Castri & Hájek 1976). Se encuentra constituida principalmente por matorral y bosque esclerófilo de baja altura, formando un mosaico de parches que presentan vegetación de tipo arbóreo y arbustivo, mezcladas con tipos de parches de vegetación herbácea y otros que carecen de vegetación alguna (suelo desnudo, Fuentes *et al.* 1986). Esta heterogeneidad ambiental le otorga a la región y al área en particular, características únicas como es una alta diversidad florística (Arroyo & Cavieres 1997). Los parches arbóreos presentan especies de hojas esclerófilas siendo las más representativas *Lithraea caustica*, *Quillaja saponaria*, *Cryptocarya alba*, entre otros, mezclados con arbustos bajos como *Acacia caven*, *Colliguaja odorifera*, *Trevoa sp*, *Proustia sp.* entre otros (Gajardo 1994)

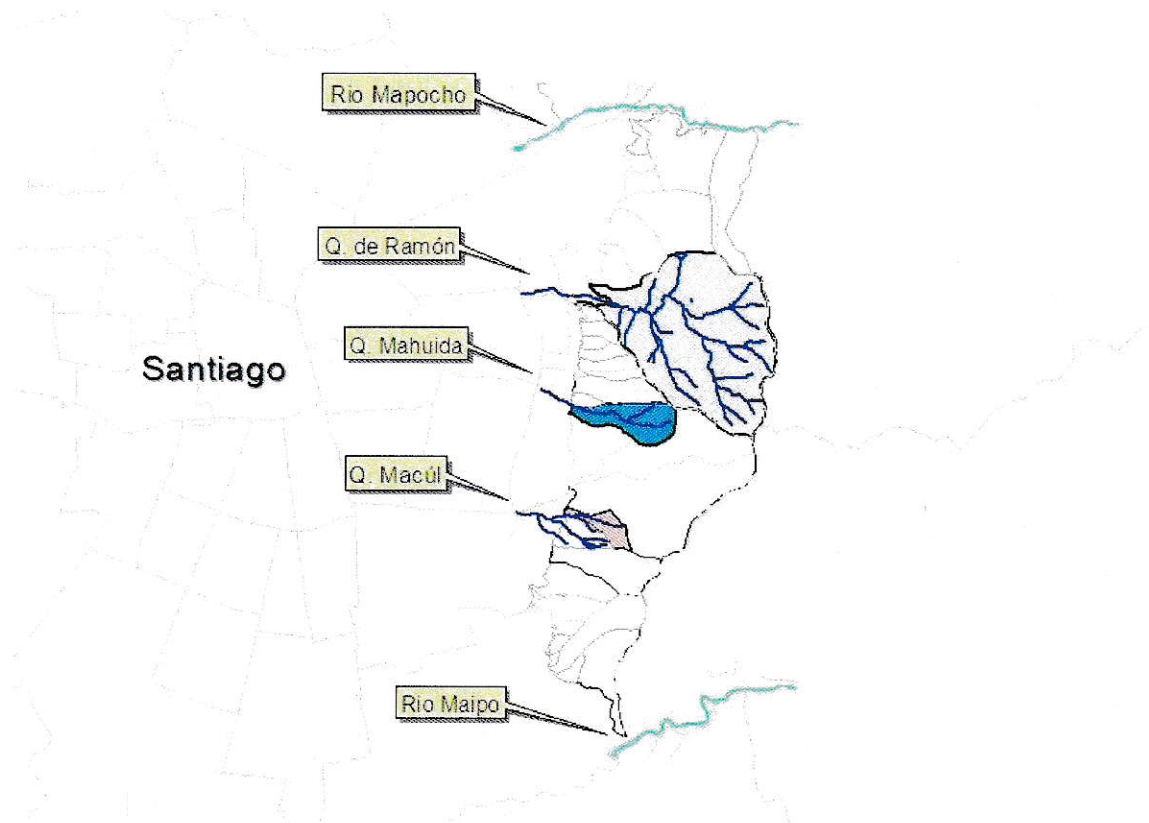


Figura 2. Ubicación espacial del área de estudio.

Diseño del Muestreo.

El diseño de muestreo incluyó dos distancias a la ciudad Santiago: La distancia 1 (D1), ubicada entre 100 a 150 mts. desde el inicio de la quebrada hacia el interior (dirección Poniente-Oriente). Dado que algunas quebradas presentaban en sus inicios presencia de urbanización como calles y casas, se consideró como punto inicio al límite hasta donde estas construcciones se presentaban. La distancia 2 (D2) se ubicó al interior de la quebrada separada a una distancia de 1000 a 1100 metros desde la distancia D1. Estas dos clases de distancia fueron replicadas en cada una de las tres quebradas seleccionadas. En cada clase (D1 y D2) se recopiló información para cada tipo de hábitat: Exposición Norte (EN), Fondo de Quebrada (FQ) y Exposición Sur (ES), los cuales fueron replicados en las tres quebradas. En cada tipo de hábitat, se dispusieron dos transectos paralelos (100mts x 4mts) separados a una distancia de 250 mts. entre sí. Los transectos fueron ubicados en áreas alejadas tanto de caminos, senderos, y en puntos con altitudes similares. Esto dio como resultado un total de 36 transectos para todas las distancias y todos los tipos de hábitats en las tres quebradas.

Evaluación de la Diversidad y Abundancia.

En cada transecto, se estimó la riqueza tanto de especies exóticas como nativas y la abundancia de las especies exóticas, utilizando una medida de frecuencia relativa. Para esto se dispuso de 50 parcelas de 1 m² en el centro del transecto, en las cuales se determinó la composición de especies presentes tanto exóticas como nativas.

Esto dio como resultado un total de 1800 parcelas en total. Así, se tuvo una estimación de la abundancia relativa de cada especie X_i por transecto, sencillamente dividiendo el número de parcelas en que se encontraba la especie X_i por el número total de parcelas en la transecta ($n = 50$). Con los datos de riqueza y abundancia se estimó la proporción de especies exóticas (número de especies exóticas/total de especies presentes) y diversidad de especies exóticas utilizando el índice de Shannon-Wiener (H') (Fischer *et al.* 1943, Krebs 1989)

Evaluación de Indicadores de Perturbación y Cobertura Vegetal.

Se estimó la abundancia relativa de fecas de conejo (*Oryctolagus cuniculus*) en cada transecto como una medida indirecta de perturbación, debido al efecto negativo que éstos organismos tienen sobre la vegetación presente en el ecosistema mediterráneo nativa (Jáksic & Fuentes 1980, Fuentes *et al.* 1983, Jáksic 1998). En cada una de las parcelas de 1 m² se determinó la presencia/ausencia de fecas. Así se tuvo una evaluación de la abundancia relativa de fecas en cada transecto, dividiendo el número de parcelas con presencia de fecas por el total de parcelas presentes en el transecto ($n = 50$).

Para evaluar cobertura vegetal en el transecto, se determinó visualmente el tipo de parche presente en cada parcela a través del método de intercepción de punto, que consistió en determinar la presencia de dosel asociado a la parcela independiente del área que cubriese de ésta. Así la cobertura de las parcelas se clasificó como herbácea (cuando el área de la parcela se encontraba sin vegetación leñosa nativa), arbustiva (cuando el área de la parcela tenía presencia de dosel de arbustos nativos) y arbórea (cuando el área de la parcela tenía presencia de dosel de árboles nativos). Luego se estimó el porcentaje de cobertura de vegetación nativa en el transecto, dividiendo el número de parcelas con presencia de dosel nativo por el total de parcelas presentes en el transecto ($n = 50$).

En resumen el diseño del muestreo fue del tipo factorial, cuyos factores fueron distancia (D1 y D2) y tipos de hábitat (exposición norte (EN), fondo de quebrada (FQ) y exposición sur (ES)); todo esto fue replicado en las tres quebradas.

En total las variables de vegetación y perturbación se evaluaron en 36 transectos y 1800 parcelas.

Análisis de Datos.

Los datos de riqueza de especies exóticas fueron normalizados utilizando el logaritmo natural (base e , Zar 1996). Posteriormente cada variable (proporción, riqueza y diversidad) fue sometida a una prueba de normalidad (test de Lilliefors, $p < 0,05$); se realizó un ANDEVA para cada variable respuesta y en caso de detectarse diferencias, se realizaron pruebas *a posteriori* de Tukey (Krebs 1989, Zar 1996).

Se calculó el Índice de Similitud de Morisita's entre cada transecto y se construyó un cladograma para reconocer la existencia de agrupamiento basado en las especies exóticas presentes, considerando todos los factores: tipo de hábitat, distancia a la ciudad y quebrada de estudio. Este índice considera simultáneamente la composición de especies y sus abundancias relativas (Krebs 1989). El cladograma fue construido usando el algoritmo de cluster UPGMA (Sneath & Sokal 1973). La significancia estadística del cluster resultante, se determinó a través de un test de aleatorización (Manly 2001) por medio de 10.000 iteraciones sucesivas de los índices de Similitud de Morisita's resultantes de la etapa anterior. Adicionalmente con el fin de corroborar el patrón de agrupamiento se realizó un Análisis de Componentes Principales (ACP, Montaña & Ezcurra 1991).

Para evaluar si la riqueza de especies exóticas se relaciona con la cobertura de especies nativas, se realizó una correlación de Spearman debido a que éste análisis no utiliza modelos a priori (Sokal & Rohlf 1995). El mismo tipo de análisis se realizó para el relacionar la riqueza de especies exóticas con el grado de perturbación. Así la riqueza de especies exóticas se tomó como la variable dependiente, y cada una de las características de microhábitat, como variable independiente. Posteriormente se realizó un análisis de covarianza (ANCOVA) para ver si las relaciones resultantes se cumplían para los tres tipos de hábitats definidos (Zar 1996). Los análisis estadísticos se realizaron usando Statistica (StatSoft, Inc. 2000) y el programa para Excel PopTools (Hood 2003).

RESULTADOS

Flora Exótica.

Del total de especies encontradas en este estudio, (N = 121 sp), se identificaron 49 especies exóticas (40%) agrupadas en 19 familias y 42 géneros, siendo las hierbas la forma de vida más representada (Figura 3). Del total de especies exóticas, 28 especies fueron encontradas en el hábitat de exposición norte, 28 especies en el fondo de quebrada y 29 en el hábitat de exposición sur (Tabla 1). Del total de especies exóticas presentes, 40 de estas se registraron en la distancia D1 y 35 en la distancia D2 (Tabla 1). Asteraceae y Poaceae fueron las familias mayor representadas con 9 y 10 especies respectivamente (Figura 4). Estas mismas familias fueron las más frecuentes al realizar un análisis por hábitats, y por clase de distancia (Anexo 2 y 3 respectivamente).

Hábitat/Distancia	Distancia 1			Distancia 2		
	<i>Sp</i>	<i>Gen</i>	<i>Fam</i>	<i>Sp</i>	<i>Gen</i>	<i>Fam</i>
Exposición Norte	21	21	9	21	20	13
Fondo quebrada	21	20	14	13	13	8
Exposición Sur	19	19	10	17	16	11

Tabla 1. Resumen de los taxa de plantas exóticas encontrados por tipo de hábitat y distancia a la ciudad. **Sp**: especie, **Gen**: género, **Fam**: familia.

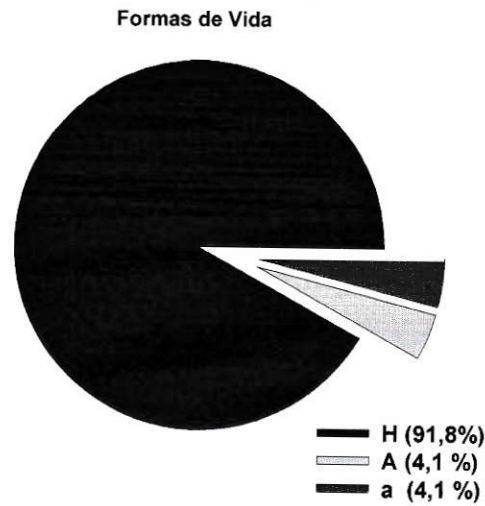


Figura 3. Espectro de formas de vida de las especies encontradas en el estudio. **H:** Herbácea, **A:** Arbórea, **a:** Arbustiva. Porcentajes entre paréntesis.

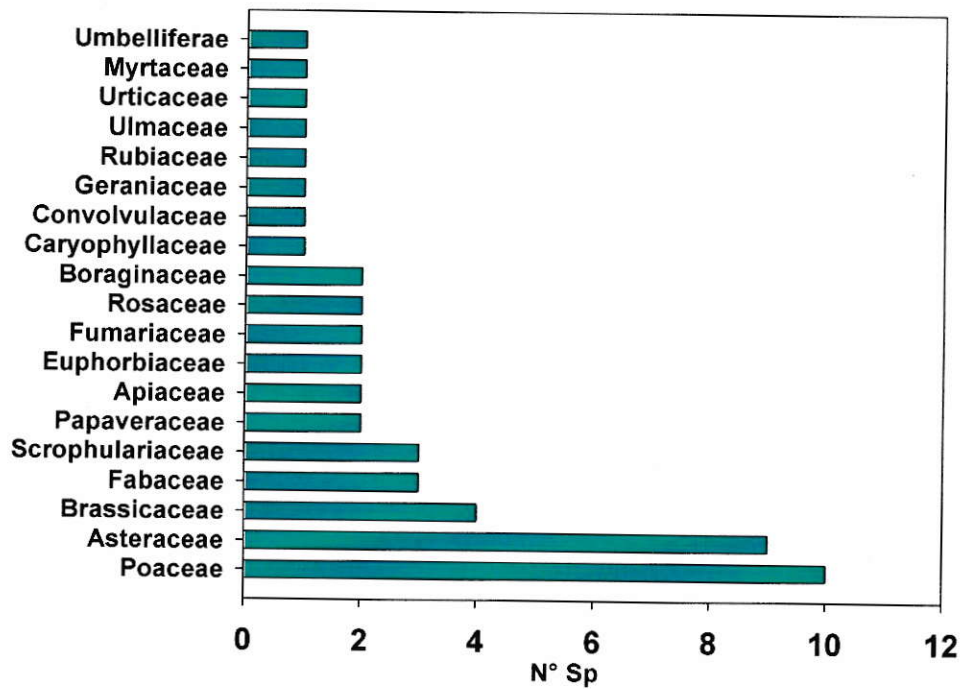


Figura 4. Distribución de la riqueza de especies por familias presentes en las tres quebradas de Santiago: San Ramón, Mahuida y Macul.

Abundancia de Especies Exóticas.

Erodium cicutarium, *Rubus ulmifolius*, *Eschscholzia californica*, y *Conium maculatum* presentaron las mayores abundancias relativas (11,79%; 10,86%; 7,46%; 6,72%, respectivamente), siendo entre cinco a diez veces más abundantes que especies como *Fumaria parviflora*, *Medicago minima*, *Antirrhinum majus*, que presentaron las menores abundancias relativas (0,13%; 0,09%; 0,07% respectivamente) (Figura 5 y Anexo 1). En un análisis por hábitat, *Erodium cicutarium*, *Centaurea melitensis*, *Poa annua*, *Vulpia myuros*, *Schismus barbatus*, presentaron las mayores abundancias relativas en el hábitat de exposición norte (23,78%; 8,95%; 7,55%; 6,29%; 5,03% respectivamente); por su parte *Rubus ulmifolius*, *Eschscholzia californica*, *Eucalyptus globulus* fueron las especies más abundantes en el hábitat de fondo de quebrada (30,37%; 19,04%; 7,25% respectivamente); y *Conium maculatum*, *Anthriscus Caucalis* y *Brassica nigra* en el hábitat de exposición sur (19,11%; 8,49%; 5,94% respectivamente, Anexo 1) Al considerar la abundancia de especies exóticas en relación con la distancia a la ciudad, *Lactuca serriola*, *Eucalyptus globulu* y *Schismus barbatus*, presentaron mayor abundancia relativa en la clase de distancia D1 (6,58%; 4,1% y 4,2% respectivamente). Por su parte *Conium maculatum*, *Anthriscus Caucalis* y *Fumaria agraria*, presentaron mayor abundancia relativa en la clase de distancia D2 (9,6%; 7,0% y 5,0% respectivamente). Finalmente *Rubus ulmifolius*, *Vulpia myuros*, *Eschscholzia californica*, *Erodium cicutarium* presentaron la mayor abundancia relativa tanto en la condición de distancia D1 como D2. (Figura 6 y Anexo 1).

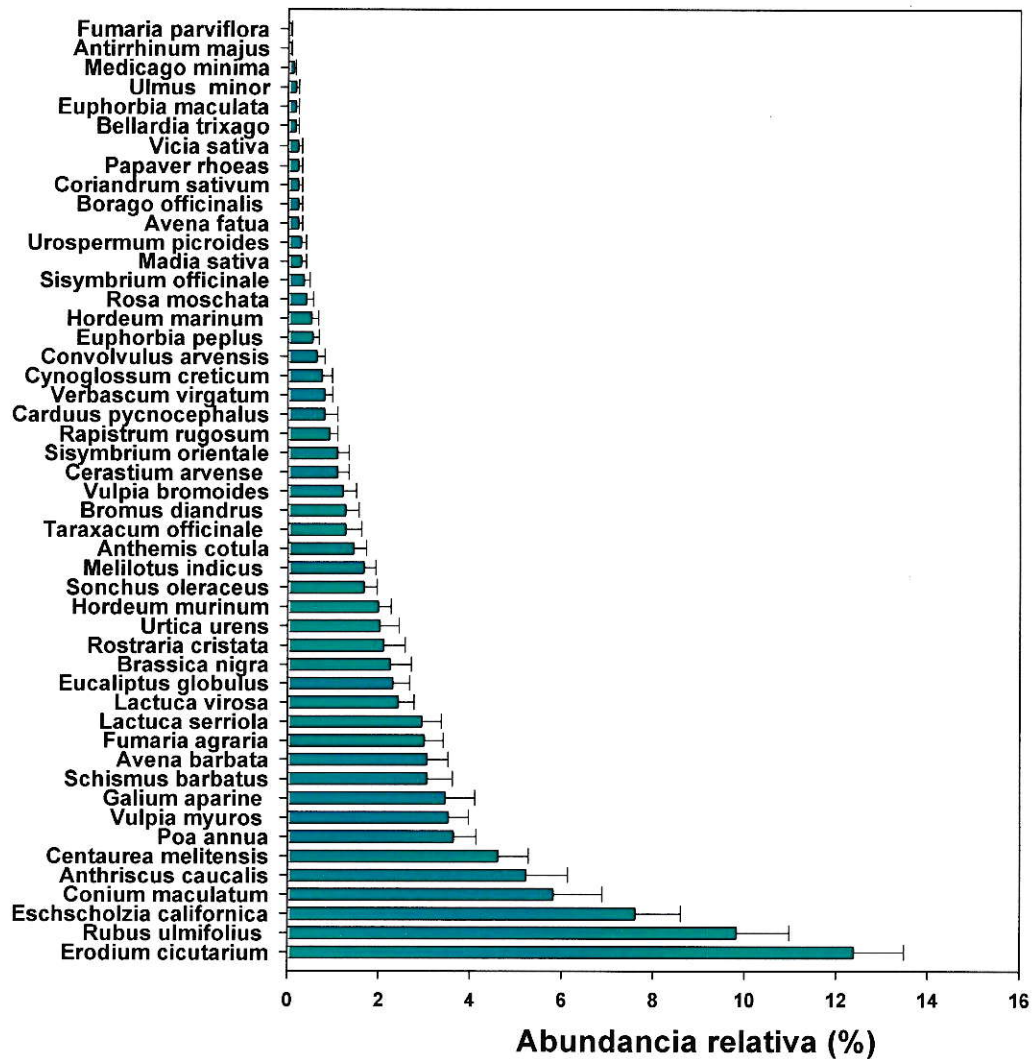


Figura 5. Abundancias relativas de las especies exóticas encontradas en las tres quebradas de Santiago: San Ramón, Mahuida y Macul (media \pm error estándar).

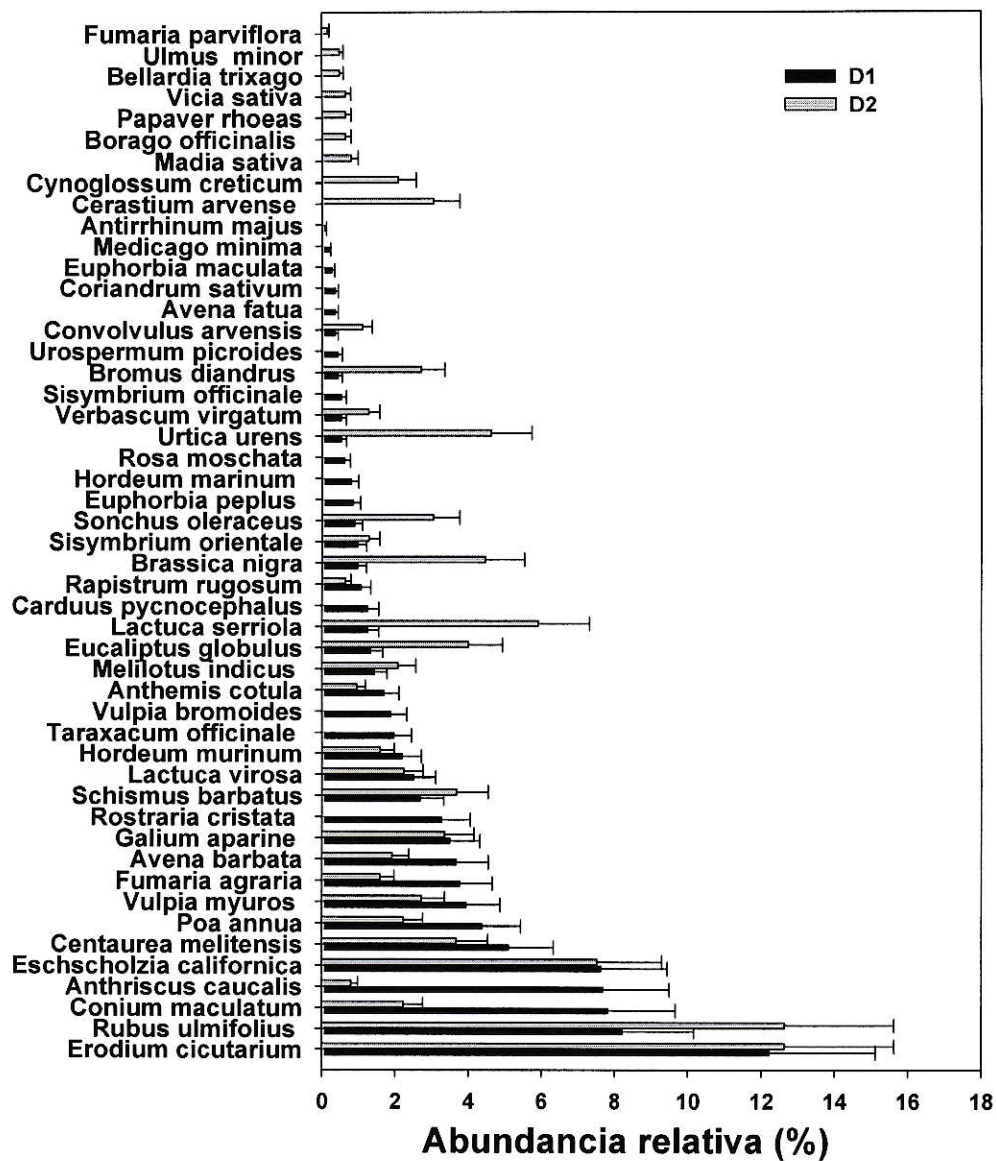


Figura 6. Abundancia relativa de cada especie en cada condición de distancia (D1= distancia, D2= distancia 2, media \pm error estándar).

Similitud y Diversidad de Especies Exóticas.

Se detectó una separación estadísticamente significativa entre los tres tipos de hábitats, no existiendo una separación significativa en relación a la distancia a la ciudad y a la quebrada muestreada (Índice Morisita $_{\text{crítico}} = 0,37$; $P = 0,05$; Figura 7). Por su parte, este mismo agrupamiento se aprecia en el Análisis de Componentes Principales, donde el primer eje captura un 23,9 % de la varianza y el segundo eje el 17,36 % de la varianza de los datos. Además éste análisis permite detectar el hecho que cada hábitat posee especies exóticas características como son *Erodium cicutarium*, *Rubus ulmifolius*, *Eschscholzia californica*, *Conium maculatum* entre otras (Figura 8). De hecho, *Erodium cicutarium* fue alrededor de diez veces más abundante en el hábitat de exposición norte que en el hábitat de exposición sur y fondo de quebrada (Anexo 1); *Rubus ulmifolius* en tanto, fue alrededor de cuarenta veces más abundante en el hábitat de fondo de quebrada que en el hábitat de exposición sur (en las laderas de exposición norte no se presentó ésta especie; Anexo 1). *Eschscholzia californica* en tanto, fue seis veces más abundante en el hábitat de fondo de quebrada que en el hábitat de exposición norte, no encontrándose esta especie en hábitat de exposición sur (Anexo 1). Finalmente *Conium maculatum* fue diez veces más abundante en el hábitat de exposición sur que en el hábitat de fondo de quebrada, no presentándose en el hábitat de exposición norte (Anexo 1). Debido al efecto Arco que genera el ACP (Wartenberg *et al.* 1987) y que podría estar modificando el patrón de agrupamiento de los transectos, se realizó un análisis de correspondencia (AC) y se construyó un cladograma usando el índice de Distancia Euclidiana y el algoritmo de cluster UPGMA (Krebs 1989, Sokal & Rohlf 1995). La significancia estadística del

agrupamiento resultante, se determinó a través de un test de aleatorización de Montecarlo (Manly 2001) por medio de 1.000 iteraciones.

Los resultados de estos análisis confirmaron el patrón de agrupamiento de los transectos, al igual que la dominancia de especies características de estos hábitats (*Erodium cicutarium* para exposición norte, *Rubus ulmifolius* y *Eschscholzia californica* para fondo de quebrada, y *Conium maculatum* y *Anthemis cotula* para exposición sur, Figura 9). En el análisis de correspondencia el primer eje captura un 10,13 % de la varianza y el segundo eje el 9,98 % de la varianza de los datos. Por su parte, el análisis de distancia euclidiana revela una separación estadísticamente significativa entre los tres tipos de hábitats, no existiendo una separación significativa en relación a la distancia a la ciudad y a la quebrada muestreada (Índice crítico = 0,78; P = 0,05; Figura 10)

La proporción de especies exóticas fue significativamente mayor en la clase de distancia D1 que en la clase de distancia D2 (ANDEVA, $F_{1,18}=57,9$; $P<0,001$); se encontraron diferencias significativas entre los tres tipos de hábitats (ANDEVA, $F_{2,18}=7,6$; $P<0,01$), siendo la ladera de exposición norte significativamente mayor en proporción de especies exóticas que la ladera de exposición sur (Figura 11a); se encontraron diferencias entre los fondos de quebradas y la ladera de exposición sur y no se encontraron diferencias entre fondo quebrada y ladera de exposición norte (Figuras 11a). No se encontraron diferencias significativas entre las tres quebradas de estudio (ANDEVA, $F_{2,18}=0,74$; $P=0,5$).

Por su parte, la riqueza de especies exóticas fue significativamente mayor en la clase de distancia D1 (ANDEVA, $F_{1,18}=30,4$; $P<0,001$) y fue significativamente diferente entre hábitats (ANDEVA, $F_{2,18}=6,6$; $P<0,01$), siendo la ladera de exposición norte significativamente mayor que la ladera de exposición sur (Tukey,

$p < 0,01$); no existieron diferencias significativas del hábitat de fondo de quebrada con el hábitat de exposición norte ni con el hábitat de exposición sur (Figura 11b).

Se detectó interacción estadística entre la variable distancia y la variable hábitat (ANDEVA, $F_{2,18}=4,6$; $P < 0,05$), lo cual significa que la diferencia entre hábitats sólo ocurre en la clase de distancia D1 pero no en la distancia D2 (Figura 11b).

Finalmente la diversidad de especies exóticas (H') fue estadísticamente mayor en la clase de distancia D1 (ANDEVA, $F_{1,18}= 21,4$; $P < 0,001$) y fue significativamente diferente entre hábitats (ANDEVA, $F_{2,18}= 9,3$; $P < 0,01$), siendo el hábitat de exposición norte significativamente mayor que el hábitat de exposición sur y fondo de quebrada (Figura 11c); no existieron diferencias significativas entre el hábitat de exposición sur y fondo de quebrada (Figura 11c). Se detectó interacción entre la variable distancia y la variable hábitat (ANDEVA, $F_{2,18}=5,2$; $P < 0,05$), lo cual significa que la diferencia entre hábitats, al igual que para la riqueza, sólo ocurre en la clase de distancia D1 pero no en la distancia D2 (Figura 11c).

La riqueza de especies exóticas se correlacionó negativa y significativamente con la cobertura de especies leñosas nativas ($R_s = - 0,4$; $n=36$, $p < 0,05$; Figura 12), siendo independiente del tipo de hábitat (ANCOVA, $F_{1,29}=3,38$; $P= 0,08$); no se detectó una correlación significativa entre riqueza de especies exóticas y abundancia de fecas de conejo ($R_s=0,21$; $n=36$, $p=0,20$; Figura 12).

Adicionalmente considerando a estas variables como evidencias indirectas de perturbación, se determinó si existía relación entre la distancia a la ciudad y abundancia de fecas de conejo y cobertura vegetal leñosa; se esperaba que tanto las fecas como la cobertura de especies leñosas decrecieran con la distancia a la ciudad, no encontrándose relación significativa entre estas variables (Mann whitney U. test, $p = 0,25$ y ANDEVA $p=0,14$ respectivamente, Figura 13)

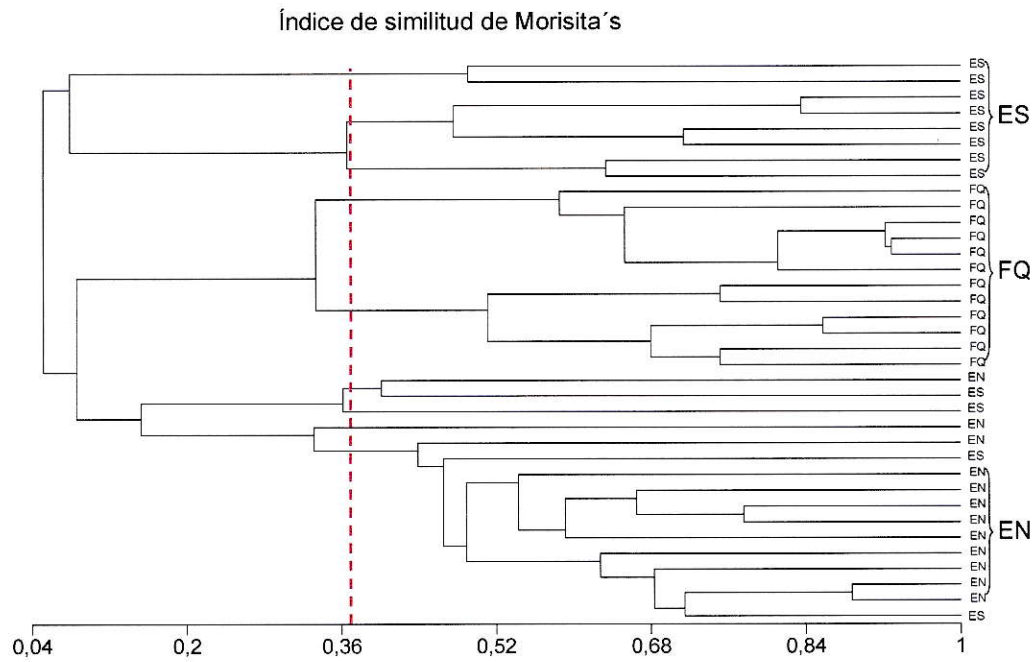


Figura 7. Cladograma resultante de la aplicación del algoritmo de análisis UPGMA (Sneath & Sokal 1973) a los valores de similitud de Morisita's entre los 36 transectos (**EN**= Exposición norte, **FQ**= Fondo de quebrada, **ES**= Exposición sur) La línea punteada representa el valor crítico ($im_{critico} = 0.37$ para un $P=0.05$) obtenido a partir de una distribución nula ($n=10.000$ iteraciones).

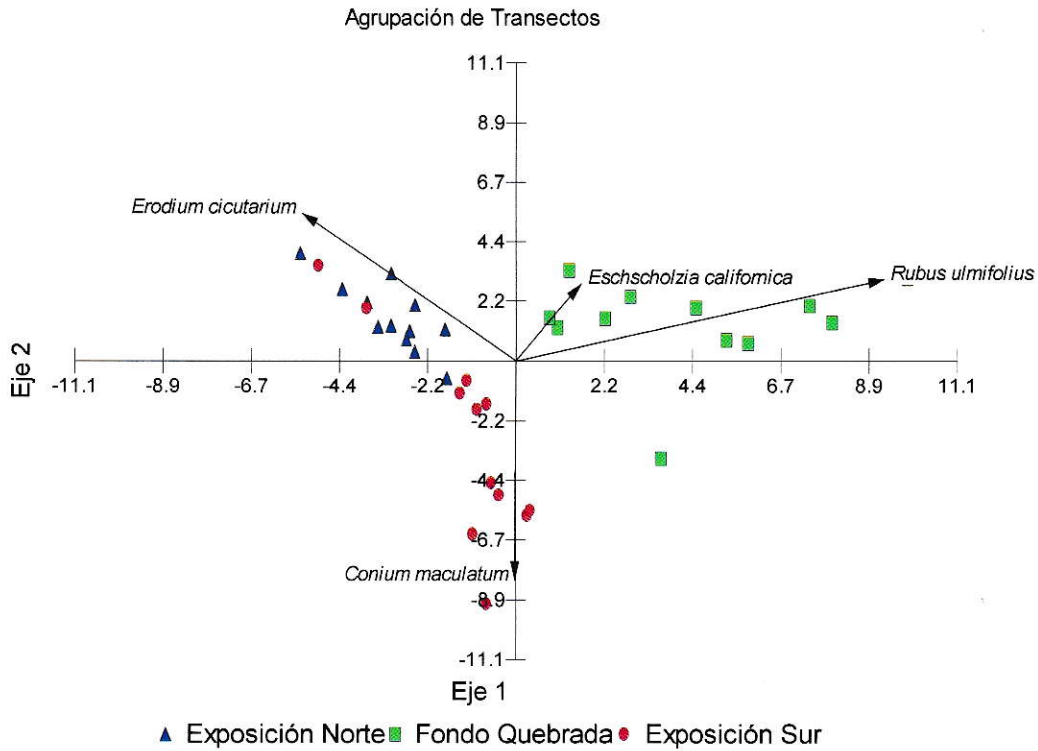


Figura 8. Análisis de Componentes Principales (ACP) mostrando la agrupación de transectos. La dirección y magnitud de cada flecha con la especie correspondiente, indican la ubicación espacial (de acuerdo a su abundancia relativa) y la importancia que la especie tiene en el agrupamiento de los transectos en cada cuadrante respectivo. (**EN**=Exposición norte, **FQ**= Fondo de quebrada, **ES**= Exposición sur). En el análisis el Eje 1 y 2 explican un 23,85% y un 17,36% de la varianza de los datos respectivamente.

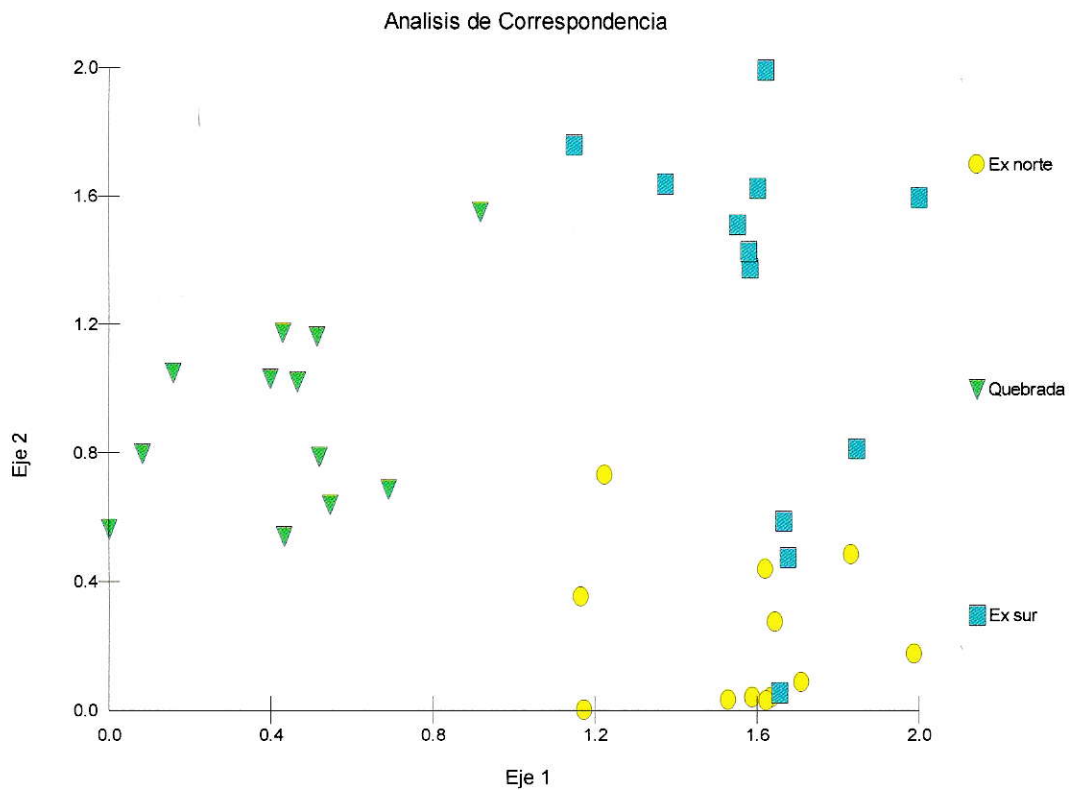


Figura 9. Análisis de Correspondencia (AC) confirmando la agrupación de transectos representados por la figuras de colores. En el análisis el Eje 1 y 2 explican un 10,13% y un 9,98% de la varianza de los datos respectivamente.

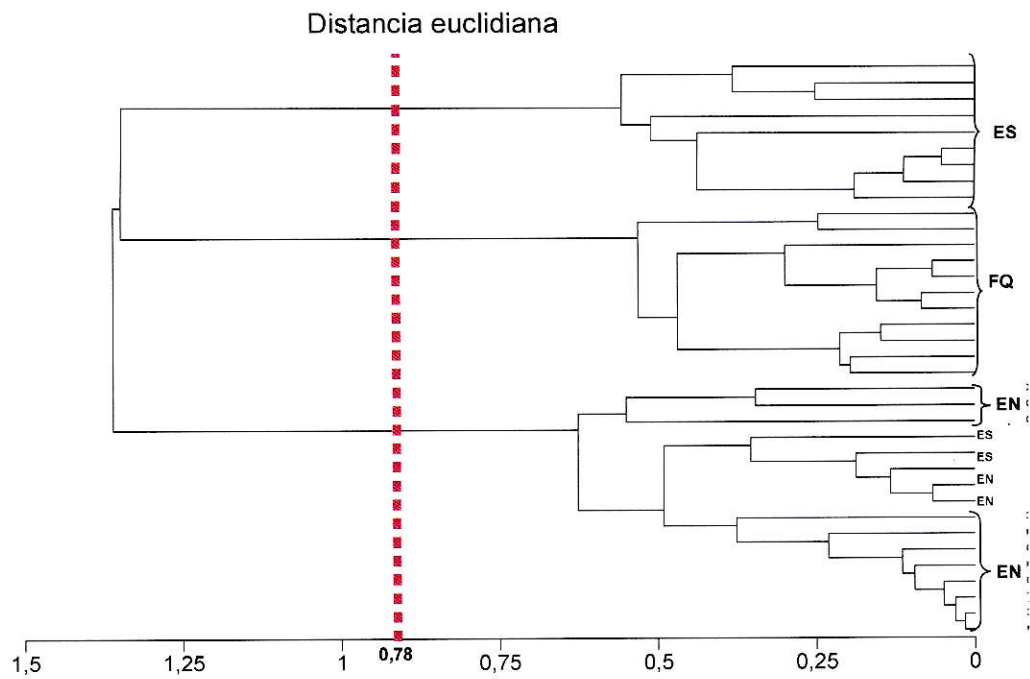


Figura 10. Cladograma resultante de la aplicación del algoritmo de análisis UPGMA (Sneath & Sokal 1973) a los valores de distancia euclidiana entre los 36 transectos (**EN**= Exposición norte, **FQ**= Fondo de quebrada, **ES**= Exposición sur) La línea punteada representa el valor crítico (índice crítico= 0.78 para un P=0.05) obtenido a partir de una distribución nula (n=1.000 iteraciones).

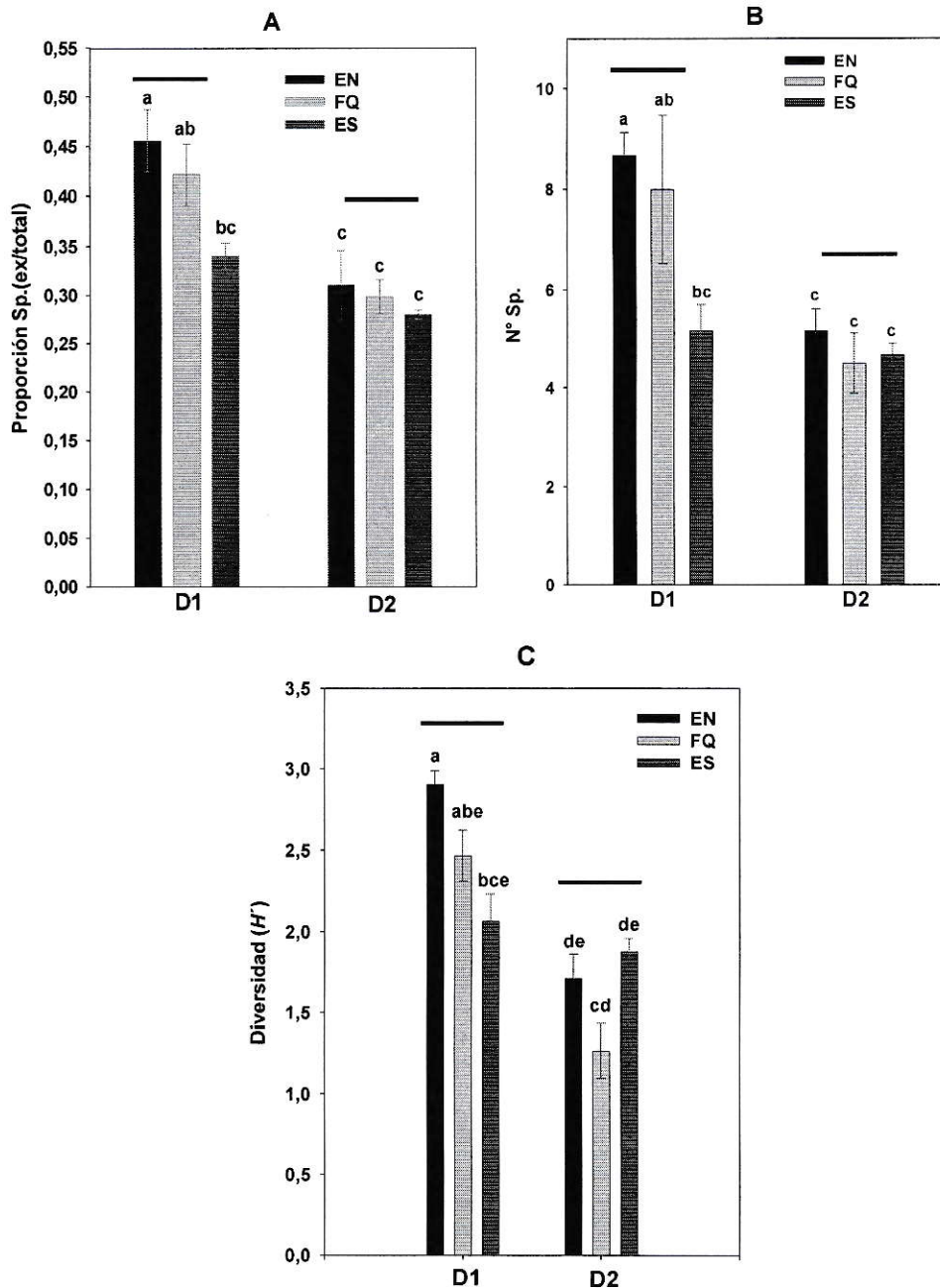


Figura 11. Proporción (A), Riqueza (B) y Diversidad (C) de especies exóticas asociadas a cada tipo de ambiente para cada una de las clases de distancia (Media \pm error estandar). Letras distintas representan diferencias estadísticamente significativas (Test de Túkey, $p < 0.05$). Línea de color negro sobre las barras representan diferencias estadísticamente significativas (ANDEVA multivariada, $p < 0.05$). (EN=Exposición norte, FQ= Fondo de quebrada, ES= Exposición sur, D1= distancia 1 y D2=distancia 2)

Variable	Condición de distancia	Tipo de ambiente		
		EN	FQ	ES
Diversidad	D1	2,90 ± 0,08	2,47 ± 0,16	2,07 ± 0,17
	D2	1,71 ± 0,15	1,26 ± 0,17	1,88 ± 0,08
Riqueza	D1	8,66 ± 0,46	8 ± 1,47	5,17 ± 0,52
	D2	5,17 ± 0,44	4,5 ± 0,62	4,67 ± 0,23
Proporción	D1	0,46 ± 0,03	0,42 ± 0,03	0,34 ± 0,01
	D2	0,31 ± 0,04	0,3 ± 0,02	0,28 ± 0,004

Tabla 2. Media y error estándar de las variables ecológicas para cada tipo de ambiente y cada condición de distancia (Media ± error estándar). (EN=Exposición norte, FQ= Fondo de quebrada, ES= Exposición sur, D1= distancia 1 y D2=distancia 2)

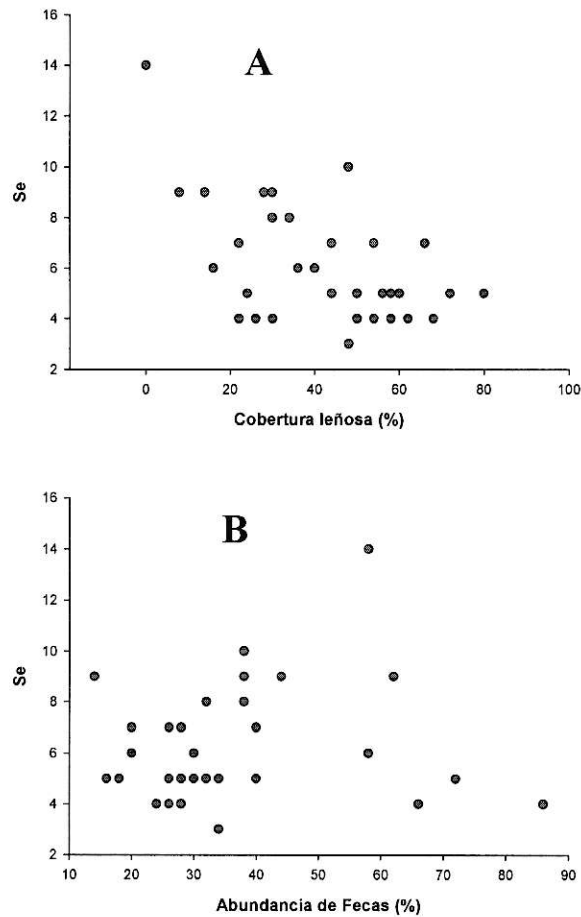


Figura 12. Correlación simple de la riqueza de especies exóticas (Se) vs. cobertura de especies leñosas nativas (A, $R_s = -0,4$; $n=36$, $p<0,05$), y abundancias (en términos frecuencia) de fecas de conejos (B, $R_s=0,21$; $n=36$, $p=0,20$).

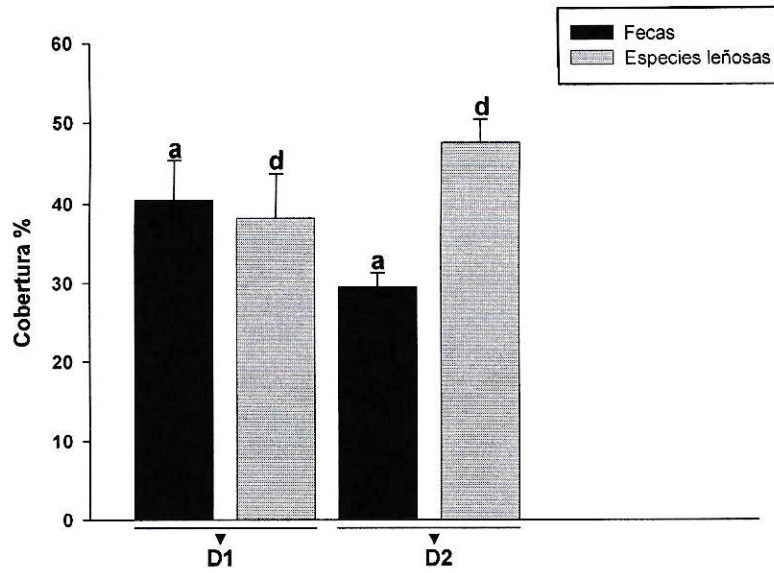


Figura 13. Cobertura de fecas de conejo y especies leñosas para cada clase de distancia (Media \pm error estándar). Letras iguales representan que no existen diferencias estadísticamente significativas. D1= distancia 1 y D2=distancia 2)

DISCUSIÓN

Se identificaron 49 especies de plantas exóticas principalmente herbáceas y pertenecientes en su mayoría a las familias Asteraceae y Poaceae. La diversidad de especies exóticas difirió significativamente con el tipo de hábitat y la distancia a la ciudad, siendo mayor cerca de la ciudad de Santiago y en los hábitats de exposición norte. Se encontró además que algunas especies exóticas ocupan los hábitats en forma diferencial: *Rubus ulmifolius* y *Eschscholzia californica* en fondo de quebrada, *Erodium cicutarium* en exposición Norte y *Conium maculatum* en exposición sur. Además se detectó que la riqueza de especies exóticas se correlacionó negativamente con la cobertura arbustiva y no se correlacionó con la abundancia de fecas de conejo (*Oryctolagus cuniculus*).

Los resultados generales obtenidos de este trabajo apoyan la primera hipótesis propuesta en esta investigación: i.e. el grado de invasibilidad al que puede estar expuesta la comunidad de especies nativas presentes en las quebradas, es una función inversa con la distancia a la ciudad. Este gradiente de diversidad de especies exóticas, que decrece al alejarse de las ciudades, puede estar asociado por un lado a una mayor frecuencia de eventos de perturbación cerca de las ciudades (proyectos inmobiliarios, planes de urbanización), lo que implica el cambio en el uso de la tierra y por lo tanto la generación de condiciones favorables para el establecimiento de especies exóticas (McKinney 2004). Al alejarse de la ciudad, la abundancia de parches perturbados decrece y por lo tanto la probabilidad de establecimiento, y eventualmente entran a cobrar relevancia la resistencia que ejerce la biota nativa sobre los nuevos

inmigrantes como puede ser una mayor tasa de absorción de nutrientes, luz, agua entre otros (Davis *et al.* 2000).

Un factor adicional que haría más difícil el establecimiento de las especies exóticas es el relieve (Becker *et al.* 2005). El relieve que presentan las quebradas precordilleranas de Santiago, podría estar limitando la dispersión de propágulos desde la ciudad hacia el interior. La dominancia de especies herbácea encontradas tanto al inicio como al interior de la quebrada, estaría asociada a un eficiente mecanismo de dispersión por el viento que toma ventaja de las corrientes ascendentes que se presentan en la precordillera permitiendo el desplazamiento de especies con dispersión anemócora desde las zonas de borde de la ciudad hacia el interior de las quebradas, fenómeno documentado por Pauchard (2006)

Nuestros resultados corroboran también la segunda hipótesis propuesta en este trabajo: la diversidad de especies exóticas es una función del tipo de hábitat existente, siendo mayor en hábitats abiertos y con mayor disponibilidad de luz como es la ladera de exposición norte. Es más, nuestros resultados sugieren que los patrones de invasión de especies exóticas obedecerían a respuestas individualistas de cada especie en función de sus requerimientos ecológicos específicos: Así, es posible identificar grupos funcionales que ocupan preferentemente algún tipo de hábitat. De hecho, especies como *Centaurea melitensis*, *Lactuca serriola*, *Taraxacum officinale*, *Erodium cicutarium* presentaron la mayores abundancias en las laderas de exposición Norte, corroborando los planteamientos de Matthei (1995) quien asocia a estas especies con espacios abiertos y luminosos. De hecho Gutiérrez (1993) asocia a *Erodium cicutarium* a condiciones mucho más secas señalando su buena adaptación a las condiciones de stress hídrico. Otras especies como *Conium maculatum*, *Anthemis*

cotula y *Urtica urens* preferirían las laderas de exposición sur, corroborando también los planteamientos de Matthei (1995). La presencia de interacción entre el tipo de hábitat y la condición de distancia, sugiere que frente a un escenario de mayor presencia de especies exóticas como es en la cercanía a la ciudad, las condiciones del hábitat modularían la distribución espacial de las especies, mientras que en las áreas alejadas de la ciudad este factor no tendría la misma importancia reduciéndose las diferencias entre hábitats. Por otro lado el patrón de dominancia de la flora exótica detectada en este estudio, e.g. las familias Poaceae y Asteraceae, es concordante con lo que se ha observado en floras exóticas de otras latitudes como en el caso del Estado de California que presenta características biogeográficas similares y que presenta un alto porcentaje de flora exótica ampliamente representada por estas dos familias (Pysek 1998, Arroyo *et al.* 2000).

En este trabajo se encontró que la cobertura de especies leñosas afecta la riqueza de especies exóticas a una escala local. La correlación inversa entre riqueza de especies exóticas y cobertura de especies leñosas ilustra la complejidad de los factores que determinan la invasibilidad de una comunidad. De hecho, esta correlación inversa sugiere que existen efectos de inhibición cuando las especies son dispersadas bajo el dosel de los árboles y arbustos nativos del matorral debido a una reducción en la disponibilidad de luz y otros recursos (Cabin *et al.* 2002, Kolb *et al.* 2002, Figueroa *et al.* 2004). Estudios que evalúen posibles efectos negativos de especies nativas sobre especies introducidas son escasos en la literatura. Así, dado que la distribución y abundancia de arbustos leñosos varía en el espacio, estos factores que operan a escala local, generan una variabilidad espacial de las condiciones y recursos necesarios para el establecimiento exitoso de las especies de plantas exóticas en el matorral de Chile Central (Lailhacars & Aylwin 1988).

El hecho que no se detecte correlación entre la presencia y actividad de conejos, y la riqueza de especies exóticas estaría explicado debido a que los conejos podrían haber desarrollado una respuesta adaptativa a la presencia de estas especies utilizándolas como fuente de alimento. De esta manera, una mayor presencia de conejos disminuiría la riqueza de especies exóticas presentes en el área donde la actividad de éstos es mayor.

En conclusión, este estudio muestra que los patrones de invasibilidad de especies exóticas están determinados por factores ecológicos que operan a diferentes escalas. En el caso particular de las quebradas aledañas a la ciudad de Santiago, la diversidad de especies exóticas está determinada por variables de gran escala espacial como es la distancia a la ciudad, y el tipo de hábitat disponible y por variables de pequeña escala espacial como es la cobertura de especies nativas leñosas. El dilucidar cómo estos factores a diferentes escalas interactúan para determinar los patrones de invasión, así como cuáles son los mecanismos específicos que subyacen a estos patrones, es una tarea que es necesario acometer en investigaciones futuras.

REFERENCIAS

- ALSTON KP & DM RICHARDSON (2006) The roles of habitat features, disturbance, and distance from putative source populations in structuring alien plant invasions at the urban/wildland interface on the Cape Peninsula, South Africa. *Biological Conservation* (en prensa).
- ARROYO MTK & L CAVIERES (1997). The Mediterranean-type climate flora of central Chile-What do we know and how can we assure its protection? *Noticiero de Biología (Chile)* 5:48-56.
- X ARROYO MTK, C MARTICORENA, O MATTHEI & L CAVIERES (2000) Plant invasions in Chile: present patterns and future predictions. In: Mooney HA & Hobbs R (eds). *Invasives Species in a Changing World*: 385-421. Island Press, Washington, DC.
- ASCHMANN H & C BAHRE (1977) Man's impact on the wild landscape. In: Mooney, H., ed. *Convergent Evolution in Chile and California: Mediterranean Climate Ecosystems*. Dowden, Hutchinson and Ross, Stroudsburg.
- ÁVILA G, ME ALJARO & B SILVA (1981) Observaciones en el estrato herbáceo del matorral después del fuego. *Anales del Museo de Historia Natural de Valparaíso (Chile)* 14: 99-105.
- V BECKER T, H DIETZ, R BILLETER, H BUSCHMANN & PJ EDWARDS (2005) Altitudinal distribution of alien plant species in the Swiss Alps. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 7: 173-183.
- BELLINGHAM PJ & COOMES DA (2003) Grazing and community structure as determinants of invasion success by Scotch broom in a New Zealand montane shrubland. *Biodiversity and Distributions*. 9:19-28.
- CABIN JR, SG WELLER, DH LORENCE, S CORDELL & LJ HADWAY (2002) Effects of microsite, water, weeding, and direct seeding on the regeneration of native and alien species within a Hawaiian dry forest preserve. *Biological Conservation* 104:181-190.
- CASTRO SA, FIGUEROA JA, MUÑOZ-SCHICK M & JAKSIC FM (2003) Importancia de la fecha de introducción como determinante de la distribución geográfica de plantas naturalizadas en Chile continental. XLVI Reunión Anual de la Sociedad de Biología de Chile. XII Reunión Anual de la Sociedad de Ecología de Chile, Puyehue. *Biological Research* 38: R-21.
- DAVIS MA, JG PHILIP & K THOMPSON (2000) Fluctuating resources in plant communities: A general theory of invasibility. *The Journal of Ecology* 88(3):528-534.
- DI CASTRI F & E HAJEK (1976). *Bioclimatología de Chile*. Universidad Católica de Chile, Chile.

- ETIENNE M (2001). Pine trees - invaders or forerunners in mediterranean-type ecosystems: a controversial point of view. *Journal of Mediterranean Ecology* 2:221-231.
- FISHER RA, AS CORBET & CB WILLIAMS (1943) The relation between the number of species and the number of individuals in a random sample of an animal population. *Journal of Animal Ecology* 12: 42-58.
- FIGUEROA AJ, SA CASTRO, PA MARQUET & FM JAKSIC (2004) Exotic plant invasions to the mediterranean region of Chile: causes, history and impacts. *Revista Chilena De Historia Natural* 77: 465-483.
- FUENTES ER, FM JAKSIC & JA SIMONETTI (1983) European rabbits versus native rodents in central Chile: effects on shrub seedlings. *Oecologia* 58: 411-414.
- FUENTES ER, AJ HOFFMANN A POIANI & MC ALLIENDE (1986) Vegetation change in large clearings: patterns in the Chilean matorral. *Oecologia* 68:358-366.
- GAJARDO R (1994) *La Vegetación Natural de Chile*. Editorial Universitaria. Santiago de Chile.
- GUIRADO M, J PINO & F RODÁ (2006) Understorey plant species richness and composition in metropolitan forest archipelagos: effects of forest size, adjacent land use and distance to the edge. *Global Ecology and Biogeography* 15: 50–62.
- GOODWIN BJ, AJ McALLISTER & L FAHRIG (1999) Predicting invasiveness of plant species based on biological information. *Conservation Biology* 13:422-426.
- GROVES RH & F DI CASTRI (EDS) (1991) *Biogeography of Mediterranean Invasions*. Cambridge University Press, Cambridge, United Kingdom.
- GUTIÉRREZ JR (1993) The effect of water, nitrogen, and human-induced desertification on the structure of ephemeral plant communities in the Chilean coastal desert. *Revista Chilena de Historia Natural* 66: 337-344.
- HANSKI I, M KUUSSAARI & M NIEMINEN (1994) Metapopulation structure and migration in the butterfly *Melitaea cinxia*. *Ecology* 75 (3): 747-762.
- HOBBS RJ & LF HUENNEKE (1992) Disturbance, diversity, and invasion: implications for conservation. *Conservation Biology* 6:324-337.
- HOOD GM (2003) Pop Tools version 2.5.8. URL <http://www.cse.csiro.au/poptools>.
- JAKSIC FM & ER FUENTES (1980) Why are native herbs in the Chilean matorral more abundant beneath bushes: microclimate or grazing? *Journal of Ecology* 68: 665-669.
- JAKSIC FM (1998) Vertebrate invaders and their ecological impacts in Chile. *Biodiversity and Conservation* 7: 1427–1445.

- KEANE MR & JM CRAWLEY (2002) Exotic plant invasions and the enemy release hypothesis. *Ecology and Evolution* 17 (4):164-169.
- KOLB A, P ALBERT, D ENTERS & C HOLZAPFEL (2002) Patterns of invasion within a grassland community. *Journal of Ecology* 90: 871-881.
- KOTANEN PM (1995) Response of vegetation to a changing regime of disturbance: effects of feral pigs in a Californian coastal prairie. *Ecography* 18:190-199.
- KOTANEN PM (1997) Effects of experimental soil disturbance on revegetation by natives and exotics in coastal Californian meadows. *Journal of Applied Ecology* 34 (3): 631-644.
- KREBS, C. J. 1989. *Ecological methodology*. Harper Collins Publ. 654 pp.
- LAILHACAR S & M AYLWIN (1988) Efecto de tres especies leñosas en algunas variables del suelo y del estrato herbáceo en la pradera de clima mediterráneo árido. *Simiente (Chile)* 58: 51-61.
- LAKE JC & RM LEISHMAN (2004). Invasion success of exotic plants in natural ecosystems: the role of disturbance, plant attributes and freedom from herbivores. *Biological Conservation* 117:215–226.
- LARA A & TT VEBLEN (1993) Forest plantations in Chile: a successful model? In: Mather A (ed) *Afforestation: Policies, Planning and Progress*: 118-139. Belhaven Press, London, United Kingdom.
- LOCKWOOD JL, C PHILLIP, T BLACKBURN (2005) The role of propagule pressure in explaining species invasions. *Trends in Ecology and Evolution* 20 (5):223-229.
- LONSDALE WM (1999) Global patterns of plant invasions and the concept of invisibility. *Ecology* 80:1522-1536.
- MATTHEI O (1995) *Manual de las Malezas que Crecen en Chile*. Alfabeta Impresores, Santiago. Chile. 545 pp.
- MCARTHUR RH & EO WILSON (1967) *The Theory of Island Biogeography*. Princeton University Press, Princeton (New Jersey), USA.
- MCKINNEY ML (2004) Citizens as propagules for exotic plants: measurement and management implications. *Weed Technology*. 18: 1480-1483.
- MYERS N, RA MITTERMEIER, RC MITTERMEIER, GAB DA FONSECA & J KE (2000) Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature* 403:853-858.
- MANLY BFJ (2001) *Randomization, Bootstrap and Montecarlo Methods in Biology*. Second edition. Chapman & Hall, London, United Kingdom. 424 pp.

- MONTAÑA C & E EZCURRA (1991) El análisis de componentes principales de tablas florísticas de presencia-ausencia como herramienta para el análisis de gradientes ambientales. Un estudio de caso en la Quebrada de Vaquerías (Valle Hermoso, Córdoba). *Ecología Austral*, 1: 56-69.
- OLDEN JD, POFF NL, DOUGLAS MR, DOUGLAS ME & FAUSCH KD (2004) Ecological and evolutionary consequences of biotic homogenization. *Trends in Ecology and Evolution* 19(1): 18-24.
- PARKER IM, D SIMBERLOFF, WM LONSDALE, K GOODELL, M WONHAM, ET AL (1999) Impact: toward a framework for understanding the ecological effects of invaders. *Biological Invasions* 1:3-19.
- PAUCHARD A & P ALABACK (2002_a) La amenaza de las plantas invasoras. *Chile Forestal* 289:13-15.
- PAUCHARD A, P ALABACK & E EDLUND (2002_b) Plant invasions in protected areas at multiple scales: *Linaria vulgaris* (Scrophulariaceae) in the West Yellowstone area. *Western North American Naturalist* 63(4): 416-428.
- PAUCHARD A, M AGUAYO, E PEÑA & R URRUTIA (2006) Multiple effects of urbanization on the biodiversity of developing countries: The case of a fast-growing metropolitan area (Concepción, Chile). *Biological Conservation* 127: 272-281.
- PYŠEK P (1998) Is there a taxonomic pattern to plant invasions? *Oikos* 82: 282-294.
- RAPAPORT EH (1991) Tropical versus temperate weeds: a glance into present and future. *Ecology of Biological Invasion in the Tropic*: 41-51.
- REJMANEK M & RICHARDSON DM (1996) What attributes make some plant species more invasive? *Ecology* 77(6): 1655-1661.
- REJMANEK M, RICHARDSON DM, PYSEK P (2005) Plant invasions and invasibility of plant community. *Vegetation Ecology*: 332-355.
- RICHARDSON DM, BW VAN WILGEN, SI HIGGINS, TH TRINDER-SMITH, RM COWLING & DH MCKELL (1996). Current and future threats to plant biodiversity on the Cape Peninsula, South Africa. *Biodiversity and Conservation* 5:607-647.
- RODGERS JC & KC PARKER (2003) Distribution of alien plant species in relation to human disturbance on the Georgia Sea Islands. *Diversity and Distributions* 9:385-398.
- RODRÍGUEZ JP (2001) La amenaza de las especies exóticas para la conservación de la biodiversidad sudamericana. *Interciencia* 26 (10): 479-483.

ROMERO H & F ORDENES (2004). Emerging urbanization in the southern Andes – environmental impacts of urban sprawl in Santiago de Chile on the Andean Piedmont. *Mountain Research and Development* 24: 197–201.

SALA OE, FS CHAPIN, JJ ARMESTO, E BERLOW, J BLOOMFIELD, R DIRZO, E HUBER-SANWALD, LF HUENNEKE, RB JAKSON, A KINZIG, RLEEMANS, DM LODGE, HA MOONEY, M OESTERHELD, NL POFF, MT SYKES, BH WALKER, M WALKER & DH WALL (2000) Global biodiversity scenarios for the year 2100. *Science* 287: 1770-1774.

SOKAL RR & FJ ROHLF (1995) *Biometría. Principios y Métodos Estadísticos en la Investigación Biológica*. H. Blume Ediciones, Madrid, 832 pp.

SOULE ME & GH ORIAN (2001) *Conservation Biology: Research Priorities for the Next Decade*. Island Press Washington, U.S.A: 59-80.

STATSOFT, INC (2000) *STATISTICA for Windows*. Tulsa, Oklahoma, USA. 435 pp.

VASQUEZ DP & R ARAGÓN (2002) Introducción. *Biological Invasions* 4:1-5.

WARTENBERG D, S FERSON & J ROHLF (1984) Putting things in order: A critique of detrended correspondence analysis. *American Naturalist* 129(3): 434-448.

WILLIS AJ, J MEMMOTT & RI FORRESTER (2000) Is there evidence for the post – invasion evolution of increased size among invasive plant species? *Ecology Letters* 3: 275-283.

WILLIS AJ, R MCKAY, JA VRANJIC, MJ KILBY & RH GROBES (2003) Comparative seed ecology of the endangered shrub, *Pimelea spicata* and threatening weed, Bridal Creeper: Smoke, heat and other fire-related germination cues. *Ecological Management and Restoration* 4(1):55-65.

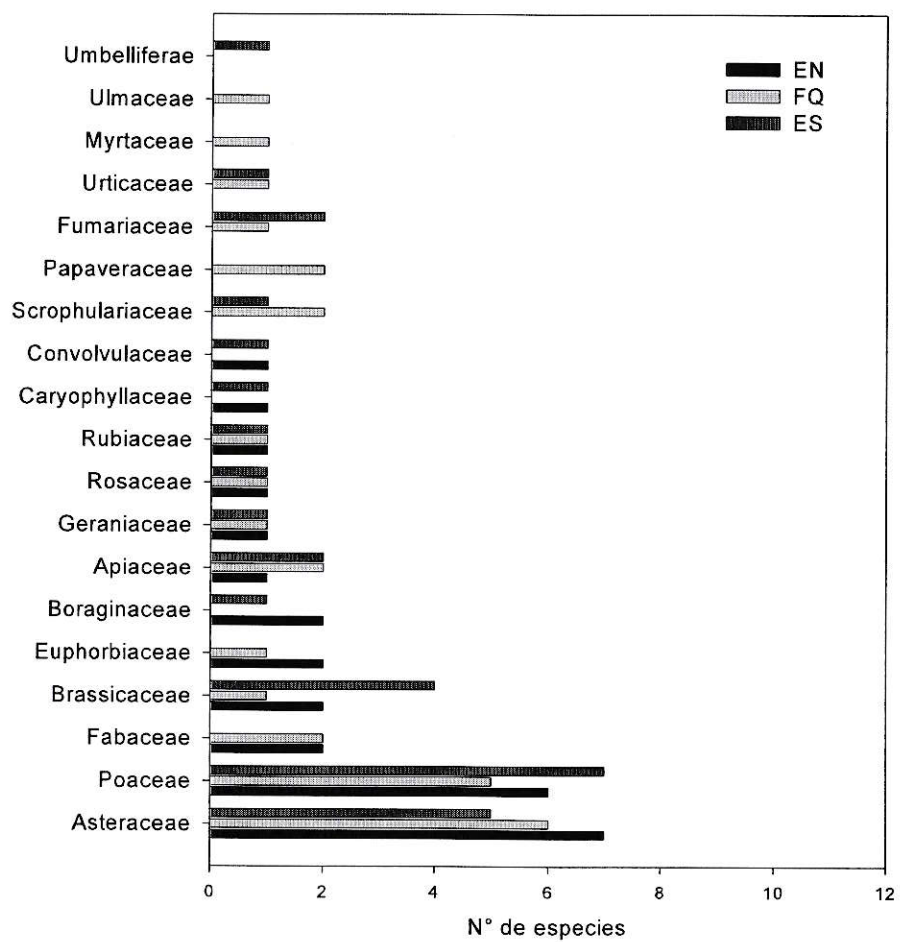
ZAR, J. H. 1996. *Biostatistical analysis*. Tercera Edición. Prentice Hall. New Jersey. 988 pp.

ANEXOS

ANEXO 1: Abundancias relativas de especies exóticas encontradas en los hábitat de Exposición norte (EN), Fondo de quebrada (FQ), Exposición sur (ES); y en la condición de distancia 1 (D1) y condición de distancia 2 (D2). Formas de vida: herbácea (H), arbustiva (a) y arborea (A) (Matthei 1995).

Familia	Especies	Abundancia (%)	Abundancia por tipo de ambiente (%)			Abundancia en cada distancia (%)		Forma de vida
			EN	FQ	ES	1	2	
Apiaceae	<i>Anthemis cotula</i> L.	2,16	0	0,54	4,67	1,67	2,64	H
Apiaceae	<i>Anthriscus caucalis</i> M.Bieb.	3,75	5,73	1,72	8,49	0,45	7,04	H
Asteraceae	<i>Antirrhinum majus</i> L.	0,07	0	0,18	0	0,00	0,15	H
Asteraceae	<i>Avena barbata</i> Link	2,31	5,73	2,18	0	1,94	2,68	H
Asteraceae	<i>Avena fatua</i> Viv.	0,11	0	0,73	0	0,00	0,23	H
Asteraceae	<i>Bellardia trixago</i> (L.) All.	0,42	0	0	0,64	0,83	0	H
Asteraceae	<i>Borago officinalis</i> L.	0,38	0,56	0	0	0,77	0	H
Asteraceae	<i>Brassica nigra</i> (L.) W.D.J.Koch	2,23	1,54	0	5,94	3,44	1,02	H
Asteraceae	<i>Bromus diandrus</i> Roth	1,33	0,70	0,54	2,97	2,22	0,43	H
Asteraceae	<i>Carduus pycnocephalus</i> L.	0,59	1,82	0,18	0	0	1,19	H
Asteraceae	<i>Centaurea melitensis</i> L.	3,61	8,95	1,45	1,70	3,29	3,94	H
Boraginaceae	<i>Cerastium arvense</i> L.	1,30	1,12	0	2,34	2,60	0	H
Boraginaceae	<i>Conium maculatum</i> L.	6,72	0	1,99	19,11	3,89	9,56	H
Brassicaceae	<i>Convolvulus arvensis</i> L.	1,10	0,98	0	0,85	1,34	0,85	H
Brassicaceae	<i>Coriandrum sativum</i> L.	0,43	0	0,00	0,85	0	0,85	H
Brassicaceae	<i>Cynoglossum creticum</i> Mill.	0,86	1,40	0	0,64	1,73	0	H
Brassicaceae	<i>Erodium cicutarium</i> L'Hér. ex Ait.	11,79	23,78	4,17	4,67	13,70	9,88	H
Caryophyllaceae	<i>Eschscholzia californica</i> Cham.	7,46	3,78	19,04	0	8,26	6,66	H
Convolvulaceae	<i>Eucalyptus globulus</i> Labill.	2,78	0	7,25	0	4,10	1,46	A
Euphorbiaceae	<i>Euphorbia maculata</i> L.	0,13	0,42	0	0	0	0,26	H
Euphorbiaceae	<i>Euphorbia peplus</i> L.	0,46	1,12	0,27	0	0	0,93	H
Fabaceae	<i>Fumaria agraria</i> Gren. & Godr.	3,35	0	3,99	6,37	1,66	5,03	H
Fabaceae	<i>Fumaria parviflora</i> Lam.	0,13	0	0	0,21	0,26	0	H
Fabaceae	<i>Gallium aparine</i> L.	2,35	4,48	0,36	5,52	2,41	2,29	H
Fumariaceae	<i>Hordeum marinum</i> Huds.	0,39	1,26	0	0	0	0,79	H
Fumariaceae	<i>Hordeum murinum</i> L.	2,02	0	3,35	3,40	1,34	2,71	H
Geraniaceae	<i>Lactuca serriola</i> L.	3,87	5,45	1,45	0,85	6,58	1,16	H
Myrtaceae	<i>Lactuca virosa</i> L.	2,84	0,56	5,26	1,91	2,21	3,47	H
Papaveraceae	<i>Madia sativa</i> Molina	0,53	0	0,91	0	1,07	0	H
Papaveraceae	<i>Medicago minima</i> (L.) L. ex Bartal.	0,09	0,28	0	0	0	0,19	H
Poaceae	<i>Melilotus indicus</i> (L.) All.	1,96	2,52	1,99	0	2,35	1,57	H
Poaceae	<i>Papaver rhoeas</i> L.	0,43	0	0,73	0	0,85	0,00	H
Poaceae	<i>Poa annua</i> L.	2,76	7,55	0	1,91	1,76	3,75	H
Poaceae	<i>Rapistrum rugosum</i> (L.) All	0,87	0	2,18	0,85	0,65	1,10	H
Poaceae	<i>Rosa moschata</i> J.Herm.	0,30	0,98	0	0	0	0,60	a
Poaceae	<i>Rostraria cristata</i> (L.) Tzvelev	1,51	0	4,81	2,12	0	3,03	H
Poaceae	<i>Rubus ulmifolius</i> Schott	10,86	0	30,37	0,64	11,28	10,44	a
Poaceae	<i>Schismus barbatus</i> (L.) Thell.	3,00	6,29	0	1,70	4,16	1,83	H
Poaceae	<i>Sisymbrium officinale</i> Scop.	0,64	0	0	1,27	0	1,28	H
Poaceae	<i>Sisymbrium orientale</i> L.	1,04	1,54	0	1,70	1,31	0,77	H
Rosaceae	<i>Sonchus oleraceus</i> L.	1,91	2,66	0	2,12	2,46	1,36	H
Rosaceae	<i>Taraxacum officinale</i> (L.) Weber	0,50	3,08	0	0	0	1,01	H
Rubiaceae	<i>Ulmus minor</i> Mill.	0,25	0	0,54	0	0,51	0,00	A
Scrophulariaceae	<i>Urospermum picroides</i> (L.) F.W.Schmidt	0,23	0,70	0	0	0	0,46	H
Scrophulariaceae	<i>Urtica urens</i> L.	2,13	0	0,54	6,79	3,60	0,67	H
Scrophulariaceae	<i>Verbascum virgatum</i> Stokes	0,86	0	2,54	0	1,37	0,34	H
Ulmaceae	<i>Vicia sativa</i> L.	0,51	0	0,73	0	1,01	0	H
Umbelliferae	<i>Vulpia bromoides</i> (L.) Gray -	1,38	0	0	4,46	0	2,76	H
Urticaceae	<i>Vulpia myuros</i> (L.) C.C.Gmel	3,28	5,03	0	5,31	2,95	3,62	H
	Total	100,00	100,00	100,00	100,00	100,00	100,00	

ANEXO 2. Distribución de abundancias de familias (en número de especies) por tipo de ambiente. EN= Exposición norte, FQ= Fondo de quebrada, ES= Exposición sur.



ANEXO 3. Distribución de abundancias de familias (en número de especies) por condición de distancia. D1= distancia 1, D2= distancia 2.

