

UCH-FC
MAG-EBE
G633
C.1

**INFLUENCIA DE LA COBERTURA VEGETAL Y LA DIVERSIDAD DE
ESPECIES NATIVAS SOBRE EL PATRON DE RECLUTAMIENTO DE *PINUS
RADIATA* D. DON EN FRAGMENTOS DE BOSQUE MAULINO DE CHILE
CENTRAL**

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

PERSY LARRY GOMEZ DE LA FUENTE

Noviembre de 2010

Director de Tesis: Dr. Ramiro Bustamante A.

Co-director: Dr. Jose San Martin A.



**FACULTAD DE CIENCIAS
UNIVERSIDAD DE CHILE
INFORME DE APROBACION
TESIS DE MAGÍSTER**

Se informa a la Escuela de Postgrado de la Facultad de Ciencias que la Tesis De Magíster
presentada por la candidata

PERSY LARRY GOMEZ DE LA FUENTE

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 Privada de Tesis rendido el día 13 de Septiembre del año 2010

Director de Tesis:

Dr. Ramiro Bustamante

Co-Director de Tesis

Dr. José San Martín

Comisión de Evaluación de la Tesis

Dr. Rodrigo Medel

M. Cs. Audrey Grez





A mis padres Raquel y Víctor por su amor y apoyo incondicional

y

a Lyceth y Valeria mi otros dos grandes amores



AGRADECIMIENTOS

En primera instancia a mis padres, Raquel y Víctor, por su amor y apoyo incondicional. Además a mi hermana Lyceth, la cual me ha apoyado constantemente a través de sus palabras de aliento y su amor a toda prueba. También a mi polola Valeria, quien ha cambiado mi vida y le ha dado un sentido especial. A Steffen Hahn, por la posibilidad que me otorgado de trabajar y estudiar al mismo tiempo. A mi tutor Ramiro Bustamante, por la gran cantidad de conocimientos entregados, y por su disponibilidad de responder un sinfin de preguntas. A mi cotutor José San Martín, quien puso a mi disposición su tiempo y sabiduría para el mejor desarrollo de esta investigación. A Marcela Espinoza y Luis Reyes, por su gran colaboración en la toma de datos en terreno. Además, a Marcela Torres y Maureen Murua, por su apoyo en los análisis estadísticos. A todas las personas que de una u otra manera no aparecen nombradas, pero colaboraron en el desarrollo de esta tesis. Finalmente, agradezco el financiamiento para el desarrollo de esta tesis otorgado por el proyecto "Estructura de redes mutualistas en bosques fragmentados" ACT 34/2006, Proyecto Anillo de Investigación en Ciencia y Tecnología, PBCT, Chile.

INDICE



| | |
|---|------|
| INDICE ----- | iv |
| LISTA DE TABLAS ----- | vi |
| LISTA DE FIGURAS ----- | vii |
| ANEXOS ----- | viii |
| RESUMEN ----- | ix |
| ABSTRACT ----- | x |
| INTRODUCCION ----- | 1 |
| OBJETIVOS ----- | 4 |
| Objetivo general----- | 4 |
| Objetivos específicos----- | 4 |
| HIPOTESIS ----- | 5 |
| MATERIALES Y METODOS ----- | 6 |
| Área de estudio----- | 6 |
| Trabajo en terreno----- | 7 |
| RESULTADOS ----- | 11 |
| Riqueza y origen de las especies----- | 11 |
| Curvas de acumulación de especies y calidad del inventario----- | 11 |
| Similitud florística----- | 12 |
| Partición de varianza----- | 13 |
| Análisis de componentes principales----- | 14 |
| Modelos lineales/ no lineales generalizados----- | 14 |
| Ecuaciones estructurales----- | 18 |



| | |
|--|----|
| DISCUSION ----- | 22 |
| Cobertura del dosel----- | 22 |
| Hojarasca----- | 23 |
| Resistencia biótica de la comunidad----- | 25 |
| CONCLUSIONES ----- | 27 |
| ANEXOS ----- | 28 |
| REFERENCIAS ----- | 35 |

LISTA DE TABLAS

Tabla 1. Superficie de muestreo en los fragmentos de Bosque Maulino, VII Región

Tabla 2. Riqueza de especies en fragmentos de bosque Maulino, VII Región, estimada a través de curvas de acumulación de especies.

Tabla 3. Modelo lineal generalizado para evaluar la significancia entre los componentes principales y la abundancia de *Pinus radiata*, bosque Maulino, VII Región.

Tabla 4. Modelo no lineal generalizado para evaluar la significancia entre los componentes principales y la presencia/ausencia de *Pinus radiata*, Bosque Maulino, VII Región.

Tabla 5. Prueba de bondad de ajuste (X^2) de los modelos de la estructura causal de la densidad de *P. radiata* en fragmentos de Bosque Maulino.

Tabla 6. Descomposición de efectos directos e indirectos entre las variables independientes (Cobertura del dosel, Densidad de plantas y Espesor de hojarasca) y la variable respuesta densidad de pinos. El coeficiente de efecto es la suma de ambos efectos.

LISTA DE FIGURAS

Figura 1. Fragmentos de Bosque Maulino utilizados en este estudio. En verde se indican las plantaciones de pino; en café, los remanentes de bosque nativo.

Figura 2. Familias con una mayor riqueza de especies en los fragmentos de Bosque Maulino, sector Los Ruiles, VII Región.

Figura 3. Dendrograma para evaluar la similitud florística de los ocho fragmentos de Bosque Maulino (números en los nodos son valores de bootstrap).

Figura 4. Relación entre el Componente Principal 1 y la densidad de *Pinus radiata* en el bosque Maulino, VII Región.

Figura 5. Relación entre el Componente Principal 1 y la probabilidad de ocurrencia de *Pinus radiata*, VII Región.

Figura 6. Modelos de estructura causal para la densidad de *P. radiata* en fragmentos de Bosque Maulino (como variable respuesta D: densidad de pinos y variables independientes S: riqueza de especies, C: cobertura del dosel, E: espesor de hojarasca, R: radiación PAR y DP: densidad de plantas).

Figura 7. Estructura causal de la densidad de *P. radiata* en fragmentos de Bosque Maulino. El modelo muestra la relación causal entre las variables independientes (C: cobertura del dosel, E: espesor de hojarasca, R: radiación PAR, S: riqueza de especies y DP: densidad de plantas) y la variable respuesta D: densidad de pinos. U representa los factores no medidos que afectan a una variable dada. El modelo final se ajustó satisfactoriamente ($X^2 = 21.743$, $GL = 15$, $P = 0.00002$). Los efectos positivos son indicados con una línea \square y los efectos negativos son representados por ---. La magnitud de los coeficientes se representó utilizando diferentes grosores de líneas. Los asteriscos representan diferencias significativas a un nivel $\alpha = 0.05$.

LISTA DE ANEXOS

Anexo 1. Lista de especies de plantas presentes en los fragmentos de Bosque Maulino, VII Región.

ANEXO 2. Histograma de estructura etarea de *Pinus radiata* para los ocho fragmentos de Bosque Maulino.

ANEXO 3. Histograma de individuos reproductivos de *Pinus radiata* para los ocho fragmentos de Bosque Maulino.

RESUMEN

Los pinos son considerados invasores en vastas áreas del hemisferio sur, y donde han sido utilizados en plantaciones forestales. En este trabajo se examinan las determinantes de la invasión de *Pinus radiata* en Bosques fragmentados de *Nothofagus glauca* en Chile central. Considerando que *Pinus radiata* es una especie agresiva, colonizadora y sombra intolerante, se argumenta que la disponibilidad de luz es el principal modulador de su invasión. Los resultados sugieren que la magnitud de este proceso se encuentra positivamente asociado a las variables estructurales del bosque como la cobertura del dosel arbóreo y el espesor de la hojarasca. Por otro lado la comunidad residente no estaría ejerciendo una resistencia significativa a la invasión de los pinos. Se sugiere evitar las intervenciones antrópicas y con ésto la reducción de la cobertura arbórea y hojarasca, con el fin de conservar el Bosque Maulino en Chile central.

ABSTRACT

Pines are considered invasive species in vast areas of the south hemisphere, and were pines have been used for forestry activity. In this study, we examine the determinants of the invasion of *Pinus radiata* in the Maulino forest, VII Region, Central Chile. Given that this species is a colonizer shade-intolerant tree, we argue that light availability is the main driver of pines invasive process. Our results suggest that *Pinus radiata* is invading the maulino forest. Specifically, the magnitude of this process is positively associated with structural variables as the canopy cover and the amount of litter; On the other hand, the resident plant community does not resist pine invasion. To prevent the invasion process, active actions to maintain the canopy cover and the leaf litter ought to be conducted.

INTRODUCCION

La degradación y sustitución de los bosques naturales es un fenómeno mundial (Myers 1988; Groom & Schumaker 1993). Anualmente, millones de hectáreas son deforestadas y fragmentadas, destinando la superficie a agricultura y plantaciones forestales (Schelhas & Greenberg 1996). Tal situación desencadena cambios significativos en los paisajes y en la biota nativa debido a modificaciones en las condiciones y recursos de los fragmentos de bosque remanentes, o bien a reducciones del tamaño de las poblaciones y a un incremento en el grado de aislamiento (Janzen, 1983; 1986; Murcia, 1995; Ries *et al.* 2004; Fletcher, 2005).

Una de las consecuencias de la fragmentación de los bosques, es la llegada de especies exóticas a los fragmentos remanentes (di Castri 1989; Kruger *et al.* 1989). Este proceso se relaciona con la influencia creciente de la matriz sobre los parches, al facilitarse el proceso de colonización y los cambios en las condiciones internas que favorecen el establecimiento de estas especies (Pauchard *et al.* 2006). En este sentido, las interacciones entre atributos de los fragmentos (cobertura vegetal, régimen de disturbio, tamaño) y las características biológicas de las plantas exóticas (producción de semillas, mecanismos de dispersión, resistencia al fuego, habilidad competitiva), podrían dilucidar la capacidad potencial de las especies para invadir los fragmentos (Brothers & Spingarn 1992; Laurance 1997; Viana *et al.* 1997; Standish *et al.* 2001). Bajo este supuesto, la invasibilidad de un parche se incrementaría con la intensidad de las perturbaciones y con reducciones de la cobertura vegetal (Richardson & Brown 1986; Laurance 1997; Viana *et al.* 1997; Hobbs, 2001; Parker 2002; Bustamante *et al.* 2003). Por otra parte, Elton (1958), menciona que la resistencia de una comunidad a ser invadida decrece si la diversidad de especies nativas decrece; esto se debería a que si una comunidad tiene muchas especies, es probable que los recursos disponibles sean escasos, lo cual impediría la llegada de nuevas especies por competencia difusa. Sin embargo, la susceptibilidad o resistencia de los diferentes sistemas naturales a ser invadidos, en relación a su riqueza de especies es aún muy discutido en la literatura científica y no

parece haber un patrón general que sostenga en todos los casos este planteamiento (Williamson 1996; Rejmánek 2000).

En la zona central de Chile, la superficie y cobertura del bosque maulino ha declinado acentuadamente por una antropización del paisaje (Donoso & Lara 1995). Entre 1975 y 2000, la superficie del bosque original se ha reducido en un 67% y en su reemplazo se han establecido plantaciones de *P. radiata* (Echeverría *et al.* 2006), generando así un paisaje con fragmentos de vegetación nativa remanente y rodeadas por estas plantaciones comerciales. *Pinus radiata* es una especie sombra-intolerante que requiere hábitats abiertos para regenerar (Richardson 1998). Además, es considerada una especie agresiva e invasiva, probablemente como consecuencia de su rápida maduración, su habilidad de dispersar sus semillas por anemocoría (Bannister 1965; Van Wilgen & Siegfried 1986; Richardson *et al.* 1990; Richardson & Bond 1991; Levis & Ferguson 1993), generando una cascada de efectos ecológicos (Higgins & Richardson 1998; Lusk *et al.* 2001; Rouget *et al.* 2001). El éxito invasivo de *P. radiata* se explicaría además por la existencia de perturbaciones como ejemplo el fuego, el cual promueve una masiva regeneración y reproducción de individuos dada la liberación de sus semillas de los conos (Richardson & Brown 1986). Además, la deforestación y fragmentación del hábitat también favorecen la invasión al crear micrositios apropiados para la germinación y establecimiento de plántulas de *Pinus* sp. (Roujet *et al.* 2001).

La fisonomía y estructura de la vegetación nativa residente en los fragmentos, es un factor a considerar en la invasión de *P. radiata*. Así, en parches de bosques nativos con un bajo grado de perturbación, y con una densa cobertura, la invasión de *P. radiata* solamente ocurre en los bordes (Richardson & Bond 1991; Richardson *et al.* 1994; Higgins & Richardson 1998; Bustamante *et al.* 2003 y Bustamante & Simonetti 2005). Por otro lado, las plantaciones de *Pinus* sp., claramente representan una fuente permanente de semillas (Richardson & Brown 1986; Higgins & Richardson 1998), ya que los individuos son reproductivos a partir de los 5 años de edad (Richardson & Bond

1991) y en lo que respecta a Chile, el periodo de rotación de las plantaciones es cercano a los 25 años (Lara & Veblen 1993). De esta manera, los individuos disponen por lo menos de 20 años, para producir y dispersar las semillas en el paisaje (Bustamante & Simonetti 2005).

P. radiata es considerada una especie invasora en Chile y otros ecosistemas mediterráneos (Kruger *et al.* 1989; Bustamante & Simonetti 2005). Por ello, es necesario dilucidar los determinantes ecológicos que promueven su éxito invasor; específicamente, la cuantificación de los factores que afectan a la demografía y dinámica poblacional de esta especie. En esta línea, el objetivo de esta investigación fue determinar la influencia de las condiciones de sitio, incluyendo la cobertura vegetal y la diversidad de especies nativas, sobre los patrones de reclutamiento de *P. radiata*, en fragmentos de Bosque Maulino costero de Chile central.

OBJETIVOS

Objetivo general

Determinar la influencia de la cobertura vegetal y la diversidad de especies nativas sobre el patrón de reclutamiento de *P. radiata*, en fragmentos de Bosque Maulino de la zona costera de Chile central.

Objetivos específicos

- 1) Caracterizar la estructura y composición florística existente en fragmentos de Bosque Maulino.
- 2) Evaluar la relación entre variables ambientales del bosque tales como hojarasca y radiación PAR y la densidad de plántulas de *P. radiata* en fragmentos de Bosque Maulino.
- 3) Evaluar la relación entre la diversidad de especies de plantas residentes y la densidad de plántulas de *P. radiata* en fragmentos de Bosque Maulino.

HIPOTESIS

1) Si *P. radiata* es una especie sombra intolerante que requiere luminosidad para su establecimiento, entonces es esperable que el reclutamiento esté negativamente relacionado con la cobertura vegetal.

2) Si la resistencia de una comunidad a la invasión de especies de la matriz aumenta con un incremento en el número de especies, es esperable que el reclutamiento de *Pinus radiata* esté negativamente relacionado con un aumento de la diversidad de especies nativas residentes.

MATERIALES Y METODOS

Área de estudio

El Bosque Maulino costero, se localiza entre los 35° y 37° de latitud sur (San Martín & Donoso 1996). La especie arbórea dominante es *Nothofagus glauca* (Hualo), que en lugares húmedos, se asocia con especies como *Persea lingue* y *Gevuina avellana* y con *Nothofagus obliqua* y *Nothofagus alessandrii* en hábitats más secos (San Martín & Donoso 1996). El área de estudio, se ubica en la comuna de Pelluhue, provincia de Cauquenes, Región del Maule, Chile Central (Fig.1). Se trabajó en ocho fragmentos dominados por *Nothofagus glauca* cuyas superficies son 11, 20, 3, 19, 7, 70, 53 y 152 hás, todos ellos rodeados por plantaciones de *P. radiata*.

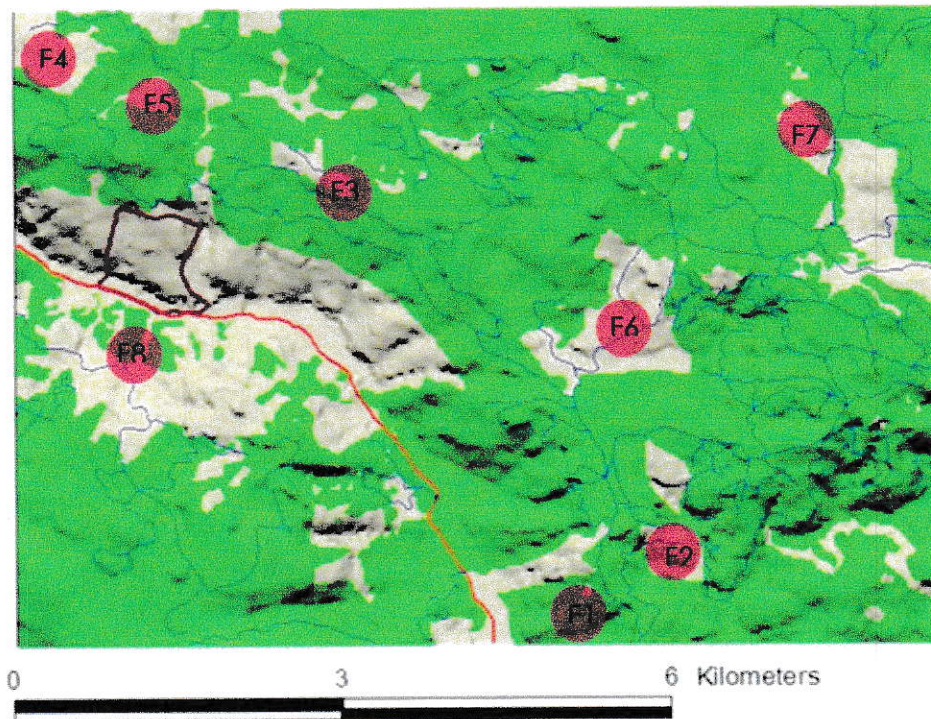


Figura 1. Fragmentos de Bosque Maulino utilizados en este estudio. En verde se indican las plantaciones de pino; en café, los remanentes de bosque nativo.

Trabajo en terreno

Se utilizaron 162 parcelas de 100 m², repartidos en los 8 fragmentos de bosque nativo. Dentro de cada fragmento, las parcelas se distribuyeron uniformemente de modo de abarcar la mayor cantidad de variabilidad ambiental. La superficie total muestreada fue de 16.200 m². A continuación se muestra, la superficie de muestreo para cada fragmento (Tabla 1).

Tabla 1. Superficie de muestreo en los fragmentos de Bosque Maulino, VII Región

| Fragmento | Superficie de muestreo (m²) | % muestreado |
|-------------------|---|-------------------------|
| 1 (11hás) | 1100 | 1 |
| 2 (20hás) | 1500 | 0.8 |
| 3 (3hás) | 300 | 1 |
| 4 (19hás) | 1600 | 0.8 |
| 5 (7hás) | 700 | 1 |
| 6 (70hás) | 3500 | 0.5 |
| 7 (53hás) | 3000 | 0.6 |
| 8 (152hás) | 4500 | 0.3 |

Curvas de acumulación de las especies y calidad del inventario

Se construyeron curvas de acumulación de especies, con el objeto de estimar si el esfuerzo de muestreo realizado permitió capturar una muestra representativa de las especies presentes en el bosque. Se utilizaron los programas estadísticos PAST, *Paleontological Statistics Software Package for Education and Data Analysis* (Hammer

et al. 2001) y STATISTICA *Demo* Release 8, Stat Soft. Inc. 1984-2007. Las asíntotas de las curvas, se estimaron ajustando la ecuación de Clench a las curvas de acumulación (Soberón & Llorente 1993; Colwell & Coddington 1994) mediante el método de Quasi-Newton (StatSoft, 1999). Posteriormente, se evaluó la calidad de los inventarios a través del registro de la flora, y calculando las pendientes al final de las curvas. Finalmente, se calculó el esfuerzo de muestreo necesario para registrar un 95% de la flora de cada fragmento (Jimenez-Valverde & Hortal 2003).

Riqueza, abundancia y origen geográfico de las especies

Sobre la base de la abundancia e identidad de los individuos vivos de plantas vasculares presentes en cada fragmento, se registró la diversidad de especies nativas, en términos de riqueza de especies y el índice de diversidad de Shannon. Para la identificación de las especies, se utilizó la nomenclatura de Zuloaga *et al.* (2008) e IPNI disponible en INTERNET (www.ipni.org). Para cada especie, se obtuvo su identidad (nativa o introducida) según Gajardo (1983) y Marticorena & Quezada (1985).

Índices de diversidad y similitud

Se calculó el índice de diversidad de Shannon & Wiener (H) por cada parcela (Moreno 2001). Por otra parte, se generaron dendrogramas, utilizando el índice de Jaccard (IJ) y el método de agrupamiento por promedio aritmético no ponderado (UPGMA). La robustez de los dendrogramas, se determinó por valores de "bootstrap" (1000 permutaciones) (Manly 1997). La significancia del agrupamiento en el dendrograma se determinó mediante el método desarrollado por Arancibia (1988). Se utilizó el paquete estadístico PAST, *Paleontological Statistics Software Package for Education and Data Analysis* (Hammer *et al.* 2001).

Evaluación de abundancia de pino y de covariables

En cada cuadrante, se midió la densidad de pinos, pero además la cobertura del dosel se determinó con la toma de 6 fotografías usando una cámara fotográfica (Marca SONY 10.1 mega pixels) dispuesta en trípode a 120 cm del suelo. Las imágenes se trabajaron con el programa SIGMA SCAN, de modo de obtener la cobertura arbórea. Se consideraron además otras variables de micrositio como covariables asociadas a la densidad de los pinos. Con una regla metálica de 30cm dispuesta verticalmente y en puntos seleccionados al azar dentro del piso de cada cuadrante, se registraron 5 medidas de espesor de hojarasca, las cuales fueron promediadas para obtener un valor representativo de cada cuadrante. Esta variable podría afectar a los pinos en la medida que una acumulación de hojarasca podría cubrir a las plántulas y eventualmente reducir su crecimiento o provocar su muerte. Por otra parte, e igualmente al azar, se realizaron 5 mediciones de radiación PAR en distintos lugares del cuadrante, a nivel del suelo, con un radiómetro marca LI-COR Model LI-250 Light Meter U.S.A. Así para cada cuadrante se obtuvo la cobertura vegetal, el grosor de la hojarasca y la radiación PAR.

Partición de varianza total

Los datos de las variables ambientales (espesor de hojarasca, cobertura del dosel, radiación PAR e índice H) se correlacionaron con la densidad de pinos mediante el programa CANOCO 2003. Se utilizó el procedimiento de la partición de la varianza del CANOCO, para poder estimar la importancia relativa de las variables ambientales y de la posición espacial de los cuadrantes (y su significancia estadística), respecto de la varianza total de los datos.

Análisis de componentes principales y de regresión

Se realizó análisis de componentes principales (ACP) para reducir el número de variables ambientales consideradas. Las variables que se introdujeron al análisis multivariado fueron; cobertura del dosel, espesor de hojarasca, riqueza de especies,

radiación PAR e índice de Shannon-Wiener. Se utilizó el programa STATISTICA *Demo Release 8*, Stat Soft. Inc. 1984-2007.

Se realizaron 2 tipos de análisis estadísticos, utilizando como variable independiente a los dos primeros Componentes Principales (CP) obtenidos del ACP. En un primer análisis, se realizó un Análisis General Linear (GLA), considerando como variable respuesta a la densidad de pinos; en un segundo análisis se realizó un Análisis No Linear Generalizado, siendo la variable respuesta la presencia/ausencia de pinos en los cuadrantes; este tipo de análisis tiene la posibilidad de identificar niveles críticos (umbrales) a partir del cual se produce un cambio en la probabilidad de encontrar pinos en las unidades experimentales. Se utilizó el programa STATISTICA *Demo Release 8*, Stat Soft. Inc. 1984-2007.

Ecuaciones estructurales

El análisis de ecuaciones estructurales fue utilizado para determinar la estructura de relaciones causales entre las variables ambientales consideradas en los análisis anteriores y la densidad de *P. radiata* en fragmentos de hualo. Este método permite construir modelos causales con un número de variables dependientes e independientes, y provee de manera de descomponer la correlación entre variables en componentes que representan las contribuciones causales directas e indirectas. Para determinar la estructura causal de la densidad de *P. radiata* se diseñaron tres modelos. Cada modelo incluyó un set de variables independientes (cobertura del dosel, espesor de hojarasca, radiación PAR, riqueza de especies y densidad de plantas). Los contrastes entre modelos se efectuaron con una prueba de máxima verosimilitud utilizando el criterio de Alaike (AIC) usando la prueba de Chi-cuadrado (X^2), utilizando el programa EQS 6.1 (Bentler 1995). Finalmente para seleccionar el modelo con el mejor ajuste estadístico se escogieron aquellos que presentaban el mayor valor de P y el menor valor de X^2 .

RESULTADOS

Riqueza y origen de las especies

La riqueza florística total observada, considerando los ocho fragmentos incluye 107 especies, las que se distribuyeron en 91 géneros y 56 familias, y con dominancia de las Asteráceas, Mirtáceas, Fabáceas, Rosáceas y Proteáceas, las cuales cubren el 24% del total de las especies (Anexo 1 y Fig.2). En relación con el origen geográfico, el grupo mejor representado corresponde a las especies nativas (94.09%), seguido por las especies exóticas (5.91%) (Anexo 1).

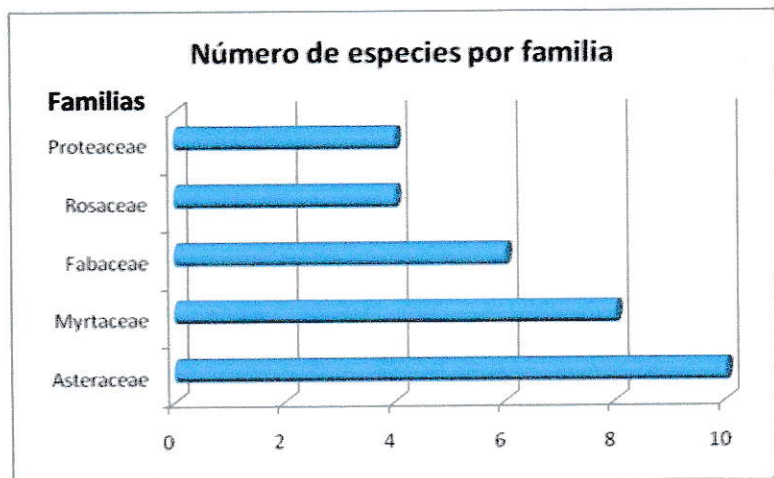


Figura 2. Familias con una mayor riqueza de especies en los fragmentos de Bosque Maulino, sector Los Ruiles, VII Región.

Curvas de acumulación de especies y calidad del inventario

Para la totalidad de los parches, la proporción de especies registrada superó el 75%. Las curvas de acumulación de especies en los diferentes fragmentos sugieren que aun pueden encontrarse nuevas especies a medida que aumenta el esfuerzo de muestreo. Sin

embargo, este incremento de esfuerzo implicaría un incremento que va entre un 2 al 17 % de nuevas especies (Tabla 2).

Tabla 2. Riqueza de especies en fragmentos de bosque maulino, VII Región, estimada a través de curvas de acumulación de especies.

| Fragmento | Unidades de muestreo realizadas | Riqueza especies Observada | Unidades de muestreo adicionales para registrar el 95% de la flora | Riqueza Especies Esperada con muestreo adicional | Incremento proporcional de las nuevas especies |
|------------------|--|-----------------------------------|---|---|---|
| 1 | 11 | 37 | 38 | 41 | 10.8 |
| 2 | 15 | 60 | 96 | 71 | 18.3 |
| 3 | 3 | 25 | 20 | 30 | 20 |
| 4 | 16 | 52 | 64 | 58 | 11.5 |
| 5 | 7 | 43 | 42 | 51 | 16.3 |
| 6 | 35 | 55 | 119 | 61 | 10.9 |
| 7 | 30 | 64 | 153 | 72 | 12.5 |
| 8 | 45 | 57 | 101 | 58 | 1,8 |

Similitud florística

En el análisis de agrupamientos (Fig.3) se observó un nivel de similitud promedio de 48%, la presencia de un grupo principal compuesto por los fragmentos 1, 2, 4, 5, 6, 7 y 8 y otro compuesto solo por el fragmento 3.

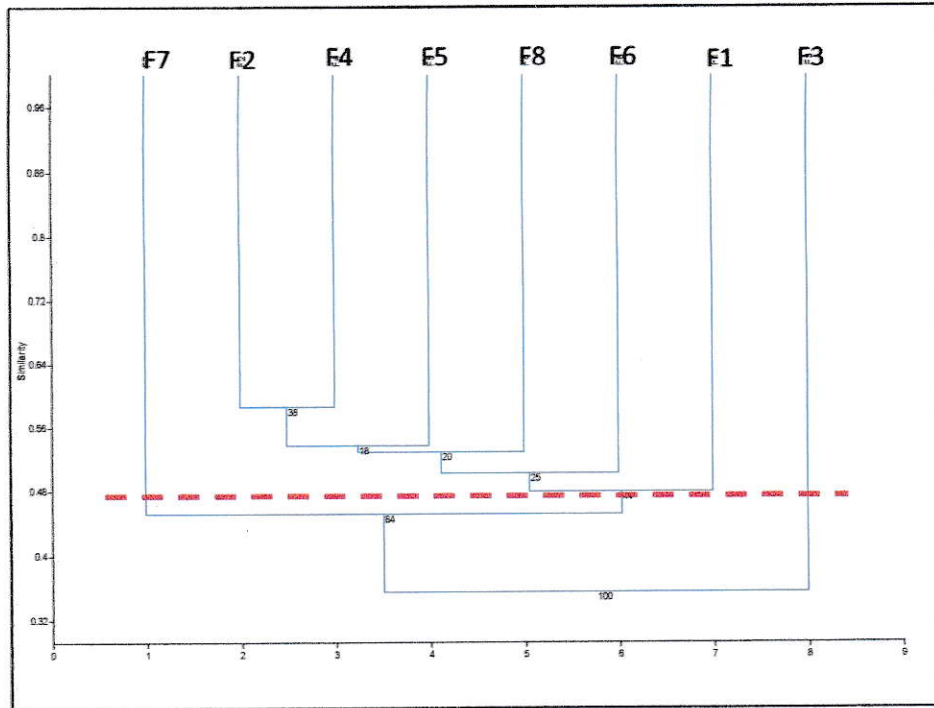


Figura 3. Dendrograma para la similitud florística de los ocho fragmentos de Bosque Maulino (línea punteada representa el índice de similitud promedio).

Partición de la varianza

Las variables ambientales consideradas (cobertura del dosel, espesor de hojarasca, radiación PAR e Índice diversidad) explicaron sólo el 12.6% de la variabilidad total de los datos. El espacio en tanto, explicó sólo un 2.9% del total de la varianza, lo cual no fue estadísticamente significativo ($P > 0,10$). Por otro lado, la varianza total no explicada fue de un 84.50%. Esto sugiere que hay otras variables no consideradas en este estudio que explican en mayor proporción la variación total de los datos.

Análisis de componentes principales

Los dos primeros componentes principales explicaron el 38,02% (eigenvalue = 1,90) y el 32,84% (eigenvalue = 1,64) respectivamente. Por otro lado, el Componente Principal 1 se correlacionó significativamente con la cobertura del dosel (0.74), el espesor de la hojarasca (0.68) y la radiación PAR (-0.67), mientras que el Componente Principal 2 se correlacionó significativamente con el índice de Shannon (-0.84) y con la riqueza de especies (-0.76). Así, el Componente Principal 1 integra principalmente variables relacionadas con la disponibilidad de luz y el Componente Principal 2, variables relacionadas con el ensamble de especies nativas.

Modelos Lineares/no lineares generalizados

La densidad de pinos se relacionó significativa y negativamente con el Componente Principal 1 (Figura 4) pero no con el Componente Principal 2; además no se detectó una interacción significativa entre ambos componentes (Tabla 3).

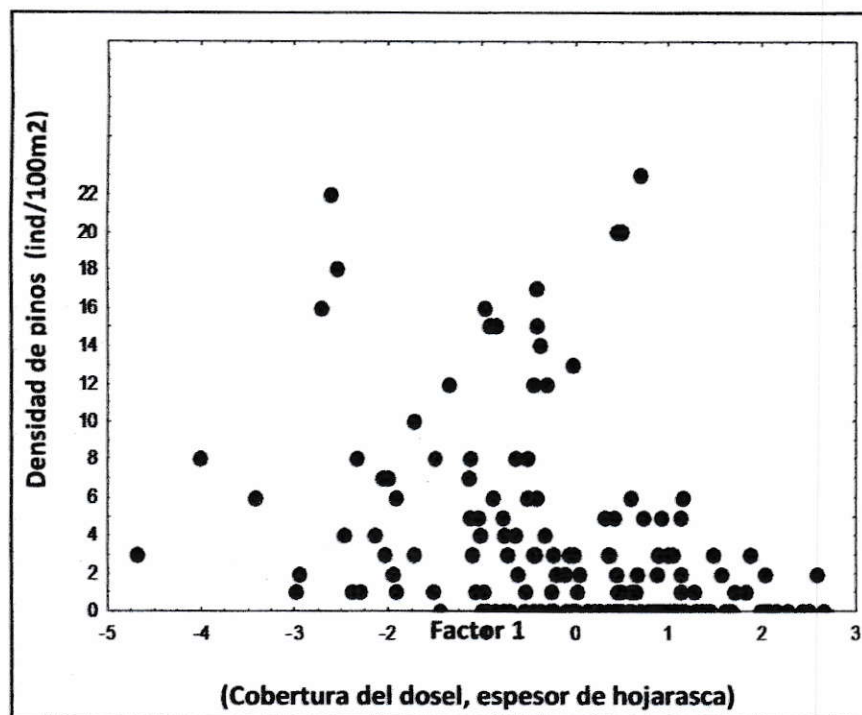


Figura 4. Relación entre el Componente Principal 1 y la densidad de *Pinus radiata* en el Bosque Maulino, VII Región.

Tabla 3. Modelo lineal generalizado para evaluar la significancia entre los componentes principales y la abundancia de *Pinus radiata*, Bosque Maulino, VII Región.

| Fuentes de Variación | SC | G.L. | CM | F | P |
|------------------------|---------|------|--------|-------|---------|
| Componente Principal 1 | 502,83 | 1 | 502,83 | 16,48 | <<0,001 |
| Componente Principal 2 | 13,08 | 1 | 13,08 | 0,429 | 0,51 |
| Interacción | 0,81 | 1 | 0,81 | 0,027 | 0,87 |
| ERROR | 4789,41 | 157 | 30,51 | | |

La probabilidad de ocurrencia de los pinos se correlacionó negativa y significativamente con el Componente Principal 1 (Figura 5), pero no con el Componente Principal 2. Tampoco se detectó interacción estadística significativa entre ambos factores (Tabla 4). Se detectó un umbral de aproximadamente 50% de cobertura del dosel y de grosor de hojarasca bajo el cual la probabilidad de encontrar pinos se incrementa a partir de un 0.8 (Figura 5).

Tabla 4. Modelo lineal generalizado para evaluar la significancia entre los componentes principales y la presencia/ausencia de *Pinus radiata*, Bosque Maulino, VII Región.

| Fuentes de Variación | SC | G.L. | CM | F | P |
|-------------------------------|-----------|-------------|-----------|----------|----------|
| Componente Principal 1 | 7,04 | 1 | 7,04 | 36,15 | << 0,001 |
| Componente Principal 2 | 0,09 | 1 | 0,09446 | 0,48 | 0,49 |
| Interacción | 0,003 | 1 | 0,00310 | 0,01 | 0,90 |
| Error | 30,59 | 157 | 0,19481 | | |

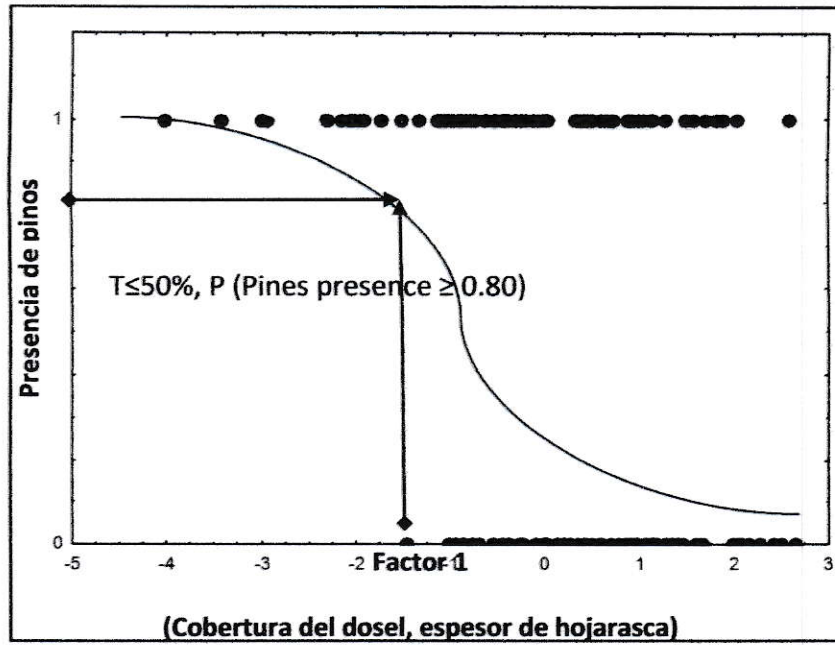


Figura 5. Relación entre el Componente Principal 1 y la probabilidad de ocurrencia de *Pinus radiata*, Los Ruiles, VII Región.

Ecuaciones estructurales

Del total de modelos construidos (Figura 6), el modelo más parsimonioso fue el modelo 3 (Tabla 5).

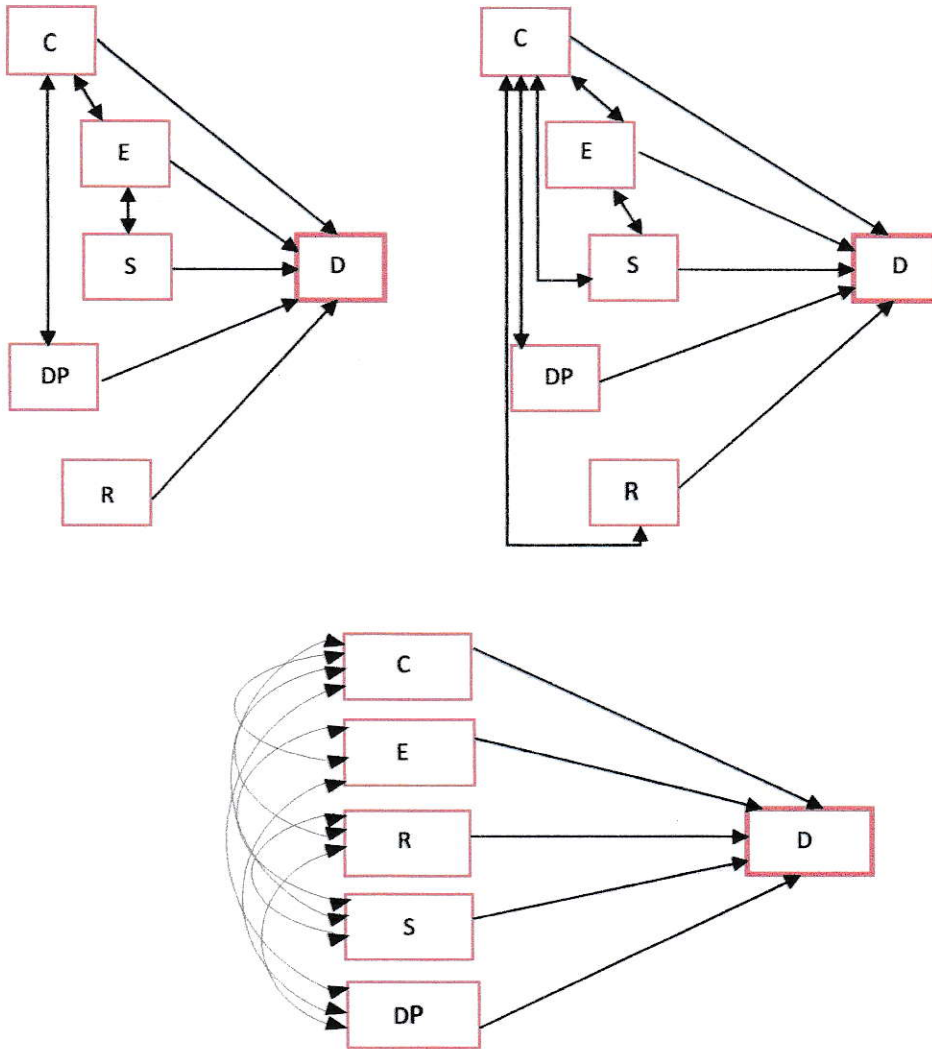


Figura 6. Modelos de estructura causal para la densidad de *P. radiata* en fragmentos de Bosque Maulino (como variable respuesta D: densidad de pinos y variables independientes S: riqueza de especies, C: cobertura del dosel, E: espesor de hojarasca, R: radiación PAR y DP: densidad de plantas).

Tabla 5. Prueba de bondad de ajuste (X^2) de los modelos de la estructura causal de la densidad de *P. radiata* en fragmentos de Bosque Maulino.

| Hábitat | Modelo | Bondad de ajuste | X^2 | G.L | <i>P</i> |
|-------------------------------------|----------|------------------|--------|-----|----------|
| Fragmentos de Bosque Maulino | Modelo 1 | 0.550 | 53.701 | 15 | 0.000001 |
| | Modelo 2 | 0.766 | 27.922 | 5 | 0.00004 |
| | Modelo 3 | 0.818 | 21.743 | 15 | 0.00002 |

En el modelo presentado en la figura 7 se observa que cuatro variables independientes (cobertura del dosel, radiación PAR, densidad de plantas y riqueza de especies) mostraron una débil relación con la densidad de *P. radiata*, y con coeficientes entre -0.32 y 0.08. Sin embargo, el espesor de hojarasca tuvo una relación directa y significativa con la densidad de pinos.

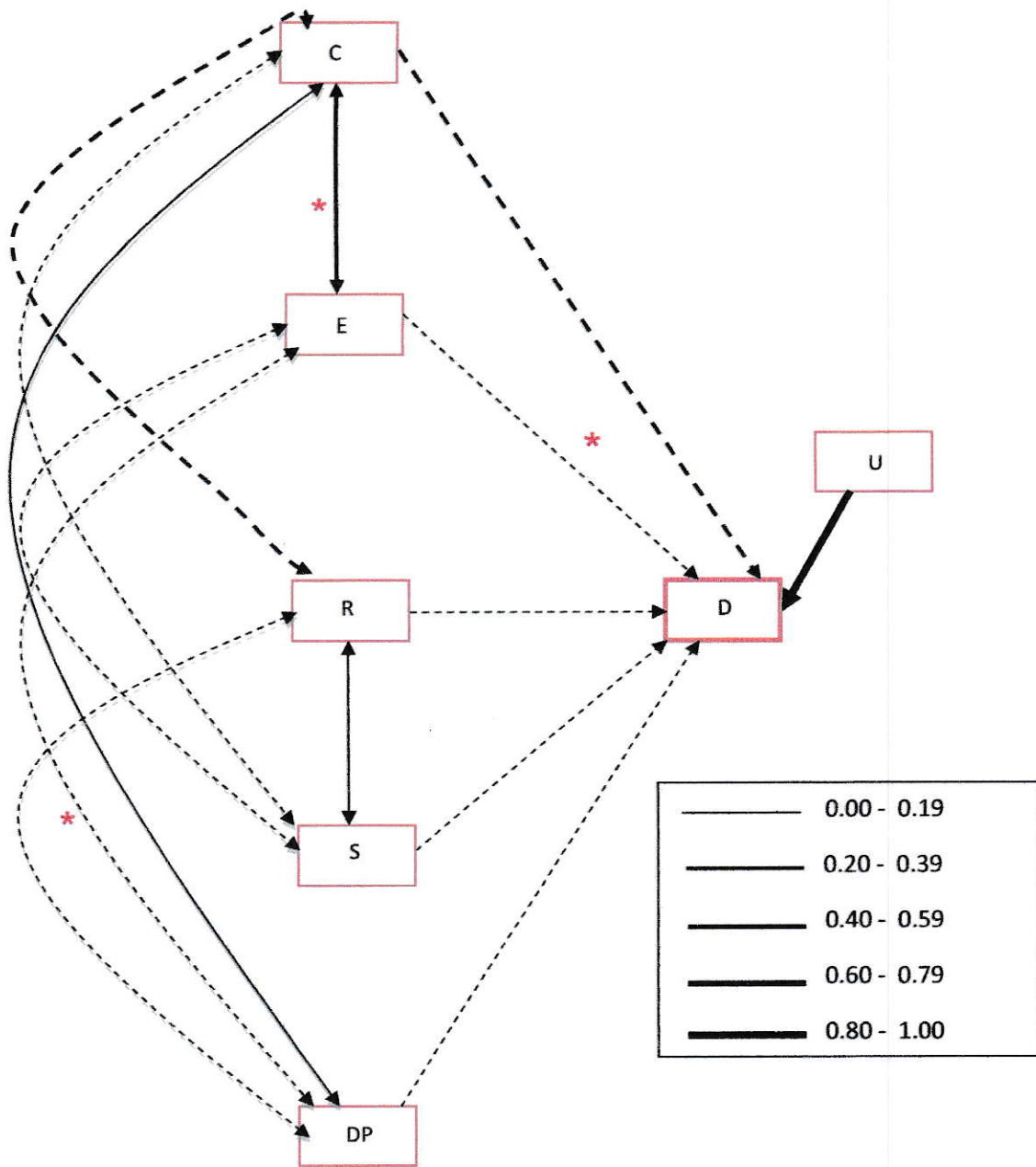


Figura 7. Estructura causal de la densidad de *P. radiata* en fragmentos de Bosque Maulino. El modelo muestra la relación causal entre las variables independientes (C: cobertura del dosel, E: espesor de hojarasca, R: radiación PAR, S: riqueza de especies y DP: densidad de plantas) y la variable respuesta D: densidad de pinos. U representa los factores no medidos que afectan a una variable dada. El modelo final se ajustó satisfactoriamente ($X^2 = 21.743$, $GL = 15$, $P = 0.00002$). Los efectos positivos son indicados con una línea entera – y los efectos negativos son representados por una línea segmentada ---. La magnitud de los coeficientes se representó utilizando

diferentes grosores de líneas. Los asteriscos representan diferencias significativas a un nivel $\alpha = 0.05$.

Las variables independientes radiación PAR y riqueza de especies se relacionaron débilmente con la variable respuesta densidad de pinos. En cambio el espesor de hojarasca se relacionó directa y significativamente. Por otra parte, las variables cobertura del dosel y densidad de plantas se correlacionaron significativamente con el espesor de hojarasca, por lo cual estas variables afectarían indirectamente la densidad de pinos (Tabla 6). El modelo explica un 12% de la variabilidad total de los datos.

Tabla 6. Descomposición de efectos directos e indirectos entre las variables independientes (Cobertura del dosel, Densidad de plantas y Espesor de hojarasca) y la variable respuesta densidad de pinos. El coeficiente de efecto es la suma de ambos efectos.

| Variables | Efectos directos | Efectos indirectos | Coeficiente de efecto |
|---------------------------------|-------------------------|---------------------------|------------------------------|
| Espesor de hojarasca (E) | -0.04 | 0 | -0.04 |
| Cobertura del dosel (C) | 0 | 0.34 | 0.34 |
| Densidad de plantas (DP) | 0 | -0.19 | -0.19 |

El análisis de ecuaciones estructurales nos permitió establecer relaciones de causalidad entre variables independientes que estaban relacionadas e incluso fue posible evaluar esta correlación. Al considerar esto, nos fue posible evaluar los efectos indirectos, ya que una variable independiente puede afectar a la variable respuesta a través de su relación con otra variable independiente.

DISCUSION

Los resultados de esta investigación sugieren, que el proceso de invasión de *P. radiata* a los fragmentos de Bosque Maulino es un fenómeno reciente. Así lo indican la gran cantidad de individuos jóvenes que no superan los 3 años de edad y la escasez de reproductores (Anexo 2 y 3). A nivel de micrositio, la magnitud de este proceso se encuentra positivamente asociado a variables estructurales como el espesor de hojarasca y la cobertura del dosel arbóreo; por otro lado la comunidad residente no estaría ejerciendo una resistencia significativa a la invasión de los pinos. Se debe enfatizar que el análisis PCA identificó en el eje 1 la importancia del espesor de hojarasca y la cobertura del dosel como principales variables que influyen en el reclutamiento de los pinos. Sin embargo, las ecuaciones estructurales nos muestran algo más detallado, y en donde la hojarasca afecta directamente la densidad de pinos, y la cobertura del dosel y densidad de plantas la afectan solo en forma indirecta. Este análisis más fino nos permite la posibilidad de abrir interpretaciones a otros mecanismos asociados a la hojarasca ej: efectos físicos que no permiten la llegada de luz y efectos químicos (alelopatía). En esta discusión examinaremos los mecanismos que explicarían los efectos de variables estructurales sobre la invasión del pino así como también las implicancias que tiene para los estudios de invasiones; en particular discutiremos el hecho que la comunidad residente no estaría “resistiendo” la invasión de los pinos. Finalmente, analizaremos las implicancias que tienen nuestros resultados sobre la conservación de la biodiversidad en parches de Bosque maulino inmersos en un paisaje dominado por plantaciones de pino.

Cobertura del dosel

Los requerimientos de micrositio para la regeneración natural varían entre especies. Alteraciones en las condiciones microambientales, pueden afectar directamente el establecimiento de plántulas (Caccia & Ballaré 1998). Micrositios con un dosel cerrado, a menudo crean condiciones desfavorables para el reclutamiento de nuevos individuos (Fowler 1986, Pons 1992). Remociones del dosel, incrementan la amplitud térmica, y la intensidad de luz en el suelo (Thompson *et al.* 1997, Pons 1992, Ballaré 1994) y con ello la llegada de especies invasoras (Richardson & Brown 1986; Laurance 1997; Viana *et al.* 1997; Hobbs, 2001; Parker 2002; Bustamante *et al.* 2003).

Para fragmentos de bosque, la fisonomía y estructura de la vegetación nativa residente, es un factor a considerar en la invasión de *P. radiata*; así en parches de bosques nativos con un bajo grado de perturbación, pero con una densa cobertura, la invasión de *P. radiata* solamente ocurre en los bordes (Richardson & Bond 1991; Richardson *et al.* 1994; Higgins & Richardson 1998; Bustamante *et al.* 2003 y Bustamante & Simonetti 2005). Estos resultados son contrastantes con lo reportado por Retana *et al.* 2002, para *Pinus nigra* y consistentes con otros observados en Chile y el extranjero, para *Pinus radiata*, *Pinus contorta*, *Pinus halepensis* y *Pinus brutia* (Richardson *et al.* 1994, Richardson & Bond 1991, Arianoutsou & Ne'eman 2000, Zavala *et al.* 2000, Simberloff *et al.* 2002, Bustamante *et al.* 2003, Bustamante & Simonetti 2005, Gómez & San Martín 2007, Peña *et al.* 2008) y en donde los sistemas que aparecen más resistentes a la invasión son los bosques no perturbados. De esta manera, ante la presencia de coníferas arbóreas invasoras, los sistemas más susceptibles a la invasión serían los pastizales, seguidos por los arbustales, bosques abiertos y finalmente, los bosques cerrados (Sarasola *et al.* 2006).

Hojarasca

La cantidad y calidad de la hojarasca, son factores que pueden influir en la llegada de especies exóticas a los ambientes naturales. Es así, como la capa de hojarasca puede actuar sobre el banco de semillas, alterando las condiciones de micrositio, a través del decrecimiento en la intensidad de luz (Facelli & Pickett 1991a), evaporación de agua (Knapp & Smith, 1982, Fowler 1986, Facelli & Pickett 1991b) y cambios en la amplitud térmica en el suelo (Sydes & Grime 1981, Boserup & Reader 1995). La hojarasca puede retrasar o abortar la emergencia de semillas, evitando el contacto de la raíz seminal y el suelo mineral (Potts 1984, Fowler 1986, Facelli and Pickett 1991b), o bien por restricción mecánica a la elongación del hipocotilo y emergencia de los cotiledones (Sydes & Grime 1981, Facelli & Pickett 1991b, Boserup & Reader 1995). Además, la hojarasca probablemente funciona como un filtro luminoso crítico para el establecimiento inicial de las semillas, pero sólo en áreas sin la cubierta vegetal del sotobosque, porque el establecimiento de plántulas bajo sotobosque denso, aparece ser básicamente limitado por la depredación de semillas, y la hojarasca podría actuar como un refugio (Caccia & Ballaré 1998). Con respecto a la calidad de la hojarasca, Belote & Jones (2008) reportan, que bosques dominados con hojarasca recalcitrante (tasas de descomposición lenta) y cuyas relaciones C: N son altas, pueden ser más resistentes a la invasión de plantas en el sotobosque. Lo anterior es debido a que una lenta descomposición reduce la disponibilidad de nutrientes para el crecimiento de nuevos individuos, debido a la inmovilización de estos en las acumulaciones de detritus (Lusk *et al.* 2001).

Pinus radiata se encuentra invadiendo los bosques de hualo, este proceso se encuentra potenciado directamente por el espesor de hojarasca. Por otra parte reducciones en la cobertura del dosel incrementarían la presencia de pinos en los parches de Bosque Maulino.

La presencia de esta conífera exótica en estos bosques puede influir en la mantención de su estructura actual, ya que si en estos bosques las especies más abundantes en el dosel no fueran también las más abundantes como plántulas, no existiría el potencial para mantener su estructura (Armesto & Figueroa 1987, Bustamante & Armesto 1995, Bustamante *et al.* 2005). Además, a medida que la modificación antropogénica aumente sobre el Bosque Maulino, se incrementará la ocurrencia a cambios en la composición de especies, evolucionando hacia un bosque más esclerófilo con dominancia de especies sucesionales tempranas como es el caso de *Aristotelia chilensis* (Molina) Stuntz (Bustamante *et al.* 2005). Sin embargo, con la llegada de *P. radiata* a los fragmentos de bosque, esta trayectoria sucesional podría ser revertida debido a que los pinos al generar sombra durante todo el año, pueden influir negativamente en el reclutamiento de especies colonizadoras como el maqui y beneficiar a especies sucesionales tardías sombra tolerantes como el peumo, olivillo y hualo (San Martín & Donoso 1996). Esto puede ser posible en la medida que *P. radiata* no interfiera negativamente con los árboles nativos. La hojarasca de *P. radiata* no sería una limitación al reclutamiento como ya ha sido verificado experimentalmente para especies esclerófilas nativas como *Cryptocarya alba* (Molina) Looser (Guerrero & Bustamante 2007). Así, se podría dar un escenario ecológico en que la invasión de pinos podría frenar la sucesión del bosque maulino hacia un matorral esclerófilo.

Resistencia biótica de la comunidad

Se ha reportado que la comunidad vegetal residente resiste la llegada de plantas invasoras (Elton 1958, Richardson & Bond 1990, Richardson *et al.* 1990, Higgins & Richardson 1998, Lonsdale 1999, Arroyo *et al.* 2000, Ledgard 2001, Mazia *et al.* 2001, Rouget *et al.* 2002, Siemann & Rogers 2003, Peña *et al.* 2008). En esta investigación, se ha encontrado que no existiría un efecto de la comunidad vegetal residente, a través de la riqueza de especies sobre la invasión de *Pinus radiata*.

La susceptibilidad o resistencia de las comunidades naturales a ser invadidos no es un atributo permanente o estático (Davis *et al.* (2000). Más bien esta es una condición que

varia con el tiempo, ya que existe una fluctuación en la disponibilidad de recursos (eg. luz, agua y nutrientes). Además, diversos factores incrementan la disponibilidad de recursos limitantes directamente (eg. temporadas con precipitaciones extraordinarias) o indirectamente ejerciendo su acción sobre los competidores (eg. disturbios) (Davis et al. 2000). Por su parte Walker *et al.* (2005), reportan evidencias de que esta generalización no siempre se cumple a través de experimentos manipulativos con pastos. Es posible que en el Bosque Maulino, no existan condiciones de recursos limitantes para que ocurra competencia difusa o bien existe suficiente heterogeneidad ambiental generada por perturbaciones que permita a los pinos tomar ventajas de estas situaciones sin interactuar necesariamente con las especies nativas, al menos durante los primeros estados de su ciclo de vida.

La resistencia de los diferentes sistemas naturales a ser invadidos, en relación a su riqueza de especies es aún muy discutido en la literatura científica (Williamson 1996, Rejmánek 2000). Mayor consenso, existe en la influencia de los disturbios como favorecedores de los procesos invasivos y el rol que han cumplido en muchas invasiones biológicas (Mack et al. 2000, Sarasola *et al.* 2006).

Pinus radiata se encuentra invadiendo los parches de Bosques de Hualo, bosque templado endémico de la zona central de Chile (San Martín & Donoso 1996). No obstante, simples medidas de conservación permitirían mantener la estructura de los pocos fragmentos que aún quedan por muy pequeños que estos sean. En este escenario, los fragmentos de bosque remanente son particularmente importantes (Turner & Corlett 1996, Scheffers & Greenberg 1996), debido a que una red de fragmentos pequeños debidamente interconectados podrían sostener la biodiversidad a escala de paisaje (Acosta-Jamett *et al.* 2003). Algunas medidas simples que permitirían conservar al Bosque Maulino serían: limitar la corta de madera de modo de mantener una densa cobertura del dosel y prevenir la extracción de hojarasca. Por otra parte, potenciales especies invasoras que se utilicen como cultivos forestales, debieran manejarse en rotaciones cortas de manera de minimizar el tiempo en que los individuos producen semillas o bien directamente seleccionar clones con baja producción de frutos o con

fructificación a avanzada edad (Peña *et al.* 2007, Pauchard *et al.* 2008). En el caso de especies que se dispersen por viento, como es el caso de *Pinus radiata* se debe evitar introducirlas en zonas con vientos fuertes o ubicarlas en bordes de montañas, ya que se facilitaría la dispersión de las semillas. Por último se deben realizar prospecciones frecuentes para detectar el arribo a nuevos sitios o de nuevas especies para poder realizar su control en las etapas iniciales del proceso haciendo factible su erradicación (Peña *et al.* 2007).

CONCLUSIONES

El Bosque Maulino en Chile central presenta una reciente invasión por la conífera exótica *Pinus radiata*, por lo cual se ratifica lo encontrado por Bustamante *et al.* (2003) y Bustamante & Simonetti (2005).

A nivel de micrositio, las reducciones en la cobertura del dosel y el espesor de hojarasca en los Bosques de Hualo promoverían el reclutamiento de *P. radiata*.

La comunidad vegetal residente en los Bosques de Hualo no estaría ejerciendo una resistencia significativa a la invasión de *Pinus radiata*.

En este trabajo se destaca la importancia de mantener la complejidad estructural de los fragmentos de hualo para evitar la invasión de *Pinus radiata*. Como los bordes o sitios con escasa cobertura del dosel son los más apropiadas para el reclutamiento de los pinos, se recomienda manejar estos hábitats en orden de reducirlos, minimizando los disturbios producto de actividades antrópicas

**ANEXO 1. LISTA DE ESPECIES DE PLANTAS PRESENTES EN LOS
FRAGMENTOS DE BOSQUE MAULINO**

| ESPECIES | FAMILIA |
|---|------------------|
| <i>Acacia dealbata</i> | Fabaceae |
| <i>Acaena ovalifolia</i> Ruiz & Pav. | Rosaceae |
| <i>Adesmia elegans</i> Clos | Fabaceae |
| <i>Adiantum chilense</i> Kauf. | Pteridaceae |
| <i>Aextoxicon punctatum</i> Ruiz & Pav. | Aextoxicaceae |
| <i>Alstroemeria revoluta</i> Ruiz & Pav. | Alstroemeriaceae |
| <i>Amomyrtus luma</i> (Molina) D.Legrand & Kausel | Myrtaceae |
| <i>Aristotelia chilensis</i> (Molina) Stuntz | Elaeocarpaceae |
| <i>Azara integrifolia</i> Ruiz & Pav. | Salicaceae |
| <i>Azorella spinosa</i> (Ruiz & Pav.) Pers. | Apiaceae |
| <i>Baccharis neaei</i> Dc. | Asteraceae |
| <i>Baccharis racemosa</i> (Ruiz & Pav.) Dc. | Asteraceae |
| <i>Baccharis rhomboidalis</i> J.Remy | Asteraceae |
| <i>Blepharocalyx cruckshanksii</i> (Hook. & Arn.) Nied. | Myrtaceae |
| <i>Blechnum cordatum</i> (Desv.) Hieron. | Blechnaceae |
| <i>Blechnum hastatum</i> kauf. | Blechnaceae |
| <i>Bomarea salsilla</i> (L.) Herb. | Alstroemeriaceae |
| <i>Boquila trifoliata</i> (Dc.) Decne. | Lardizabalaceae |

| | |
|--|-------------------|
| <i>Calceolaria dentata</i> Ruiz & Pav. | Calceolariaceae |
| <i>Calceolaria integrifolia</i> L. | Calceolariaceae |
| <i>Calceolaria meyeniana</i> Phil. | Calceolariaceae |
| <i>Centaurium cachanlahuen</i> (Molina) B.L.Rob. | Gentianaceae |
| <i>Chiropetalum tricuspidatum</i> A.Juss. | Euphorbiaceae |
| <i>Chusquea quila</i> Kunth | Poaceae |
| <i>Cissus striata</i> Ruiz & Pav. | Vitaceae |
| <i>Citronella mucronata</i> (Ruiz & Pav.) D.Don | Cardiopteridaceae |
| <i>Colletia hystrix</i> Clos | Rhamnaceae |
| <i>Colletia ulicina</i> Gillies & Hook. | Rhamnaceae |
| <i>Colliguaja odorifera</i> Molina | Euphorbiaceae |
| <i>Crataegus monogyna</i> Jacq. | Rosaceae |
| <i>Cryptocarya alba</i> (Molina) Looser | Lauraceae |
| <i>Desfontainia fulgens</i> D.Don | Desfontainiaceae |
| <i>Dichondra sericea</i> | Convolvulaceae |
| <i>Digitalis purpurea</i> L. | Plantaginaceae |
| <i>Dioscorea brachybotrya</i> Poepp. | Dioscoreaceae |
| <i>Dioscorea reticulata</i> Gay | Dioscoreaceae |
| <i>Diplolepis menziesii</i> Schult.f. | Apocynaceae |
| <i>Drimys winteri</i> J.R.Forst. & G.Forst. | Winteraceae |
| <i>Eryngium paniculatum</i> Cav.& Dombey ex F.Delaroche | Apiaceae |

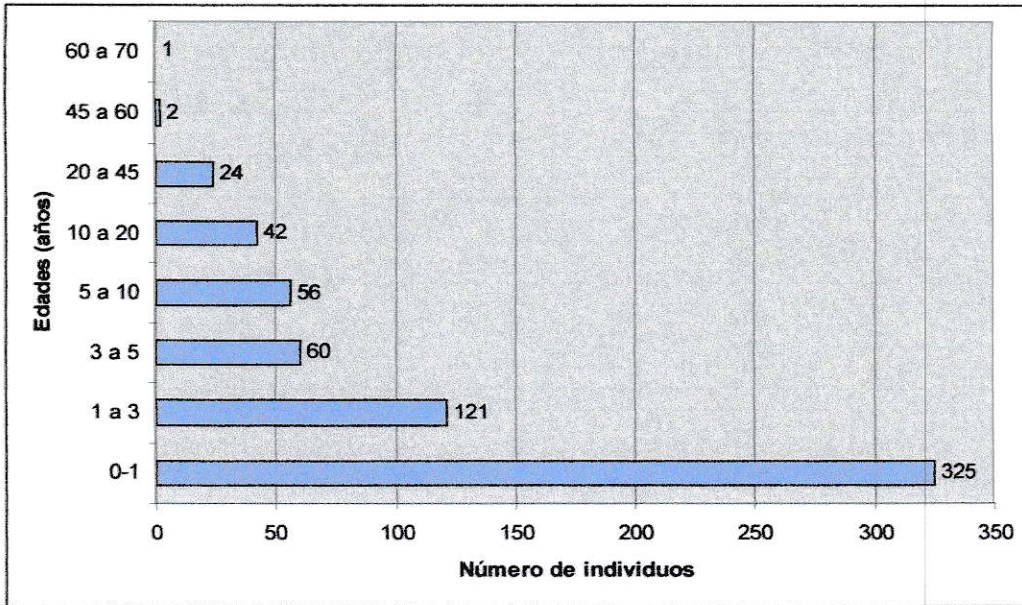
| | |
|---|-----------------|
| <i>Escallonia pulverulenta</i> (Ruiz & Pav.) Pers. | Escalloniaceae |
| <i>Escallonia rubra</i> (Ruiz & Pav.) Pers. | Escalloniaceae |
| <i>Eucaliptus globulus</i> Labill. | Myrtaceae |
| <i>Fabiana imbricata</i> Ruiz & Pav. | Solanaceae |
| <i>Fascicularia bicolor</i> (Ruiz & Pav.) Mez | Bromeliaceae |
| <i>Francoa appendiculata</i> Cav. | Francoaceae |
| <i>Galium hypocarpium</i> (L.) Endl.ex Griseb. | Rubiaceae |
| <i>Gaultheria insana</i> (Molina) D.J.Middleton | Ericaceae |
| <i>Genista monspessulana</i> (L.) L.S.A.Johnson | Fabaceae |
| <i>Geranium bertereanum</i> Colla | Geraniaceae |
| <i>Gevuina avellana</i> Molina | Proteaceae |
| <i>Gnaphalium viravira</i> Molina | Asteraceae |
| <i>Gochnatia foliolosa</i> (D.Don) D.Don ex Hook.& Arn. | Asteraceae |
| <i>Greigia sphacelata</i> (Ruiz & Pav.) Regel | Bromeliaceae |
| <i>Juncus planifolius</i> R.Br. | Juncaceae |
| <i>Lapageria rosea</i> Ruiz & Pav. | Philesiaceae |
| <i>Lardizabala biternata</i> Ruiz & Pav. | Lardizabalaceae |
| <i>Lathyrus magellanicus</i> Lam. | Fabaceae |
| <i>Laurelia sempervirens</i> (Ruiz & Pav.) Tul. | Monimiaceae |
| <i>Libertia sessiliflora</i> (Poepp.) Skottsbo. | Iridaceae |
| <i>Lithraea caustica</i> (Molina) Hook. & Arn. | Anacardiaceae |
| <i>Lobelia excelsa</i> Bonpl. | Campanulaceae |

| | |
|---|---------------|
| <i>Lobelia tupa</i> L. | Campanulaceae |
| <i>Lomatia dentata</i> (Ruiz & Pav.) R.Br. | Proteaceae |
| <i>Lomatia ferruginea</i> (Cav.) R.Br. | Proteaceae |
| <i>Lomatia hirsuta</i> (Lam.) Diels.ex J.F.Macbr. | Proteaceae |
| <i>Luma apiculata</i> (Dc.) Burret | Myrtaceae |
| <i>Luma chequen</i> (Molina) A.Gray | Myrtaceae |
| <i>Maytenus boaria</i> Molina | Celastraceae |
| <i>Mentha pulegium</i> L. | Lamiaceae |
| <i>Muehlenbeckia hastulata</i> (Sm.) I.M.Johnst | Polygonaceae |
| <i>Mutisia</i> | Asteraceae |
| <i>Mutisia spinosa</i> Ruiz & Pav. | Asteraceae |
| <i>Myoschilos oblongum</i> Ruiz & Pav. | Santalaceae |
| <i>Myrceugenia obtusa</i> (Dc.) O.Berg. | Myrtaceae |
| <i>Myrceugenia parvifolia</i> (Dc.) Kausel | Myrtaceae |
| <i>Nassella gigantea</i> (Steud.) M.Muñoz | Poaceae |
| <i>Nothofagus dombeyi</i> (Mirb.) Oerst. | Nothofagaceae |
| <i>Nothofagus glauca</i> (Phil.) Krasser | Nothofagaceae |
| <i>Nothofagus obliqua</i> (Mirb.) Oerst. | Nothofagaceae |
| <i>Olsynium junceum</i> (E.Mey. ex C.Presl) Goldblatt | Iridaceae |
| <i>Persea lingue</i> Nees | Lauraceae |
| <i>Peumus boldus</i> Molina | Monimiaceae |
| <i>Pinus radiata</i> D.Don | Pinaceae |

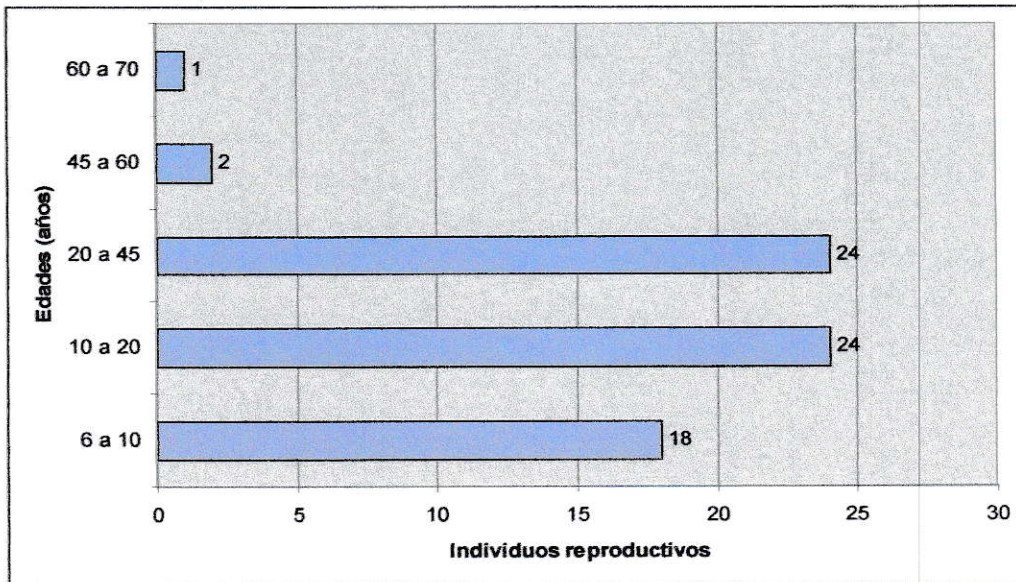
| | |
|--|------------------|
| <i>Podanthus ovatifolius</i> Lag. | Asteraceae |
| <i>Polypodium feuillei</i> Bertero | Polypodiaceae |
| <i>Proustia pyrifolia</i> Dc. | Asteraceae |
| <i>Quillaja saponaria</i> Molina | Quillajaceae |
| <i>Quinchamalium chilense</i> Molina | Santalaceae |
| <i>Rhaphithamnus spinosus</i> (Juss.) Moldenke | Verbenaceae |
| <i>Ribes punctatum</i> Ruiz & Pav. | Grossulariaceae |
| <i>Rodophiala</i> sp. | Amaryllidaceae |
| <i>Rosa rubiginosa</i> L. | Rosaceae |
| <i>Rubus ulmifolius</i> Schott | Rosaceae |
| <i>Salpiglosis sinuata</i> Ruiz & Pav. | Solanaceae |
| <i>Senecio yegua</i> (Colla) Cabrera | Asteraceae |
| <i>Senna stipulacea</i> (Aiton) H.S. Irwin & Barneby | Fabaceae |
| <i>Shinus polygamus</i> (Cav.) Cabrera | Anacardiaceae |
| <i>Sophora macrocarpa</i> Sm. | Fabaceae |
| <i>Stachys grandidentata</i> Lindl. | Lamiaceae |
| <i>Teucrium bicolor</i> Sm. | Lamiaceae |
| <i>Trifolium repens</i> L. | Fabaceae |
| <i>Ugni molinae</i> Turcz. | Myrtaceae |
| <i>Uncinia phleoides</i> (Cav.) Pers. | Cyperaceae |
| <i>Valeriana crispa</i> Ruiz & Pav. | Valerianaceae |
| <i>Verbascum virgatum</i> Stokes | Scrophulariaceae |

| | |
|--|---------------|
| <i>Viola portalesia</i> Gay | Violaceae |
| <i>Wahlenbergia linarioides</i> (Lam.) A.Dc. | Campanulaceae |

**ANEXO 2. HISTOGRAMA DE ESTRUCTURA ETAREA DE *PINUS RADIATA* PARA
LOS OCHO FRAGMENTOS DE BOSQUE MAULINO**



**ANEXO 3. HISTOGRAMA DE INDIVIDUOS REPRODUCTIVOS DE *PINUS RADIATA*
PARA LOS OCHO FRAGMENTOS DE BOSQUE MAULINO**



REFERENCIAS

- ACOSTA-JAMETT G, JA SIMONETTI, RO BUSTAMANTE & N DUNSTONE (2003) Metapopulation approach to assess survival of *Oncifelis guigna* in fragmented forests of central Chile: a theoretical model. *Mastozoología Neotropical* 10(2): 217-229.
- ARIANOUTSOU M & G NE'EMAN (2000) Post-fire regeneration of natural *Pinus halepensis* forests in the east Mediterranean basin. In: NE'EMAN, G. & TRABAUD, L. (eds) *Ecology, Biogeography and management of Pinus halepensis and Pinus brutia. Forest Ecosystems in the Mediterranean Basin*. Backhuys Publishers. Leiden, pp.: 250-262.
- ARMESTO J & J FIGUEROA (1987) Stand structure and dynamics in the rainforest of Chiloé Archipiélago. *Journal of Biogeography* 14: 367-376.
- ARROYO MTK, O MATTHEI, C MARTICORENA & M MUÑOZ (2000) Flora Vascular del Santuario de la Naturaleza Yerba Loca, 33° S. Región Metropolitana. Informe para CONAF. 45 pp.
- BALLARÉ CL (1994) Light gaps: sensing the light opportunities in highly dynamic canopy environments. In *Exploitation of environmental heterogeneity by plants. Ecophysiological processes above and belowground*. M.M. Caldwell and R.W. Pearcy. Academic Press, San Diego : 73 - 109.
- BANNISTER MH (1965) Variation in the breeding system of *Pinus radiata*. In: *The genetics of colonizing species*, eds Baker, HG & Stebbins, GL. pp. 353-372, Academic Press, New York.
- BELOTE RT & RH JONES (2008) Tree leaf litter composition and nonnative earthworms influence plant invasion in experimental forest floor mesocosms. *Biological Invasions* 11:1045-1052.
- BOSY JL & J READER (1995) Mechanisms underlying the suppression of forb seedling emergence by grass (*Poa pratensis*) litter. *Funct. Ecol.* 9: 635-639.

BUSTAMANTE RO & J ARMESTO (1995) Dinámica de regeneración en claros de un bosque montañoso en la Isla de Chiloé. *Revista Chilena de Historia Natural* 68: 391-398.

BUSTAMANTE RO & C CASTOR (1998) The decline of an endangered temperate ecosystem: the ruiil (*Nothofagus alessandrii*) forest in central Chile. *Biodiversity and Conservation* 7: 1607-1626.

BUSTAMANTE RO, I SEREY & STA PICHETT (2003) Forest fragmentation, plant regeneration and invasion processes in Central Chile. *In*: Bradshaw G., Marquet P. & H. Mooney, (eds.). *How Landscapes Change: Human Disturbance and Ecosystem Fragmentation in the Americas*, pp. 145–160. Springer-Verlag.

BUSTAMANTE RO & J SIMONETTI (2005) Is *Pinus radiata* invading the native vegetation in central Chile? Demographic responses in a fragmented forest. *Biological Invasions* 7: 243-249.

BUSTAMANTE RO, JA SIMONETTI, AA GREZ & J SAN MARTÍN (2005) Fragmentación y dinámica de regeneración del bosque maulino: diagnóstico actual y perspectivas futuras. *En*: Smith-Ramirez C, JJ. Armesto & C. Valdovinos (eds) *Historia, biodiversidad y ecología de los bosques costeros de Chile*, pp. 555-564. Editorial Universitaria, Santiago, Chile.

BROTHERS TS & A SPINGARN (1992) Forest fragmentation and alien plant invasion of central Indiana old-growth forests. *Conservation Biology* 6: 91-100.

CACCIA FD & CL BALLARÉ (1998) Effects of tree cover, understory vegetation, and litter on regeneration of Douglas-fir (*Pseudotsuga menziesii*) in southwestern Argentina. *Canadian Journal of Forest Research* 28(5):683-692.

COLWELL RK & JA CODDINGTON (1994) Estimating terrestrial biodiversity through extrapolation. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London Series B* 345: 101- 118.

DAVIS AD, DJP GRIME & K THOMKPERSON (2000) Fluctuating resources in plant communities: a general theory of invasibility. *Journal of Ecology* 88:528-534.

DI CASTRI F (1989) History of biological invasions with special emphasis on the Old World. *In*: Drake JA., Mooney HA., di Castri F., Groves RH., Krüger FJ., Rejmanek M. & M. Williamson, (eds.). *Biological Invasions: a Global Perspective*, pp. 1-30. Wiley, Chichester, UK.

DONOSO C & A LARA (1995) Utilización de los bosques nativos de Chile: pasado, presente y futuro. En: Armesto J., Villagrán C. & MK. Arroyo, (eds.). *Ecología de los bosques nativos de Chile*. Editorial Universitaria, Santiago: 363-387.

ECHVERRÍA C, D COOMES, J SALAS, JM REY-BENAYAS, A LARA & A NEWTON (2006) Rapid deforestation and fragmentation of Chilean temperate forest. *Biological Conservation* 130: 481-494.

ELTON C (1958) *The ecology of invasions by animals and plants*. Londres, Methuen.

FOWLER N (1986) Microsite requirements for germination and establishment of three grass species. *Am. Midl. Nat.* 115: 131-145.

FACELLI J & S PICKETT (1991a) Plant litter: light interception and effects on an old-field plant community. *Ecology* 72: 1024-1031.

FACELLI J & S PICKETT (1991b) Plant litter: its dynamics and effects on plant community structure. *Bot. Rev.* 57: 1-32.

FLETCHER JR (2005) Multiple edge effects and their implications in fragmented landscapes. *Journal of Animal Ecology* 74: 342-352.

GAJARDO R (1983) *Sistema básico de clasificación de la vegetación nativa de Chile*. Departamento de Silvicultura y Manejo, Facultad de Ciencias Agrarias Veterinarias y Forestales, Universidad de Chile, Corporación Nacional Forestal, Santiago. 314 pp.

GUERRERO P & R BUSTAMANTE (2007) Can native tree species regenerate in *Pinus radiata* plantation in Chile? Evidence from field and laboratory experiments. *Forest Ecology and Management* 253: 97-102.

GÓMEZ P & J SAN MARTÍN (2007) ¿Cual es la modificación en la estructura en el gradiente borde-interior en tres tamaños de fragmentos remanentes de bosques de Ruil?. *Agrociencia* 23(1): 37-41.

GROOM MJ & NH SCHUMAKER (1993) Evaluating landscape change: patterns of worldwide deforestation and local fragmentation, pp. 24–44. In: Kareiva PM., Kingsolver JG. & RB. Huey, (eds.). *Biotic Interactions and Global Change*. Sinauer Associates Inc., Sunderland, Massachusetts, USA.

HAMMER O, D HARPER & P RYAN (2001) PAST: paleontological statistics software for education and data analysis. *Paleontología Electrónica* 4: 1-9.

HIGGINS SI & DM RICHARDSON (1998) Pine invasion in the southern hemisphere: modelling interactions between organism, environment and disturbance. *Plant Ecology* 135:79-83.

HOBBS RJ (2001) Synergism among habitat fragmentation, livestock grazing, and biotic invasions in Southwestern Australia. *Conservation Biology* 15: 1522-1528.

JANZEN DH (1983) No park is an island: increase in interference from outside as park size decreases. *Oikos* 41: 402-410.

JANZEN DH (1986) The eternal external threat. In: ME. Soulé (ed.). *Conservation Biology. The science of scarcity and diversity*: 286-303. Sinauer, Sunderland.

JIMÉNEZ-VALVERDE A & J HORTAL (2003) Las curvas de acumulación de especies y la necesidad de evaluar la calidad de los inventarios biológicos. *Revista Ibérica de Aracnología* 8: 151-161.

KNAPP AK & WK SMITH (1982) Factors influencing understory seedling establishment of Engelmann spruce (*Picea engelmannii*) and subalpine fir (*Abies lasiocarpa*) in southeast Wyoming. *Canadian Journal of Botany* 60: 2753-2761.

KRUGER FJ, GJ BREYTENBACH, IAW MACDONALD & DM RICHARDSON (1989) The characteristics of invaded Mediterranean climate regions. *Biological*

invasions: In: Drake JA., Mooney HA., di Castri F., Groves RH., Krüger FJ., Rejmanek M. & M. Williamson, (eds.). *Biological Invasions: a Global Perspective*, pp. 181-213. Wiley, Chichester, UK.

LARA A & TT VEBLER (1993) Forest plantations in Chile: a successful model? En: Mather A (ed) *Afforestation policies, planning and progress*: 118-139. Belhaven Press, London, United Kingdom.

LAURANCE WF (1997) Hyper-disturbed parks: edge effects and the ecology of isolated rainforest reserves in tropical Australia *In*: Laurance, WF & RO. Bierregaard, (eds.). *Tropical Forest Remnants: Ecology, Management and Conservation of Fragmented Communities*. University of Chicago Press, Chicago, pp. 71-84.

LEGDARD N (2001) The spread of lodgepole pine (*Pinus contorta*, Dougl.) in New Zealand. *Forest Ecology and Management*, 141:43-57.

LEVIS NB & IS FERGUSON (1993) *Management of radiate pine*, Melbourne, Australia.

LONSDALE WM (1999) Global patterns of plant invasions and the concept of invasibility. *Ecology* 80: 1522-1536.

LUSK CH, C DONOSO, M JIMÉNEZ, C MOYA, G OYARCE, R REINOSO, A SALDAÑA, P VILLEGAS & F MATUS (2001) Descomposición de hojarasca de *Pinus radiata* y tres especies arbóreas nativas. *Revista Chilena de Historia Natural* 74:705-710.

MACK RN, D SIMBERLOFF, WM LONSDALE, H EVANS & M CLOUTETAL (2000) Biotic invasions: causes, epidemiology, global consequences, and control. *Ecological Applications*, 10(3):689-710.

MANLY BF (1997) *Randomization, bootstrap, and Monte Carlo methods in biology* (2nd Ed.), Chapman and Hall. London

MARTICORENA C & M QUEZADA (1985) Catálogo de la flora vascular de Chile. *Gayana Botánica* 42 (1-2): 1-158.

- MURCIA C (1995) Edge effects in fragmented forests: implications for conservation. *Trends in Ecology and Evolution* 10: 58-62.
- MYERS N (1988) Tropical forests and their species: going, going. In *Biodiversity*. EO. Wilson, (ed.), pp. 28-35. Washington: National Academy Press.
- PARKER IM (2002) Safe site and seed limitation in *Cystus scoparius* (Scotch broom): invasibility, disturbance and the role of cryptogams in a glacial outwash prairie. *Biological Invasions* 3: 323-332.
- PAUCHARD A, M AGUAYO & P ALABACK (2006) Cuantificando la fragmentación del paisaje: las métricas y sus significados ecológicos. En: Grez A., Simonetti J. & RO. Bustamante, (eds.). *Biodiversidad en ambientes fragmentados de Chile: patrones y procesos a diferentes escalas*, pp. 41-67. Editorial Universitaria. Santiago, Chile.
- PAUCHARD A, RA GARCÍA, E PEÑA, C GONZÁLEZ, LA CAVIERES & RO BUSTAMANTE (2008) Positive feedbacks between plant invasions and fire regimes: *Teline monspessulana* (L.) K. Koch (Fabaceae) in central Chile. *Biological Invasions* 10: 547-553.
- PEÑA E, B LANGDON & A PAUCHARD (2007) Árboles exóticos naturalizados en el bosque nativo chileno: evidencias del carácter invasivo de cinco especies. *Bosque Nativo (Chile)* 40: 3-7.
- PEÑA E, M HIDALGO, B LANGDON & A PAUCHARD (2008) Patterns of spread of *Pinus contorta* Dougl. ex Loud. invasion in a Natural Reserve in southern South America. *Forest Ecology and Management*. Vol. 256 (5):1049-1054.
- PONS T (1992) Seed responses to light. *In* *Seeds. The ecology of regeneration in plant communities*. CAB International, Wallingford. pp. 259-284.
- REJMÁNECK M (2000) Invasive plants, approaches and predictions. *Austral Ecology* 5: 497-506.

- RETANA J, JM ESPELTA, A HABROUK, JL ORDOÑEZ & F DE SOLÀ-MORALES (2002) Regeneration patterns of three Mediterranean pines and forests changes after a large wildfire in northeastern Spain. *Ecoscience* 9: 89-97.
- RIES L, RJ FLETCHER, J BATTIN & TD SISK (2004) Ecological responses to habitat edges: mechanisms, models, and variability explained. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics* 35: 491–522.
- RICHARDSON DM (1998) *Ecology and Biogeography of Pinus*. D. M. Richardson (Ed.), Cambridge University Press, 527pp.
- RICHARDSON DM, RM COWLING & DC- LE MAITRE (1990) Assessing the risk of invasive success in *Pinus* and *Banksia* in South African mountain fynbos. *J. Veg Sci* 1:629-642.
- RICHARDSON DM & W BOND (1991) Determinants of plant distribution: evidence from pine invasions.
- RICHARDSON DM & PJ BROWN (1986) Invasion of mesic mountain fynbos by *Pinus radiata* South African Journal of Botany 52: 529-536.
- RICHARDSON DA, PA WILLIAMS & RJ HOBBS (1994) Pine invasions in the southern hemisphere: determinants of spread and invadibility. *Journal of Biogeography* 21: 511-527.
- ROUGET M, DM RICHARDSON, SI MILTON & D POLL (2001) Predicting invasion dynamics of four alien *Pinus* species in a highly fragmented semi-arid shrubland in South Africa. *Plant Ecology* 152:79-92.
- SAN MARTIN J & C DONOSO (1996) Estructura florística e impacto antropico en el Bosque Maulino de Chile. In: Armesto JJ, Villagran C, Arroyo MK (eds). *Ecología de los bosques nativos de Chile*. Editorial Universitaria, Santiago, Chile, pp 153-168.
- SARASOLA MM, V RUSCH, T SCHLICHTER & C GHERSA (2006) Invasión de coníferas forestales en áreas de estepa y bosques de ciprés de la cordillera en la Región Andino Patagónica. *Ecología Austral* 16: 143-156.

- SIEMANN E & W ROGERS (2003) Changes in light and nitrogen availability under pioneer trees may indirectly facilitate tree invasions of grasslands. *Journal of Ecology* 91: 923-931.
- SIMBERLOFF D, MA RELVA & M NUÑEZ (2002) Gringos en el bosque: introduced tree invasion in a native *Nothofagus/Austrocedrus* forest. *Biological Invasions*, 4:35-53.
- SOBERON J & J LLORENTE (1993) The use of the species accumulation functions for the prediction of species richness. *Conservation Biology* 7: 480-488.
- SCHELHAS J & R GREENBERG (1996) The value of forest patches. *In*: Schelhas J. & R. Greenberg, (eds.). *Forests Patches in Tropical Landscapes*. Island Press. EE.UU.
- 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.
- SYDES C & J GRIME (1981) Effects of tree leaf litter on herbaceous vegetation in deciduous woodland. II. An experimental investigation. *Journal of Ecology*. 69: 237-262.
- TURNER IM & RT CORLETT (1996) The conservation value of small, isolated fragments of lowland tropical rain forest. *Trends Ecol. Evol.* 11 (8): 330-333.
- THOMPSON K, JP GRIME & G MASON (1977) Seed germination in response to diurnal fluctuations of temperature. *Nature (Lond.)*, 267: 147-149.
- VAN VILGEN BW & WR SIEGFRIED (1986) Dispersal properties of three alien pin species in South African Fynbos. *S. Afr. J. Bot.* 52: 546-548.
- VIANA VM, AAJ TABANEZ & JL BATISTA (1997) Dynamics and restoration of forest fragments in Brazilian Atlantic moist forest *In*: Laurance WF. & RO. Bierregaard, (eds.). *Tropical Forest Remnants: Ecology, Management and Conservation of Fragmented Communities*. University of Chicago Press, Chicago, pp. 351-365.

WALKER S, JB WILSON & WG LEE (2005) Does fluctuating resource availability increase invasibility? Evidence from field experiments in New Zealand short tussock grassland. *Biological Invasions* 7:195-211.

WILLIAMSON M (1996) *Biological Invasions*. Chapman & Hall. London, U.

ZAVALA MA, JM ESPELTA & J RETANA (2000) Constraints and tradeoffs in Mediterranean plant communities: the case of holm oak (*Quercus ilex* L.) - Aleppo pine (*Pinus halepensis* Mill.). *The Botanical Review* 66: 119-149.

ZULOAGA FO, O MORRONE & M BELGRANO (2008) Catálogo de las plantas vasculares del Cono Sur. Volumen 1: Pteridophyta, Gymnospermae, Monocotyledoneae. *Monographs in Systematic Botany* 107, Missouri Botanical Garden Press, St. Louis, Missouri, US